



Universidad de Concepción  
Dirección de Postgrado  
Facultad de Ciencias Ambientales -Programa de Doctorado en Ciencias  
Ambientales con Mención en Sistemas Acuáticos Continentales



**Interferencia trófica de salmónidos sobre peces  
ictiófagos nativos en lagos patagónicos de Chile**

Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Ambientales mención  
Sistemas Acuáticos Continentales

JUAN JOSÉ ORTIZ SANDOVAL  
CONCEPCIÓN-CHILE  
2014

Profesor Guía: Evelyn Habit Conejeros  
Unidad de Sistemas Acuáticos, Facultad de Ciencias Ambientales  
Universidad de Concepción



Universidad de Concepción  
Dirección de Postgrado  
Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile  
Programa de Doctorado en Ciencias Ambientales

Comisión Examinadora de Tesis de Grado

Dra. Evelyn Habit Conejeros

Facultad de Ciencias Ambientales

Universidad de Concepción



Dr. Oscar Parra Barrientos

Facultad de Ciencias Ambientales

Universidad de Concepción

Dr. Mauricio Aguayo Arias

Facultad de Ciencias Ambientales

Universidad de Concepción

Dr. Pedro Victoriano Sepúlveda

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Universidad de Concepción

# ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	3
ÍNDICE DE TABLAS	6
AGRADECIMIENTOS	8
RESUMEN	9
ABSTRACT	11
INTRODUCCIÓN	13
Hipótesis	24
Objetivo General	24
Objetivos Específicos	24
CAPÍTULO 1: Interferencia trófica sobre <i>Galaxias platei</i>	25
Sección 1.1 Ecology of <i>Galaxias platei</i> in a depauperate lake	26
Sección 1.2 Limitación de la piscivoría en <i>Galaxias platei</i> conduce a la reducción del nivel trófico en lagos invadidos por truchas	49
CAPÍTULO 2: Ecología trófica de <i>Percichthys trucha</i> en lagos con y sin salmónidos	85
Trophic scaling of <i>Percichthys trucha</i> (Percichthyidae) in monospecific and multispecific lakes in western Patagonia	86
DISCUSIÓN	119
REFERENCIAS	133
CAPÍTULO ANEXO: Finding of <i>Gordius austrinus</i> De Villalobos, Zanca & Ibarra-Vidal, 2005 (Gordiida, Nematomorpha) in the stomach of <i>Salmo trutta</i> (Salmoniformes) in Patagonia	144

# ÍNDICE DE FIGURAS

## INTRODUCCIÓN

Figura 1. Número de especies introducidas en aguas continentales en Chile de acuerdo a: (a) distribución a lo largo del país (dividido en zona Norte o Provincia Atacama, zona Centro-Sur o Provincia Chilena y zona Patagonia o Provincia Patagónica, *sensu* Dyer, 2000); (b) número de especies nativas según su distribución a lo largo del país; (c) tiempo de introducción (según publicaciones científicas de Campos, 1971; Arratia, 1978; Dyer, 2000; Iriarte, 2005 y esta tesis). 23

## CAPÍTULO 1

### Sección 1.1

Figure 1.1.1. Location of Thompson Lake. Note the isolated and high elevation nature of the lake. 42

Figure 1.1.2. Total length (log) by mass (log) of *Galaxias platei* in Thompson Lake, Chile. Individuals are differentiated by habitat where they were captured and by sex or ontogenetic stage. 43

Figure 1.1.3. Age-frequency distribution of *Galaxias platei* collected from Thompson Lake, Chile. 44

Figure 1.1.4. Mean total length at age ( $\pm 1$  SE) for *Galaxias platei* in Thompson Lake, Chile. 45

Figure 1.1.5.  $\delta^{15}\text{N}$  signature in tissues of *Galaxias platei* in Thompson Lake, Chile by total length and age. Age is indicated by the number above the point. 46

Figure 1.1.6. nMDS using Euclidean distance based on  $\delta^{14}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{14}\text{N}/\delta^{13}\text{C}$  for *Galaxias platei* from Thompson Lake, Chile. Symbols indicate trophic groups as follows: black triangles: ages 0 - 4, open circles: ages 7 - 11, x: ages 13 - 18. Numbers over symbols correspond to age of individual. 47

Figure 1.1.7. Diet composition for the three trophic groups identified based on stable isotopes and age of *Galaxias platei* collected from Thompson Lake, Chile. 48

### Sección 1.2

Figura 1.2.1. Mapa con la ubicación geográfica de los lagos estudiados. 72

Figura 1.2.2. Composición dietaria basado en el Índice de Importancia Relativa ( $I_{IR}\%$ ). *Galaxias platei* (Gp) y las dos especies de trucha (St: *Salmo trutta*, Om: *Oncorhynchus mykiss*) categorizados por talla (1=juveniles; 2=adultos). Subíndice indica origen (NS= lago libre de salmónidos, S= lago con presencia de salmónidos). 73

Figura 1.2.3. Amplitud de nicho trófico calculado mediante el Índice de Levin (Ba).	74
Figura 1.2.4. Piscivoría ejercida por las especies en estudio y sus categorías. Las letras sobre las barras de error indican diferencias establecidas en análisis de PERMANOVA (test pareados).	75
Figura 1.2.5. Centroides de la media e intervalos de confianza del 95% del escalamiento multidimensional no-paramétrico (basado en matriz de similitud de Bray-Curtis) de la gravimetría de la dieta de las especies en estudio y sus categorías.	76
Figura 1.2.6. Centroides de la media e intervalos de confianza del 95% de las señales de $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies en estudio y sus categorías.	77
Figura 1.2.7. Comparación de rectas de la señal de $\delta^{15}\text{N}$ de individuos provenientes de lagos no invadidos versus invadidos.	78

## CAPÍTULO 2

Figure 2.1. Map of study site.	104
Figure 2.2. Catch per unit of effort (CPUE), expressed as number of fish caught (n) per unit of time (t) and area (a), and fish condition (K), of juveniles and adults by lake.	105
Figure 2.3. Frequency of weight range (g) observed in individuals from monospecific and multispecific lakes.	106
Figure 2.4. Index of Relative Importance (IRI) of juveniles and adults standardized by lake. J= Juveniles; A=Adults.	107
Figure 2.5. Non-parametric multi-dimensional scaling (nMDS) of all individuals analyzed based on gravimetric data of diet (using Bray-Curtis similarity index). Upper diagram display "Lake" factor, and lower diagram display "Stage Category" factor.	108
Figure 2.6. Scatterplots of all individuals analyzed based in their stable isotopes signatures of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ . Upper diagram display "Lake" factor and lower diagram display "Stage Category" factor.	109
Figure 2.7. Cluster analysis of trophic relationships of <i>P. trucha</i> based on gravimetric data of diet (A) and stable isotope signature (B).	110

## DISCUSIÓN

Figura 2. Principales alteraciones en la dieta de galáxidos nativos que conducen a la reducción de su posición trófica. A) Relaciones de piscivoría entre distintos estadios ontogénicos de <i>Galaxias platei</i> (ésta tesis). Los salmónidos (línea roja) depredan y compiten con <i>G. platei</i> (línea negra) por cristalinos y juveniles, limitando la piscivoría de <i>G. platei</i> a tallas adultas exclusivamente. B) La dieta de <i>Aplochiton</i> sp. cambia en coexistencia con <i>Salmo trutta</i> desde ítems autóctonos preferentemente hacia ítems alóctonos	128
--	-----

(Elgueta et al. 2013). Ancho de flecha indica la magnitud relativa de la interacción.

Figura 3. Esquema interacciones tróficas de *Percichthys trucha* en lagos monoespecíficos (sin escalada trófica) y multiespecíficos (con escalada trófica). Ancho de la flecha indica magnitud relativa de la interacción. 129

Figura 4. Piscivoría (número de peces por estómago) de todas las especies estudiadas en lagos invadidos (14). Especies: Gp= *Galaxias platei*, Pt= *Percichthys trucha*, St= *Salmo trutta*, Om= *Oncorhynchus mykiss*. Tamaño: 1= juveniles, 2= adultos. ANOVA, EspeciexTamaño  $F=19,25_{(0,81)}$ ;  $p<0,001$ . 130

Figura 5. Tasas de crecimiento de *Galaxias platei* en un lago no invadido y lagos invadidos por salmónidos. ANOVA, Edad  $F=144,7_{(4,81)}$ ,  $p<0,0001$ ; Tipo de Lago  $F=34,54_{(1,81)}$ ,  $p<0,0001$ ; Interacción  $F=9,59_{(4,81)}$ ,  $p<0,0001$ . 131

Figura 6. Esquema general de depredación sobre juveniles y cristalinos de *Galaxias platei* en lagos patagónicos. La línea punteada representa la interacción que ocurre sólo en ausencia de salmónidos. 132

## CAPÍTULO ANEXO

Figure 1. *Gordius austrinus*. Ventral view of the posterior end. (A) Lobes and semicircular postcloacal crescent; scale: 200 $\mu$ m. (B) Detail of one lobe showing the cuticle partially modified; scale: 50 $\mu$ m. 152

Figure 2. *Gordius austrinus*. (A) Cuticle of the medial region of the body showing the epicuticle partially destroyed; scale: 20 $\mu$ m. (B) Mid body cuticle with some mucus secretion; scale: 20 $\mu$ m. 153

Figure 3. *Gordius austrinus*. (A) Ventral view of the posterior end showing at the apex of the lobes a spoon shaped cavity and the semicircular postcloacal crescent; scale: 200 $\mu$ m. (B) Mid body cuticle without damage; scale: 100 $\mu$ m. 154

# ÍNDICE DE TABLAS

## INTRODUCCIÓN

Tabla 1. Listado de especies introducidas de peces en Chile. Rango nativo, P: Pacífico; N: Norte; Am: América; Eur: Europa; S: Sur; E: Este. Presencia en Chile: (C) zona costera o baja de la cuenca; R.: río; L. Lago.	22
--	----

## CAPÍTULO 1

### Sección 1.1

Table 1.1.1. Multivariate analysis of covariance results for size-at-age of <i>G. platei</i> in Thompson Lake, Chile.	40
---	----

Table 1.1.2. Prey items present in stomach contents of <i>Galaxias platei</i> in Thompson Lake, Chile.	41
--	----

### Sección 1.2

Tabla 1.2.1. Principales características de los lagos en estudio y número de muestras analizadas para dieta (D) e isótopos estables (IE) por lago. Gp= <i>Galaxias platei</i> ; St= <i>Salmo trutta</i> ; Om= <i>Oncorhynchus mykiss</i> .	79
--	----

Tabla 1.2.2. Resultados de análisis PERMANOVA basados en el número de peces-presa hallados por estómago. Se puso a prueba un factor combinado (7 grupos) de la procedencia (Invasión), especie (Especie) y talla del pez (Talla). Invasión: 1=Invadido; 0=No Invadido; Especie: Gp= <i>Galaxias platei</i> , St= <i>Salmo trutta</i> , Om= <i>Oncorhynchus mykiss</i> ; Talla: 1=Juveniles; 2=Adultos.	80
--	----

Tabla 1.2.3. Resultados de análisis PERMANOVA basados en la gravimetría de la dieta (Dieta) y la señal isotópica de Nitrógeno y Carbono (Isótopos estables) de todos los individuos analizados. El factor Especie y Tamaño fueron ingresados al análisis como grupo predeterminado (5 grupos). Invasión (1=Invadido, 0=No Invadido); Especie (Gp= <i>Galaxias platei</i> , St= <i>Salmo trutta</i> , Om= <i>Oncorhynchus mykiss</i> ); Talla (1=Juveniles, 2= Adultos).	81
---	----

Anexo 1.2.1. Clasificación de todos los ítems alimentarios identificados en análisis de contenido estomacal. En la última columna (derecha) se presenta el listado de ítems resumidos utilizados para análisis dietarios.	82
---	----

Anexo 1.2.2. Valores promedio del Índice de Importancia Relativa ( $I_{IR}$ ) de los ítems alimentarios calculados para las distintas especies y sus factores (talla y procedencia).	
--	--

Gp1 <sub>NS</sub> = juveniles <i>Galaxias platei</i> de lagos no invadidos; Gp1 <sub>S</sub> = juveniles <i>G. platei</i> de lagos invadidos; Gp2 <sub>NS</sub> = adultos <i>G. platei</i> de lagos no invadidos; Gp2 <sub>S</sub> = adultos <i>G. platei</i> de lagos no invadidos; St1= juveniles <i>Salmo trutta</i> ; St2= adultos <i>Salmo trutta</i> ; Om2= adultos <i>Oncorhynchus mykiss</i> .	84
--	----

## CAPÍTULO 2

Table 2.1. Main physical, geographic and ecological features of studied lakes. Native species: Pt, <i>Percichthys trucha</i> ; Gp, <i>Galaxias platei</i> ; Gm, <i>Galaxias maculatus</i> ; At, <i>Aplochiton taeniatus</i> ; Hm, <i>Hatcheria macraei</i> ; Oh, <i>Odontesthes hatcheri</i> . Introduced species: St, <i>Salmo trutta</i> ; Om, <i>Oncorhynchus mykiss</i> ; Ok, <i>Oncorhynchus kisutch</i> ; Ot, <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> ; Sf, <i>Salvelinus fontinalis</i> .	111
Table 2.2. Number ( <i>n</i> ) and size range of all individuals studied with stomach content (w/cont.), empty stomachs and used for stable isotopes signatures (SI).	112
Table 2.3. Relative trophic height of different food items from two Patagonian lakes, based on their $\delta^{15}\text{N}$ signature and feeding habits.	113
Table 2.4. Similarity Percentage analysis (SIMPER) of trophic groups generated at 50% of similarity in Cluster analysis based on gravimetric data of diet. Bold values explain more than 90% of similarity (left columns) within groups and more than 50% of dissimilarity (right columns) between groups.	114
Table 2.5. Mean and standard error of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ signatures of juveniles (<16 cm TL) and adults (>16 cm TL) from studied lakes.	115
Appendix A. List of items identified in stomachs of <i>Percichthys trucha</i> from Patagonian Lakes.	116
Appendix B. Index of Relative Importance ( <i>IRI</i> ) of prey items by lake and stage of development of <i>Percichthys trucha</i> ( <i>n</i> = number of individuals analyzed).	118



# AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mi gratitud hacia todas las instituciones y personas que de algún modo han contribuído en el desarrollo de esta tesis doctoral.

Agradezco a mi familia, y muy especialmente, a mis padres, hermanas y sobrinos, quienes son un pilar fundamental en mi vida y amo profundamente. Por todo su cariño y apoyo incondicional durante todos los años del Doctorado. A ellos dedico esta tesis.

También agradezco especialmente a la Dra. Evelyn Habit, quien ha sido mi maestra en mi proceso de formación como científico, desde que era estudiante de pregrado. Por su constante atención y dedicación como profesora tutora, además de transmitirme su pasión por la conservación de la biodiversidad acuática chilena y patagónica especialmente.

A mis colegas del Laboratorio de Ecología y Conservación de Peces (Fish Team): Dr. Konrad Górski, Dr. Jorge González, Anaysa Elgueta, Alonso González, Aliro Manosalva, Priscila Piedra y especialmente a la Dra. Catterina Sobenes, quien lideró las campañas de terreno de 2009-10 y que son parte fundamental de los resultados de esta tesis. También a muchas personas que colaboraron de distintas formas, y, de manera muy especial, a Jovito González de Conaf, Pedro Soto de Puelo y a mis amigos y colaboradores Néstor Ortiz, Roberto Cifuentes, Katherine Solis, Jesús Yáñez, Waldo San Martín y Alfonso Jara.

Mis agradecimientos a las instituciones y proyectos que financiaron mi estadía en el Programa de Doctorado y el desarrollo de esta tesis. En particular a CONICYT, a través de su Programa de Formación de Capital Avanzado y la Beca para Estudios de Doctorado en Chile. A la Beca Francesco Faranda de la Universidad de Concepción. Los proyectos Fondecyt (E. Habit), National Geographic Society y NCERC (D. Ruzzante, Dalhousie University, Canada), National Science Foundation NSF-Patagonia (Brigham Young University, Utah, USA), DIUC Semilla, DIUC-Patagonia y DIUC Asociativo Patagonia (E. Habit).

# RESUMEN

La invasión de peces exóticos es ampliamente reconocida como una de las amenazas más relevantes para la conservación de la biodiversidad acuática. La introducción de grandes depredadores en el Hemisferio Sur como la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss* y la trucha café *Salmo trutta*, ha tenido efectos adversos sobre peces nativos, comunidades acuáticas y ecosistemas. En particular, *O. mykiss* y *S. trutta* han sido responsables de la disminución poblacional y extirpaciones locales de galáxidos nativos, en Nueva Zelanda y Australia. Luego de un siglo de introducciones, siembras y escapes, los salmónidos son el grupo ictiofaunístico dominante en ríos y lagos patagónicos, por sobre los nativos, presentando una amplia distribución latitudinal y altitudinal. Hoy en día, la trucha café y arcoiris son las especies más frecuentes y abundantes en la Patagonia chilena, con poblaciones autosustentables bien establecidas en ríos y lagos.

La evaluación de los impactos que estas especies invasoras han tenido sobre las poblaciones de peces nativos ha resultado metodológicamente compleja, producto del nulo conocimiento sobre sus distribuciones y abundancias previo a la llegada de los salmónidos. Sin embargo, la baja abundancia o casi inexistente presencia de ictiofauna nativa en ríos de la Patagonia, fue el primer indicio de un impacto negativo en las poblaciones locales. En este sentido, los lagos han sido reconocidos como zonas refugiales para los nativos, que en comparación con los ríos, son más abundantes y diversos. No obstante, el patrón negativo entre la abundancia entre peces nativos y truchas, indican que los nativos ejercen poca o nula resistencia a la invasión.

Los impactos que estas truchas invasoras generan en los ecosistemas receptores, se deben en gran medida a las nuevas relaciones tróficas que ellos establecen. Estas se comportan como voraces depredadores tope, siendo capaces de reducir las abundancias de los peces nativos por depredación directa, y alterar su nicho trófico por competencia. Por lo tanto, es esperable que la coexistencia con estos nuevos y eficientes depredadores, altere la ecología natural de los depredadores tope nativos, poco adaptados a esta novedad ecológica.

De las 11 especies de peces nativos de aguas continentales de la Patagonia chilena, dos destacan por presentar hábitos piscívoros y por lo tanto, comportarse como depredadores tope nativos en los ecosistemas que habitan. *Galaxias platei*, es la especie nativa más ampliamente distribuida en la provincia ictiográfica Patagónica, presentando un cambio ontogenético en su dieta, desde larvas planctófagas hacia adultos piscívoros (caníbales). *Percichthys trucha*, al igual que *G. platei*, es una especie que exhibe un cambio ontogenético de su dieta, siendo ictiófagos a medida que aumentan su tamaño corporal. Hasta ahora, ambas especies han sido estudiadas sólo en sistemas invadidos por salmónidos, y gran parte de esta información, ha sido generada en ecosistemas en la vertiente este de la Cordillera, por lo que aún se desconoce su ecología trófica natural (libre de salmónidos) y su comportamiento en ecosistemas de la Patagonia chilena.

Producto de su amplia distribución, aún es posible encontrar a *G. platei* y *P. trucha* habitando en lagos de alta altitud e hidrológicamente desconectados, libres de salmónidos. Esta es una oportunidad única para estudiar la expresión natural de su ecología trófica. Precisamente esta tesis adopta esta estrategia de “experimento natural”, comparando la ecología trófica de ambas especies nativas en sistemas con y sin invasión de salmónidos. Mediante el análisis de la dieta e isótopos estables de Carbono y Nitrógeno, se estudió la ecología trófica de ambas especies nativas en lagos invadidos y no invadidos. Estos resultados se complementaron con el estudio de la ecología trófica de

las dos especies de truchas más frecuentes (*O. mykiss* y *S. trutta*). Los resultados indican que *G. platei* en aislamiento, experimenta un marcado cambio ontogenético en el uso de hábitat y su dieta, con adultos exclusivamente piscívoros (canibalismo). La presencia de truchas retrasa el cambio hacia la piscivoría y tiende a ser menos intensa en adultos, conduciendo a un escalamiento ontogenético más lento (menor tasa de enriquecimiento de  $\delta^{15}\text{N}$  a mayor tamaño) y a una reducción de su nivel trófico (menor señal de  $\delta^{15}\text{N}$ ). Además, los juveniles de *G. platei* amplían su nicho trófico hacia presas de origen alóctono. En cuanto a *P. trucha*, los resultados indican que los lagos monoespecíficos, libres de salmónidos, esta especie no presenta un escalamiento trófico (no hay enriquecimiento de  $\delta^{15}\text{N}$  desde juveniles hacia adultos), debido a la ausencia de piscivoría (sin canibalismo), donde juveniles y adultos depredan sobre los mismos ítems bénticos. En lagos multiespecíficos, invadidos por truchas, esta especie experimentó una escalada trófica (enriquecimiento de  $\delta^{15}\text{N}$ ) debido a la piscivoría sobre *G. platei* y la depredación sobre ninfas de Odonatos. Las truchas por su parte, registraron niveles de piscivoría significativamente mayores que la nativas, depredando principalmente sobre *G. platei*. Entre ellas, la trucha arcoíris es más piscívora que *S. trutta*.

Si bien los ecosistemas lacustres han permitido la coexistencia de truchas con peces nativos, su interacción ha generado un detrimento en la expresión ecológica natural de los nativos. Particularmente, *G. platei* es la especie nativa más afectada por la ecología trófica de las truchas. A través de interferencia trófica directa (depredación) e indirecta (competencia), esta especie podría experimentar extinciones locales mediante el agotamiento de reclutas y juveniles de *G. platei*. Además, queda en evidencia que esta especie es depredada por todas las especies ictiófagas (nativas y no nativas), y los adultos que escapan a la depredación, experimentan un escalamiento trófico sesgado que puede repercutir en el fitness individual. Por el contrario, *P. trucha* es menos afectada, principalmente por no ser depredada y por adaptar su dieta a presas alternativas de alta calidad nutricional. De todas maneras, al resultar el “experimento natural” incompleto, aún persiste la pregunta si la invasión de salmónidos ha alterado su expresión ecológica íntegra.

Los depredadores tope nativos son especies “ingenuas” o “naïve” ya que no cuentan con capacidades para contrarrestar o eludir las interferencias negativas de los salmónidos. Inclusive, parecen facilitar el éxito de su invasión. Por ello, resulta urgente proteger los últimos ecosistemas libres de salmónidos y así, conservar la biodiversidad de ecosistemas de aguas continentales.

Palabras clave: especies invasoras, interferencias tróficas, depredadores tope, piscivoría, salmónidos, Patagonia.

# ABSTRACT

The invasion of exotic fish is widely recognized as one of the most relevant threats for the conservation of aquatic biodiversity. The introduction of large predators as rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* and brown trout *Salmo trutta* in the Southern Hemisphere, has had adverse effects on native fish communities and aquatic ecosystems. In particular, *O. mykiss* and *S. trutta* have been responsible for the population decline and local extirpation of native galaxids in New Zealand and Australia. After a century of introductions, stocking and escapes, salmonids are the dominant fish group inhabiting Patagonian rivers and lakes, over the natives, with a wide latitudinal and altitudinal distribution. Nowadays, rainbow and brown trouts are the most frequent and abundant species in Chilean Patagonia, with self-sustaining populations, well established in rivers and lakes.

The assessment of the impacts of these invasive species has on native fish populations has been methodologically complex, product of the lack of knowledge about their abundances and distributions, prior to the arrival of the salmonids. However, the low abundance or almost nonexistent of native fish in rivers of Patagonia, was the first sign of a negative impact on local populations. In this sense, lakes have been recognized as refugiales areas for natives, where still remains abundant and diverse. However, the negative pattern between native fish and trout abundances, indicate that the natives have little or no resistance to the invasion.

The impacts that these invasive trouts generates over the ecosystems, is largely due to new trophic relationships that they establish. They behave like voracious predators, being able to reduce the abundance of native fish by direct predation, and alter their trophic niche by competition. Therefore, it is expected that the coexistence of these new and efficient predators, alter the natural ecology of native top predators, poorly adapted to this ecological novelty.

Among the 11 species of native freshwater fish in Chilean Patagonia, two are piscivorous, and therefore, behave as top predators on the ecosystems that they inhabit. *Galaxias platei*, is the most widely distributed native species in the ichthyogeographical Patagonian Province showing an ontogenetic diet shift, from planktophagus larvae to piscivorous adults (cannibals). *Percichthys trucha*, as *G. platei*, exhibits an ontogenetic change in their diet, being piscivorous as they increase in body size. So far, both species have been only studied in invaded systems (by salmonids), and much of this information has been generated in ecosystems located at eastern slope of Andes, remaining their natural trophic ecology (free salmonids) and Chilean Patagonia ecosystems, unknown.

Product of its wide distribution, it is still possible to find *G. platei* and *P. trucha* inhabiting hydrologically disconnected-high altitude lakes, salmonid free. This is a unique opportunity to study the natural expression of their trophic ecology. Precisely this thesis adopts this strategy of "natural experiment" comparing the trophic ecology of native species in both systems, with and without invasion of salmonids. By analyzing diet and stable isotopes of carbon and nitrogen, trophic ecology of both native species in invaded lakes and not invaded was studied. These results were complemented by the study of trophic ecology of the two most common trout species (*O. mykiss* and *S. trutta*). Results indicates that *G. platei* in isolation, has a marked ontogenetic shift in habitat use and diet, and adults are exclusively piscivorous (cannibalism). The presence of trouts delays their shift to piscivory and it tends to be less intensive in adults, leading to slower ontogenetic trophic scaling (lower rate of  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment through size) and a reduction in their trophic level (lower  $\delta^{15}\text{N}$ ). In addition, trophic niche of juveniles of *G. Platei*, widen to allochthonous preys. Regarding *P. trucha*, results indicate that in monospecific lakes

(salmonid free), this species have not trophic scaling (no enrichment  $\delta^{15}\text{N}$  from juvenile to adult), due to the absence of piscivory (no cannibalistic), and juveniles and adults predating over the same benthic items. In multispecies lakes (invaded by salmonids), this species experienced a trophic scaling ( $\delta^{15}\text{N}$  enrichment) due to piscivory on *G. platei* and predation on nymphs of Odonata. Trouts showed significantly higher levels of piscivory than the native, preying mainly on *G. platei*. Between them, *S. trutta* is more piscivorous than *O. mykiss*.

Despite lacustrine ecosystems have allowed the coexistence of trouts and native fishes, their interaction has generated a detriment in the natural ecology expression of natives. Particularly, *G. platei* is the most affected native species by the trophic ecology of trouts. Through direct trophic interference (predation) and indirect (competition), this species may experience local extinctions by depletion of recruits and juveniles of *G. platei*. Furthermore, it is evident that this species is preyed by all piscivorous species (native and non-native), and adults that escape to predation, biased trophic scaling may affect their individual fitness. By contrast, *P. trucha* is less affected, mainly because is not preyed by any species and adapts their diet to alternative high nutritional quality preys. Anyway, as the "natural experiment" was incomplete, yet the question remains whether the invasion of salmonids has altered its full natural ecological expression.

Native top predators are "naïve" species, because they have no capacity to counteract or avoid negative interference of salmonids. Even seems to facilitate their successful invasion. Therefore, it is urgent to protect the remaining free salmonid ecosystems to preserve the natural biodiversity of freshwater ecosystems.

Keywords: invasive species, trophic interference, top predators, piscivory, salmonids, Patagonia.



# INTRODUCCIÓN

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

## **Singularidad de la ictiofauna nativa chilena y patagónica**

El territorio de Chile presenta un fuerte gradiente latitudinal entre los 17° y 56° de latitud sur. También muestra un importante desnivel altitudinal variando de cumbres por sobre los 3.000 m.s.n.m. hasta llegar al Océano Pacífico en sólo 200 km en promedio. Esta singular geomorfología, alberga cuencas hidrográficas que se originan en la Cordillera de los Andes (andinas) o en la Cordillera de la Costa (costeras), que escurren de manera paralela de Este a Oeste, sin interconexiones Norte-Sur entre ellas. Esta conformación, sumado a una historia geológica particular, con influencia de desertificación en el Norte y glaciaciones en el Sur, ha generado una ictiofauna continental única, que se caracteriza por poseer un alto endemismo (Vila et al. 2006, Habit et al. 2006, Marr et al. 2010). Con ello, se reconocen tres Provincias Ictiogeográficas a lo largo del país, con endemismos de la zona norte o Altiplánica, zona centro-sur o Chilena y zona sur o Patagonia (Dyer 2000), (Figura 1). Ésta última, compartida con Argentina. En todo este amplio espectro biogeoclimático, sólo 45 especies nativas de peces han evolucionado a partir de una compleja composición, con elementos de la región Brasileña (e.g.

Characiformes), otras formas endémicas (e.g. Diplomystidae, Nematogenyidae, Perciliidae) y algunos elementos comunes con Australia (e.g. Galaxiidae, Percichthyidae), (Arratia 1997). Muchas de estas especies presentan características primitivas y son en su gran mayoría de pequeño tamaño corporal (<15 cm cuando adultos; Vila & Habit en prensa). Así, la ictiofauna de Chile es única, y altamente sensible debido a sus singularidades. Además, su estado de conservación es de alta vulnerabilidad (Campos et al. 1998, Habit et al. 2006).

En el caso de la Provincia Patagónica, la ictiofauna dulceacuícola ha sido fuertemente influenciada por su particular historia geológica (Ruzzante et al. 2008). La elevación de la cordillera de los Andes y los repetidos ciclos glaciales han sido determinantes en modelar los atributos que caracterizan a este grupo faunístico (Cussac et al. 2004, Ruzzante et al. 2008). Esta zona geográfica se encuentra actualmente separada en dos vertientes por la cordillera de los Andes, y se extiende desde Chiloé continental por la vertiente Oeste (Chile, 40°S) y desde el río Colorado por la vertiente Este (Argentina, 36°S) hasta Tierra del Fuego en el extremo sur. Actualmente la ictiofauna nativa de aguas continentales de la Patagonia se compone de un total de 21 especies (Pascual et al. 2002, Aló et al. 2013), 11 de las cuales se encuentra en la vertiente Oeste o también llamada "Patagonia chilena" para diferenciarla de la misma región biogeográfica ubicada al Este de los Andes, que administrativamente pertenece a Argentina. Esta diversidad resulta baja si se compara con otras Provincias como la Chilena, con 25 especies. No obstante, el valor de conservación de la fauna íctica Patagónica se relaciona con su alta diversidad morfológica y genética, explicada por una singular historia geológica (Milano et al. 2002, Cussac et al. 2004, Zattara & Premoli 2005, Ruzzante et al. 2006, 2008, 2011, Zemlak et al. 2008, 2010, 2011). Entre esta ictiofauna nativa, destaca el grupo de los galáxidos (Familia Galaxiidae), con un alto número de especies (5 de las 11 especies presentes en Patagonia chilena) y diversidad de historias de vida, estrategias de dispersión, así como adaptaciones morfológicas y fisiológicas. Ello explicaría su éxito en diversidad y abundancia en Patagonia (Cussac et al. 2004, Ruzzante et al. 2008).

En cuanto a su ecología trófica, la mayoría de los peces nativos chilenos exhiben hábitos carnívoros, depredando preferentemente sobre insectos acuáticos, crustáceos y moluscos (Ruiz & Marchant 2004). La piscivoría (i.e. alimentación sobre peces) es un atributo casi inexistente entre la ictiofauna nativa y ha sido reportada en Chile únicamente para dos especies. Ruiz (1993) señala que adultos de *Percichthys trucha* depreda sobre *Galaxias maculatus* en un río de la zona central del país. Luego, Habit et al. (2012)

mencionan que *Galaxias platei* es fuertemente caníbal desde temprana edad en sistemas libres de salmónidos.

Dado el pequeño tamaño corporal de las especies nativas, la depredación sobre otros peces es poco probable, y los escasos estudios disponibles sobre su biología parecen coincidir en esta conclusión (Habit & Vila en prensa). Sin embargo, estudios realizados en lagos Patagónicos Argentinos, revelan el potencial piscívoro de los adultos de 3 especies compartidas con Chile: *P. trucha*, *G. platei* y *Odonthesthes hatcheri* (Macchi et al. 1999, 2007, Ruzzante et al. 2003, Milano et al. 2002, 2006, Lattuca et al. 2008, Juncos et al. 2013). Allí, *P. trucha* y *G. platei* muestran un marcado cambio ontogenético de la dieta, depredando frecuentemente sobre juveniles de *Galaxias maculatus* a medida que incrementan su tamaño corporal. A diferencia de las anteriores, la piscivoría es poco frecuente en *O. hatcheri* (Macchi et al. 1999). Por lo tanto, desde una perspectiva comunitaria, la mayoría de los peces nativos comparten una posición trófica tope en las tramas tróficas dulceacuícolas, siendo bentófagos. No obstante, en sistemas donde están presentes especies potencialmente ictiófagas como *G. platei* y *P. trucha*, se agrega un nivel trófico superior, correspondiente al depredador tope.

### **Introducción de peces en Chile y el éxito de los salmónidos**

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

En Patagonia, tras un siglo de introducciones, siembras y escapes, truchas y salmones son las especies más frecuentes en ríos y lagos, con una amplia distribución latitudinal y altitudinal (Habit et al. 2012). El éxito de la invasión de los salmónidos en Patagonia ha sido especie-específico y, de acuerdo a Arismendi et al. (2014), se relaciona



directamente con la influencia humana y con las interacciones biológicas que establecen estas especies en el medio que invaden. Entre los salmónidos introducidos con fines recreacionales (Basulto 2003), los más exitosos corresponden a las especies *Oncorhynchus mykiss* (trucha arcoíris) y *Salmo trutta* (trucha café), las que se distribuyen a lo largo de todo el país, distribución que no muestra ninguna especie nativa (Figura 1). Éstas han conformado poblaciones asilvestradas y abundantes en la mayoría de las cuencas de la Patagonia (Soto et al. 2001, 2006, Habit et al. 2010).

También se ha documentado el éxito y expansión del salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*), especie que a partir de algunas siembras experimentales (“ocean ranching”) realizadas hace más de 30 años, ha establecido poblaciones autosustentables y continúa colonizando ríos de la mayoría de las cuencas de Patagonia y zona sur de Chile (Becker et al. 2007, Correa & Gross 2007, Ibarra et al. 2011, Soto et al. 2007). Otras especies como *Oncorhynchus kisutch* (salmón Coho) y *Salmo salar* (salmón del Atlántico), no cuentan con registros de poblaciones invasoras en cuencas de la Patagonia (Arismendi et al. 2014), sin embargo, podrían llegar a serlo dada la continua presión de propágulo a través de los escapes desde las salmoneras (Soto et al. 2001). Entre las especies escapadas, el salmón Coho presenta altas probabilidades de transformarse en especie invasora en la Patagonia debido al alto número de individuos escapados (Sepulveda et al. 2013, Arismendi et al. 2014), la existencia de eventos reproductivos en el área (Niklitschek & Aedo 2002) y la falta de controladores como la pesca artesanal local (Soto et al. 2001).

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

El establecimiento de estas especies exóticas en los ecosistemas dulceacuícolas de Chile, representa desde una perspectiva comunitaria, una novedad ecológica en las tramas tróficas nativas, ya que se introducen peces fuertemente ictiófagos, escasos entre los peces nativos.

## Impactos de los salmónidos sobre peces nativos en Patagonia

Las especies salmónidas han sido descritas como especies invasoras capaces de provocar cambios a distintos niveles de organización biológica en los ecosistemas que colonizan (Simon & Townsend 2003, Townsend 2003, Cucherousset & Olden 2011). A nivel individual pueden provocar cambios de hábitos conductuales y segregación hacia hábitat subóptimos de los peces nativos (McIntosh et al. 1992, McIntosh 2000, Blanchet et al 2009); a nivel poblacional cambios como extirpación, reducción o fragmentación poblacional (Townsend & Crowl 1991); a nivel comunitario pueden suprimir la presión de pastoreo por invertebrados (Flecker & Townsend 1994) y a nivel ecosistémico aumentando significativamente la productividad primaria (Simon & Townsend 2003, Townsend 2003).

En el Hemisferio Sur, la trucha arcoiris y la trucha café han sido responsables del decline poblacional de peces galáxidos nativos, debido a depredación directa y competencia por alimento (Crowl et al. 1992, Simon & Townsend 2003, McDowall 2006). En la Patagonia chilena, los efectos de su invasión ha resultado particularmente difícil de evaluar, dada la nula información de base de los ecosistemas receptores, respecto de la llegada de los salmónidos. A pesar ello, la primera evidencia de efectos los negativos de esta invasión sobre peces nativos chilenos es el patrón inverso entre la abundancia de galáxidos y salmónidos (Habit et al. 2010, 2012, Arismendi et al. 2009, Soto et al. 2006). Adicionalmente, se ha establecido que los efectos de la invasión de salmónidos son más importantes en sistemas fluviales que en sistemas lacustres (Habit et al. 2010). En ríos, las especies nativas patagónicas resultan desventajosas frente a los salmónidos, en tanto que en ambientes lacustres encuentran mayor oferta de ambientes de refugios en sistemas de alta heterogeneidad litoral. En estos sistemas lénticos, la abundancia (dominancia) de salmónidos está determinada por la conectividad hidrológica del sistema. Esta conclusión fue obtenida paralelamente por Correa & Hendry (2012) y Habit et al. (2012), quienes utilizando distintas metodologías, concluyen que los lagos más conectados presentan mayor riqueza y abundancia de salmónidos que los poco conectados. Ello demuestra que el proceso actual de invasión no está mediado por el transporte humano, sino que más bien es el resultado de las capacidades colonizadoras-invasivas de estas especies. De esta manera, Habit et al. (2012) concluyen que tanto la temperatura como la conectividad hidrológica, son los factores naturales que determinan la invasión de salmónidos. Así, los sistemas lacustres de bajo orden (*sensu* Correa &

Hendry 2012) o de baja o nula conectividad natural superficial, constituyen refugios naturales para los galáxidos ante la invasión de salmónidos.

Como fue mencionado anteriormente, las comunidades ícticas nativas en Chile y especialmente en la Provincia Patagónica, son caracterizadas por un bajo número de especies. Ello constituye una de las principales desventajas frente a la introducción de peces exóticos, ya que las comunidades ricas en especies en general pueden ser más resistentes a las invasiones (Elton 1958, Cronk & Fuller 1995), al hacer un mejor uso de los recursos disponibles (Case 1990). Así por ejemplo, comunidades insulares pobres en especies, son particularmente propensas a la invasión (Elton 1958, Orians 1995). Además, esta comunidad de peces nativos en Patagonia ejercen muy poca o nula resistencia a la invasión de salmónidos (Habit et al. 2012)

Por lo tanto, los patrones de distribución y abundancia naturales de las especies nativas están siendo modificados por la invasión de especies de salmónidos en Patagonia (Cussac et al. 2004, Baigún & Ferriz 2003, McDowal 2006, Pascual et al. 2007) y los ecosistemas lacustres resultan claves para 1) mantener poblaciones de peces nativos en ambientes invadidos por salmónidos y, 2) bajo ciertas circunstancias, convertirse en ambientes refugiales libre de salmónidos.

### **Interferencia trófica como principal mecanismo del efecto de salmónidos sobre la ictiofauna nativa**

Los impactos ecológicos asociados a la invasión de salmónidos se encuentran íntimamente ligados a su ecología trófica, caracterizada por una alta voracidad, plasticidad y cambio ontogenético de la dieta (Simon & Townsend 2003). Así, las dos especies de truchas más frecuentes y dominantes en los ecosistemas patagónicos, *O. mykiss* y *S. trutta* son consideradas las grandes depredadoras introducidas en aguas frías continentales de todo el mundo (Elliott 1994, Crawford & Muir 2008), por lo que se encuentran listadas entre las 100 especies exóticas invasoras más dañinas del mundo (Lowe et al. 2004). De hecho, los mecanismos más citados para explicar los impactos negativos sobre galáxidos nativos incluyen competencia por alimento y espacio, y depredación (McIntosh et al. 1994, Macchi et al. 1999, McIntosh 2000). Para evitar la depredación por *S. trutta*, los galáxidos nativos tienden a ocupar hábitats subóptimos, reduciendo su eficiencia alimentaria (McIntosh et al. 1992, Edge et al. 1993, Lattuca et al. 2008). Los salmónidos tienen una ventaja competitiva en el uso de los recursos

alimentarios y pueden ser piscívoros desde tallas pequeñas (Behnke 2002). En Patagonia, juveniles de salmón Chinook (*O. tshawytscha*), de 8,5 cm de largo total (LT), fueron encontrados depredando sobre *G. maculatus* (Ibarra et al. 2011), y ha sido estimado que un sólo adulto de *O. mykiss* puede consumir 2,0 y 2,5 kg de larvas y adultos de *G. maculatus* en un año (Vigliano et al. 2009). Los juveniles y adultos de salmónidos consumen las mismas presas bentónicas que los galáxidos pero a tasas mucho mayores (McIntosh 2000, Simon & Townsend 2003, Eby et al. 2006). Por lo tanto, la interferencia trófica es el mecanismo más plausible que explica los efectos negativos de la invasión de los salmónidos en galáxidos nativos (García de Leaniz et al. 2010).

Los efectos indirectos de esta interferencia trófica sobre la ictiofauna nativa dependen de la posición trófica y el uso de hábitat de cada especie, esperando cambios más importantes en las especies nativas que ocupen el mismo nicho trófico y hábitat que los invasores. En este sentido, la coexistencia de depredadores tope nativos (peces ictiófagos) y truchas puede impedir el escalamiento trófico ontogenético natural de las especies y haber conducido a los primeros a reducir su posición trófica (medido como  $\delta^{15}\text{N}$ ), principalmente por competencia. En efecto, ha sido demostrado que la invasión e introducción de nuevos depredadores tope reduce la posición trófica de los peces nativos debido a la competencia en sistemas lacustres (Vander Zanden et al. 1999, Elgueta et al. 2013).

Tal como se mencionó anteriormente, en Patagonia Chilena solo existen dos especies ictiófagas (*G. platei* y *P. trucha*), las que corresponden a los depredadores tope naturales en esos ecosistemas. Es esperable que la ecología trófica de estas especies se vea fuertemente alterada por la presencia de nuevas especies piscívoras en los ecosistemas que habitan. Si bien ambas especies nativas comparten hábitos piscívoros, son especies muy diferentes en su distribución y biología.

*Galaxias platei* es la especie más ampliamente distribuída en Patagonia, latitudinal y altitudinalmente (Habit et al. 2012). No presenta escamas y gracias a sus adaptaciones para soportar condiciones ambientales extremas, que incluyen retinas sensibles adaptadas a ambientes oscuros, presencia de una línea lateral cefálica, estructuras de protección para reducir la abrasión en las branquias, alta tolerancia a bajas concentraciones de oxígeno y las tasas metabólicas bajas, pudo permanecer en zonas que estuvieron glaciadas (Cussac et al. 2004, Ruzzante et al. 2008). Información más reciente, basada en la diversidad genética de *G. platei*, muestra que en la Patagonia existirían dos grupos de poblaciones con orígenes distintos: uno exclusivo de la zona

norte de la vertiente Oeste, más antiguo y relacionado con procesos geológicos pretéritos como la elevación de la cordillera de los Andes; y otro en la zona sur, compartido entre ambas vertientes y relacionado con las glaciaciones, en que la reversión de cuencas habría sido de gran importancia (Zemlak et al. 2008). Actualmente se encuentra distribuida desde la cuenca del río Toltén por el norte a Tierra del Fuego por el sur. En lagos, *G. platei* presenta un marcado cambio ontogenético de su dieta y hábitat. Produce una larva plactónica transparente y alargada, similar a su congénero *Galaxias maculatus*, mientras que juveniles < 20 cm de largo total (LT) se encuentran típicamente en zonas litorales (menos de 8 m de profundidad) depredando sobre zoobentos. Por último, individuos > 20 cm LT habitan a mayores profundidades con hábitos piscívoros caníbales (Ortubay et al. 1994, Barriga et al. 2002, Habit et al. 2010).

*Percichthys trucha*, también presenta una amplia distribución, pero más desplazada hacia el norte, en áreas que no estuvieron glaciadas. A diferencia de *G. platei*, esta especie habría persistido en esas zonas menos frías, recolonizando hacia el sur a medida que retrocedieron los hielos hasta la cuenca del río Puelo (Ruzzante et al. 2008). Más al sur en Chile, *P. trucha* sólo se encuentra presente en cuencas que han revertido su drenaje (Ruzzante et al. 2006). Actualmente se encuentra distribuida desde la cuenca Aconcagua por el norte hasta la cuenca del Baker por el sur, con un gap distribucional entre las cuencas del río Puelo la de Aysén. Esta especie presenta un cuerpo cubierto por escamas y armado con fuertes espinas dérmicas, inclusive en estadios larvales (Ruiz & Marchant 2004). En lagos de la Patagonia Argentina, esta especie presenta un cambio ontogenético en la dieta, similar a *G. platei*, que va desde planctívoro en estadios larvales hasta piscívoros cuando adultos (Macchi et al. 1999, Ruzzante et al. 2003).

La biología y ecología de estas especies nativas ha sido estudiada en Chile exclusivamente en sistemas donde coexisten con salmónidos, ya que no existe información previa a la invasión. Sin embargo, el hallazgo de sistemas lacustres libres de salmónidos genera una oportunidad única para comprender la ecología natural de las poblaciones nativas depredadores tope y compararla con aquellas donde coexisten con salmónidos. De esta forma, es posible entender las complejas interacciones que explican la coexistencia de peces nativos y salmónidos, así como también dilucidar las alteraciones que han experimentado debido a su interacción. Esta tesis adopta precisamente esta estrategia de “experimento natural”, comparando la ecología trófica de *Galaxias platei* y *Percichthys trucha*, especies nativas ictiófagas, en condiciones naturales (libres de salmónidos) y en coexistencia con salmónidos (capítulos 1 y 2, respectivamente).

Considerando que el nicho trófico de las especies nativas en condiciones de naturalidad es el óptimo para esas especies, cualquier cambio supone una alteración que puede incidir sobre el crecimiento y supervivencia, lo que finalmente puede provocar una reducción poblacional.



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

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

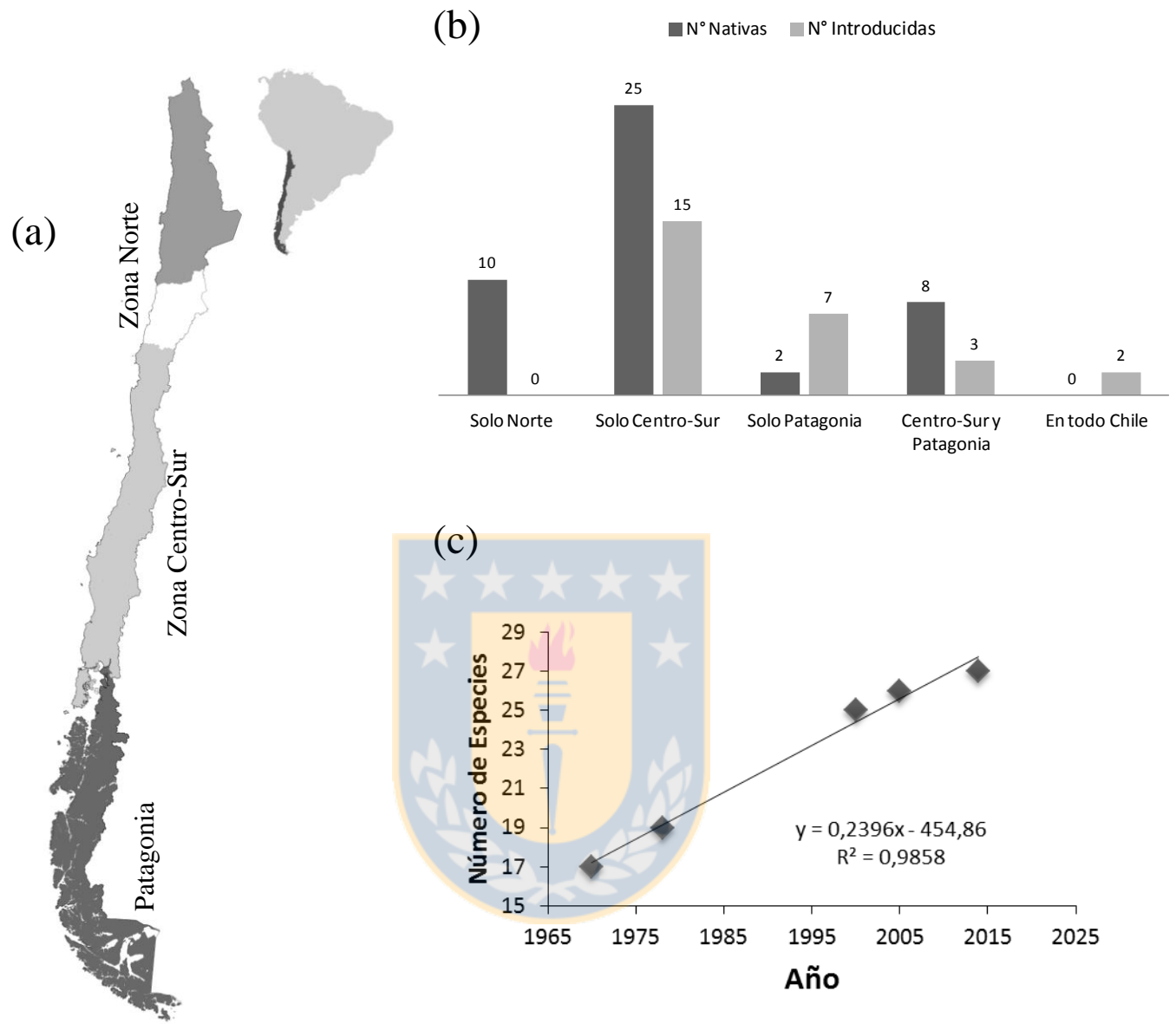


Figura 1. Número de especies introducidas en aguas continentales en Chile de acuerdo a: (a) distribución a lo largo del país (dividido en zona Norte o Provincia Atacama, zona Centro-Sur o Provincia Chilena y zona Patagonia o Provincia Patagónica, *sensu* Dyer 2000); (b) número de especies nativas según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



# Hipótesis

La coexistencia de salmónidos no-nativos y las especies ictiófagas nativas (*Galaxias platei* y *Percichthys trucha*) en lagos de la Patagonia chilena, modifica el escalamiento trófico natural de las nativas a través de su ontogenia, cambiando su nicho trófico (medias de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) y reduciendo su posición trófica relativa ( $\delta^{15}\text{N}$  a través de la talla). Estas alteraciones se relacionan con una reducción de la piscivoría y cambios dietarios hacia ítems sub-óptimos de las especies nativas en presencia de salmónidos. Además, los salmónidos más representativos de los lagos Patagónicos, las truchas café *Salmo trutta* y arcoíris *Oncorhynchus mykiss*, presentan niveles de piscivoría significativamente mayores que las especies ictiófagas nativas, siendo éste el mecanismo de interferencia que altera la ecología trófica natural de las nativas.

## Objetivo General

- Comprender los efectos de la invasión de salmónidos en lagos patagónicos sobre la ecología trófica de los depredadores tope nativos.

## Objetivos Específicos

1. Conocer la ecología de *Galaxias platei* en un lago no invadido por salmónidos.
2. Comparar la ecología trófica de *G. platei* en lagos con y sin invasión de salmónidos.
3. Conocer la ecología trófica de *Salmo trutta* y *Oncorhynchus mykiss* y su relación con la ecología trófica de *G. platei* en lagos patagónicos.
4. Conocer la ecología trófica de *Percichthys trucha* y compararla en lagos con y sin presencia de salmónidos.

# CAPÍTULO 1

## Interferencia trófica sobre *Galaxias platei*



*En este primer capítulo, se estudian los impactos directos (depredación) e indirectos (cambios en el nicho trófico) de la invasión de salmónidos sobre la especie nativa Galaxias platei. En la primera sección, se describe por primera vez la ecología de G. platei en un sistema libre de salmónidos (Objetivo 1). Esta información resulta clave para entender la dinámica natural de esta especie, la más representativa en términos de frecuencia, abundancia y distribución en los ecosistemas dulceacuícolas de la Patagonia Chilena.*

*Luego, la segunda sección de este capítulo, responde a los Objetivos 2 y 3 de esta tesis, comparando la ecología trófica de G. platei en lagos invadidos y libres de salmónidos, y su relación con la ecología trófica de las truchas dominantes en lagos de la Patagonia (café y arcoiris).*

## SECCIÓN 1.1

### ECOLOGY OF *GALAXIAS PLATEI* IN A DEPAUPERATE LAKE

Mark C. Belk<sup>1\*</sup>, Evelyn Habit<sup>2</sup>, **Juan J. Ortiz-Sandoval**<sup>2</sup>, Catterina Sobenes<sup>2, 3</sup> and Elias A. Combs<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Biology  
Brigham Young University  
Provo, UT 84606

<sup>2</sup>Aquatic Unit System, Environmental Science Eula-Chile Centre, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

<sup>3</sup>Department of Environmental Engineering and Natural Resources  
Universidad Católica de la Santísima Concepción  
Concepción, Chile

\* Corresponding author: mark\_belk@byu.edu, (801) 422-4154 (801) 422-0090



Belk, M., Habit, E., **Ortiz-Sandoval, J.J.**, Sobenes, C., Combs, E., 2014. Ecology of *Galaxias platei* in a depauperate lake. *Ecology of Freshwater Fish.* 23, 615–621. doi: 10.1111/eff.12114

## ABSTRACT

*Galaxias platei* is widespread and common in southern South America, but its ecology is poorly documented relative to other native species, especially those of commercial importance. *Galaxias platei* occurs across a large range of environmental conditions, including hydrologically isolated, high-elevation lakes. Consequently, there were several lakes in the Patagonian region where it was the only native fish species. Introduction of salmonids into almost all lakes in Patagonia where *G. platei* occurs has potentially resulted in changes in its ecology and behaviour. Thompson Lake is a small, high-elevation lake located in the Aysen River basin (Chile) where *G. platei* still occurs essentially in isolation. We collected *G. platei* from this lake to characterise the ecology of the species in the absence of other native and introduced fishes. We documented age and growth patterns from otolith analysis and characterised size- and age-specific habitat use, diet and trophic niche. In Thompson Lake, *G. platei* is long-lived and grows to comparatively large size (max. age = 18 years; max. TL = 348 mm). As it grows, it exhibits an ontogenetic niche shift in habitat use, diet and trophic niche. Large adults are piscivorous, and they occupy deep benthic habitats. Preservation of the last few remaining lakes where *G. platei* is found in isolation is an important priority for maintaining the full expression of ontogenetic niche variation in this species.

Key words: Patagonia; stable isotopes; diet; cannibalism; age and growth.

## INTRODUCTION

Numerous nonnative fishes have been introduced throughout southern South America during the last 100 years (Habit et al. 2010, Cambray 2003, Casal 2006, Navas 1987). Introductions of nonnative species into depauperate and evolutionarily isolated faunas can lead to rapid local extinction and dramatic changes in ecology of native species (Clavero & Garcia-Berthou 2005). Salmonids, introduced to rivers and lakes of Chile and Argentina at the beginning of the 20<sup>th</sup> century, have led to numerous local extinctions and decreases in occupied range of the majority of the native species of freshwater fishes in this area (Habit et al. 2010, McDowall 2006, Cambray 2003, Correa & Hendry 2012, Ringuélet et al. 1967, Lopez et al. 1987, Navas 1987, Ortubay et al. 1994). Introduced salmonids now constitute the dominant fish species in many lakes and there are few lakes that have not been colonized by nonnative salmonids (Habit et al. 2012). To understand the threat of introduced species and potential management activities that may ameliorate effects of introduced species, it is important to understand the ecology and natural history of native species prior to introduction of nonnatives.

*Galaxias platei* is endemic to the biogeographic Patagonian Province of southern South America, and is one of the most widespread native species of fishes in this region (Dyer 2000, Habit et al. 2010). This species exhibits several rather unique traits that allow it to tolerate extreme conditions and inhabit deep benthic zones of lakes including sensitive retinas adapted to dark environments, presence of a cephalic lateral line, protective structures to reduce abrasion in gills, high tolerance to low oxygen concentrations and low metabolic rates (Cussac et al. 2004). These traits help explain the finding that *G. platei* was the only species of fish that persisted in Patagonia during the last glacial maximum 18,000 years ago (Ruzzante et al. 2008, Zemplak et al. 2008). At low latitudes within the Patagonia region of Chile (39° S), *G. platei* inhabits both, rivers and lakes (Habit & Victoriano, 2012, Garcia et al. 2012), but at higher latitudes (44° to 50° S in both Chile and Argentina) it is currently found almost exclusively in lakes (Soto et al. 2006, Habit et al. 2010; Milano et al., 2006; Ruzzante et al., 2008; Zemplak et al., 2008). In lakes, it is typically found in littoral areas (less than 8 m depth) and is relatively small-bodied (< 20 cm) with only large adults (> 20 cm) found at greater depths (Ortubay et al. 1994, Barriga et al. 2002, Habit et al. 2010). Although the natural distribution of *G. platei* prior to salmonid introductions is poorly documented, it appears to have been the only fish species naturally occurring in several high-altitude patagonian lakes. Recent studies have

contributed to our understanding of the ecology and natural history of *G. platei* as it occurs now in systems with other native and nonnative fish species (Habit et al. 2010, Cussac et al. 2004, Milano et al. 2006, McDowall 2006, Ortubay & Wegrzyn 1991), but the ecology and natural history of *G. platei* in isolation is poorly documented (Correa & Hendry 2012).

In this study we characterize the basic ecology and natural history of *G. platei* in a high-altitude patagonian lake, where it is the only native fish species found. Specifically, we quantify ontogenetic patterns of habitat use, age and growth, and trophic level and diet.

## Study Area

Thompson Lake is a small, isolated, high elevation lake (751ma.s.l.) located in the Aysen River basin, Chile (45° 38' 36.9" S ; 71° 47' 27,0"W; Figure 1.1.1). It is 1.18 km<sup>2</sup>in surface area, and comparatively shallow, with a maximum depth of 16m. During our sampling in January 2006, water temperature was 17.5 °C, pH was 8.4, conductivity was 85.8 uS, and Secchi Disc depth was 1.5 m, indicating mesotrophic water quality characteristics. The littoral zone has a muddy substrate with some boulders and woody debris, and large extensions of submerged and emergent macrophytes. The lake is currently hydrologically isolated; i.e., it has no surface connectivity with any other lake or river. Human land use of the surrounding basin is minimal and vegetation is dominated by native forest (mainly comprised of *Nothofagus antarctica*, ñirre, *N. pumilio*, lenga, and *Berberis buxifolia*; Gajardo 1994). In a recent study Thompson Lake was categorized as "invaded" by nonnative rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Correa & Hendry 2012). However, at the time of our sampling (i.e., 2006), we found only a few small juveniles of *O. mykiss*. According to the local inhabitants, the lake was stocked with a few juveniles in 2003 (E. Habit, personal communication), but they appear to have not grown well and had not reproduced such that they are a minor component of the ecosystem (Habit et al. 2012). Because of the recent introduction of non-native salmonids and their rarity in the system, we consider this lake to be a good representation of the ecology of *G. platei* in isolation at the time the data were collected.

## MATERIALS AND METHODS

To characterize habitat use of *G. platei* in Thompson Lake we sampled for fish in all habitats of the lake (i.e., limnetic, benthic and littoral habitats). To collect the full size range of individuals we placed gillnets of different mesh sizes (10, 15, 20, 30, 50, 60, 70

and 120 mm bar mesh size) in both the limnetic and benthic zones (at the surface, and at 8m and 16m depths). In shallow littoral zones we sampled fish with seine nets (5 mm mesh size) and a backpack electroshocker.

We measured multiple traits directly after capture from all individuals. We noted location and depth of capture; and quantified standard length (SL), total length (TL; to the nearest mm), and mass (to the nearest 0.01g). Stomachs were removed and preserved in 10% formalin for diet analysis and individual samples of muscle tissue were preserved in 95% ethanol for stable isotope analysis. Sex and reproductive maturity were determined by direct inspection of the gonads and otoliths (sagittae) were removed for age and growth analysis.

We used otoliths to determine age and growth patterns. Sagittae were thin-sectioned through the core along the greatest longitudinal axis. From digital images of thin-sections we counted presumptive annuli and measured growth increments between annuli along the longest axis (using Sigma Scan Pro, Jandel Scientific, Inc.). Size-at-age was back-calculated from otolith measurements using the following formula (modified Fraser-Lee method, Campana, 1990),

$$L_x = L_o + (L_c - L_o)(R_x - R_o)/(R_c - R_o)$$

where  $L_x$  is estimated total length at age  $x$ ,  $L_o$  is estimated length at swim-up,  $L_c$  is length at capture,  $R_x$  is otolith radius at age  $x$ ,  $R_o$  is estimated otolith radius at swim-up, and  $R_c$  is otolith radius at capture. Annuli from *G. platei* otoliths were validated as true annuli (Sobenes C., *unpublished data*) via a marginal increment analysis (Beamish & McFarlane, 1983). We calculated mean and standard error of the mean for size-at-age (TL) at all ages.

We used multivariate analysis of covariance with a mixed model design to determine whether sexes differed in growth pattern. We used lengths at ages 1 to 7 as the response variable because there were relatively few fish to represent size at older ages, and we did not use fish less than two years old because sex could not be reliably assigned. That left 33 individuals that were used for this analysis. Length-at-age was natural log transformed to better meet the assumptions of the analysis. Sex was a fixed effect and year of age was a covariate, and we included the sex by year interaction (Proc GLIMMIX; SAS 2013). A significant sex effect or a significant interaction effect would suggest that sexes have different growth patterns.

To determine the relative trophic level of individuals and provide a complementary approach to direct diet analysis, we analyzed stable isotopes of nitrogen and carbon from fish muscle tissue (Post 2002). To measure isotopic concentrations ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ), fish tissue samples were dried at  $60^{\circ}\text{C}$  for 24 hours, weighed to the nearest 0.01 mg, placed in aluminum tins in a 96-well tray, and analyzed according to standard methods (Jepsen & Winemiller 2002, Post 2002). Values of  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  and the ratio  $\delta^{15}\text{N}/\delta^{13}\text{C}$  were used as variables for multivariate analysis to identify potential ontogenetic shifts in the relative trophic niche (Anderson & Cabana 2007, Post 2002). Using non metric multidimensional scaling analysis (nMDS) and ANOSIM in Primer 6.15 (Clarke & Gorley 2005) we identified significantly different trophic groups based on their age. The resemblance matrix based on Euclidean distance was used for the nMDS procedure and in the one-way ANOSIM procedure (with age as the main effect in the model; Clarke & Gorley 2005).

To analyze diet, we studied the contents of the stomachs of 68 individuals (samples from 10 individuals were inadvertently lost), 18 of which had empty stomachs and were therefore excluded from the results. Results are based on a total of 27 females, 17 males and 6 juveniles. We identified and counted prey with a stereomicroscope. With this information we constructed an abundance matrix, which was fourth root transformed to down-weight the influence of abundant taxa and account for rarer taxa as well. To test differences of diet composition among trophic groups identified based on isotope data we used ANOSIM on a Bray-Curtis resemblance matrix (ANOSIM; Primer v.6.15, Clarke & Gorley, 2005).

## RESULTS

A total of 78 *G. platei* were captured in Thompson Lake (as mentioned above, we captured 8 small *O. mykiss* - 12.3 to 23.8 cm fork length, and all were captured in the benthic zone at 8m depth). Eleven *G. platei* were caught in gillnets in the benthic zone (4 male, 7 female) of the lake, and the remaining 67 individuals were caught in the littoral zone. No fish were caught in the upper water column or limnetic zone. Fish caught in the benthic zone were substantially larger than those caught in the littoral zone (Figure 1.1.2). None of the fish were currently reproductive, but gonads of larger individuals (those caught in the benthic zone) appeared to have been enlarged and active previously based on physical appearance.



Age at capture ranged from 0 to 18 years (n=63; otoliths from 15 individuals were lost or not used because they were unreadable). More than half of the sample was less than 2 years of age (n=43; Figure 1.1.3). The pattern of growth with age of *G. platei* in Thompson lake is characterized by three distinct stages – rapid growth with distinct age classes occurs from ages 0 to 5 years, moderate growth with increased body size every year occurs from ages 6 to 12 years, and slow or no growth occurs from 13 years on (Figure 1.1.4). Size-at-age does not differ between sexes, and there is no significant sex by age interaction (Table 1.1.1).

Trophic level as indicated by  $\delta^{15}\text{N}$  changes with ontogeny in two distinct stages. Trophic level of individuals up to about age 7 appeared to remain relatively constant. After age 7, trophic level increased dramatically with size and age (Figure 1.1.5).

Multivariate analysis of isotopes (nMDS of  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  and the ratio  $\delta^{15}\text{N}/\delta^{13}\text{C}$ ) revealed three distinct trophic groups (ANOSIM  $R_{\text{Global}} = 0.81$ ,  $p = 0.001$ ; Figure 1.1.6). Isotopic groups generally corresponded to groups defined by age-growth patterns above. The first group is represented by individuals 0 to 4 years of age; the second group is represented by individuals 7 to 11 years of age, and the third group is represented by individuals older than 11 years. All three groups differed significantly from each other in trophic niche (ANOSIM pairwise test.  $R_{1-2} = 0.83$ ,  $p = 0.001$ ;  $R_{1-3} = 0.81$ ,  $p = 0.001$ ;  $R_{2-3} = 0.60$ ,  $p = 0.005$ ).

Diet was comprised of 14 prey types (Table 1.1.2), all of them aquatic, with the exception of one terrestrial mollusk. Cannibalism was observed in individuals of age 7 and greater; we found from 1 – 15 individual *G. platei* in stomachs of older fish. Based on size, the majority of individuals found in the stomachs were between 2 to 4 years of age.

Diet composition differed significantly among the three groups identified by age and isotopic signatures above (ANOSIM  $R_{\text{Global}} = 0.30$ ,  $p = 0.01$ ). The first group (age 0 to 4) exhibited the most diverse diet which included all prey items, except fish. Dominant prey items in this group were amphipods (*Hyalella* sp.) and chironomids. Diet of groups two and three was primarily based on fish, however, group two (age 7 to 11) included more prey types than group three. Fish in group three (age > 11) consumed mainly fish, with some chironomids and *Hyalella* sp. (Figure 1.1.7).

## DISCUSSION

The ecology of *G. platei* in this lake is dominated by a strong ontogenetic niche shift. In Thompson Lake, young and small *G. platei* occurred in the shallow littoral zone, fed on macroinvertebrates, and grew rapidly. As they grew to a larger size and became reproductively mature, individuals shifted to the deeper benthic habitat, their diet shifted towards piscivory, and growth rates declined. As a result, large and small *G. platei* occupy two distinct niches in this system, and they interact primarily as predator and prey. Large *G. platei* move into shallow habitats at night and feed on small *G. platei* (E. Habit, personal observation). Unlike typical predator–prey systems, large *G. platei* (the predator) also produce small *G. platei* (the prey). Thus, the older *G. platei* in this system are regulated demographically by recruitment from the smaller size class and ecologically by availability of the smaller size class as prey (Milano et al. 2006). Such dual regulation can result in a relatively stable system (Van den Bosch et al. 1988; Cushing 1992; Wissinger et al. 2010). Invasion of salmonids in lakes with *G. platei* may result in the disruption of this tight linkage between large and small size classes. Salmonids can act as predators and competitors with *G. platei*, and such complex interactions appear to result in the decline of *G. platei* in Patagonian lakes in the presence of introduced salmonids (Correa & Hendry 2012).

Although we found only a few small *O. mykiss* in Thompson Lake, it is possible that the ecological interaction between *G. platei* and *O. mykiss* may be stronger than we have suggested. The overall effect of introduced *O. mykiss* would depend on their abundance in the lake, their size and growth rate, and the possibility of natural recruitment. We noted earlier that 8 individual *O. mykiss* were captured in the deeper habitat of the lake and that none were captured in the shallow area where most of the juvenile *G. platei* were observed. All of the *O. mykiss* captured were within a relatively narrow size range (12–24 cm fork length) indicative of low growth rates and lack of recruitment. Although it can vary by location, most salmonids do not shift to piscivory until they are larger than about 28 cm total length (Garman & Nielsen 1982). Given the small size and habitat occupied by *O. mykiss* in Thompson Lake, it seems that the most likely ecological interaction would be one of competition with the larger size classes of *G. platei*. If additional *O. mykiss* are not stocked and they fail to recruit, the potential effect of *O. mykiss* on *G. platei* in Thompson Lake is likely to be small and transitory.

In many systems in both North and South America, fishes in isolation often develop trophic polymorphisms (Robinson et al. 1993; Ruzzante et al. 1998; Whiteley 2007).

However, age and growth patterns of *G. platei* in Thompson Lake are indicative of relatively uniform growth among individuals, and a longlived pattern consistent with an ontogenetic niche shift rather than development of trophic polymorphisms. In general, trophic polymorphisms develop in large systems that have been isolated for relatively long periods of time and that have been colonized multiple times (Skúli & Smith 1995, 1996). Numerous examples of trophic polymorphisms in these types of systems have been found in taxa as diverse as sunfish (Centrarchidae) and whitefish (Coregonidae) in North America (Robinson et al. 1993; Whiteley 2007) and *Percichthys trucha* in South America (Ruzzante et al. 1998).

For a relatively large bodied fish like *G. platei*, Thompson Lake may be too small for this species to develop trophic polymorphisms (1.18 km<sup>2</sup>). In Thompson Lake, *G. platei* may have been isolated since the end of the Pleistocene (10,000– 14,000 years ago). There are several examples of fishes evolving trophic polymorphisms in a relatively short period of time (e.g., whitefishes in North America; Robinson et al. 1993), so it seems unlikely that lack of trophic polymorphisms in Thompson Lake *G. platei* is due to a lack of time. Because Thompson Lake is at a high elevation and has no hydrological connections, multiple colonizations that might promote development of trophic polymorphisms seem unlikely. There is evidence of *G. platei* experiencing shifts in morphology in response to predator presence (Milano et al. 2006); however, there seems to be no evidence that *G. platei* develops trophic polymorphisms in isolated systems.

Although *G. platei* may temporarily co-occur with salmonids in some lakes, their ecology may differ from that in isolation. Measures of effects of introduced species typically focus on range reduction or extinction caused by competition or predation (Habit et al. 2010, 2012). However, loss of occupied niches or change in the species ecology also represents a cost of homogenization of freshwater fish faunas (Rahel 2002). The pattern we document in Thompson Lake may be somewhat dependent on local conditions. Thompson Lake is a small, shallow and productive lake compared with many of the other lakes in Patagonia where *G. platei* occur. Although the general ecology of *G. platei* in Thompson Lake seems consistent with the little we know about this species in large, oligotrophic lakes (Ortubay et al. 1994; Barriga et al. 2002; Habit et al. 2010; Correa & Hendry 2012), we might expect some differences due to local variation. Given the distinctive difference in ecology and natural history of *G. platei* in isolation, we suggest that

the few remaining locations where *G. platei* occurs in isolation should not be compromised by introduction of non-native species, especially salmonids.

### **Acknowledgements**

This research was funded by FONDECYT project 1080082 to E. H. We also acknowledge an NSF-PIRE award (OISE 0530267) for support of collaborative research in Patagonian biodiversity granted to researchers at Brigham Young University and Universidad de Concepción among others.



## References

- Anderson, C. & Cabana, G. 2007. Estimating the trophic position of aquatic consumers in river food webs using stable nitrogen isotopes. *Journal of the North American Benthological Society*. 26: 273-285.
- Barriga, J. P., Battini, M. A., Macchi, P. J., Milano, D. & Cussac, V. E. 2002. Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in a lake in the South American Andes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 36: 349–363.
- Beamish, R. J. & McFarlane G. A. 1983. The forgotten requirements for age validation in fisheries biology. *Transactions of the American Fisheries Society*. 112:735-743.
- Cambray, J. A. 2003. The global impact of alien trout species— a review with reference to their impact in South Africa. *African Journal of Aquatic Science*. 28: 61–67.
- Campana, S. E. 1990. How reliable are growth-back calculations based on otoliths? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 47: 2219-2227.
- Casal, C. M. V. 2006. Global documentation of fish introductions: the growing crisis and recommendations for action. *Biological Invasions*. 18:3–11. Clarke, K.R. & Gorley, R.N. 2005. PRIMER v.6: user manual/tutorial. PRIMER-E Ltda, Plymouth, UK.
- Clavero, M. & Garcia-Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution*. 20:110.
- Correa, C. & Hendry, A.P. 2012. Invasive Salmonids and Lake Order Interact in the Decline of Puye Grande *Galaxias platei* in Western Patagonia Lakes. *Ecological Adaptations*. 22: 828-42.
- Cussac, V., Ortubay, S., Iglesias, G., Milano, D., Lattuca, M. E., Barriga, J.P., Battini, M. & Gross, M. 2004. The distribution of South American galaxiid fishes: the role of biological traits and post-glacial history. *Journal of Biogeography*. 31: 103–121.
- Dyer, B. 2000. Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos* 19: 77-98.

- Gajardo, R. 1994. La Vegetación Natural de Chile Clasificación y Distribución Geográfica. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 165 p.
- García, A., González, J. & Habit, E. 2012. Caracterización del hábitat de peces nativos en el río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana*. 76: 24-35.
- Habit, E., Dyer, B. & Vila, I. 2006. Estado de conocimiento de los peces dulceacuícolas de Chile. *Gayana* 70: 100-113.
- Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Belk, M. C., Cussac, V. E., Gonzalez, J. & Colin, N. 2010. Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography*. 19: 697–710.
- Habit, E. & Victoriano, P. 2012. Composición, origen y valor de conservación de la ictiofauna del río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana*. 76: 10-23.
- Habit, E., Gonzalez, J., Ruzzante, D. E. & Walde, S. J. 2012. Native and introduced fish species richness in Chilean Patagonian lakes: inferences on invasion mechanisms using salmonid-free lakes. *Diversity and Distributions*. 18: 1153–1165.
- Jepsen, D.B. & Winemiller, K.O. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos*. 96: 46-55.
- López, H. L., Menni, R. C. & Miquelarena, A. M. 1987. Lista de los peces de agua dulce de la Argentina. *Biología Acuática*. 12: 1–50.
- McDowall, R. M. 2006. Crying wolf, crying foul, or cryingshame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 16:233–422.
- Milano, D., Cussac, V. E., Macchi, P. J., Ruzzante, D.E., Alonso, M. F., Vigliano, P. H. & Denegri, M. A. 2002. Predator associated morphology in *Galaxias platei* in Patagonian lakes. *Journal of Fish Biology*. 61: 138–156.
- Milano, D., Ruzzante, D. E., Cussac, V. E., Macchi, P. J., Ferriz, R. A., Barriga, J. P., Aigo, J. C., Lattuca, M. E. and Walde, S. J. 2006. Latitudinal and ecological correlates of morphological variation in *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society*. 87: 69–82.

- Navas, J. R. 1987. Los vertebrados exóticos introducidos en la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Serie Zoología*. 14: 7–38.
- Ortubay, S. & Wegrzyn, D. 1991. Fecundación artificial y desarrollo embrionario de *Galaxias platei* Steindachner (Salmoniformes, Galaxiidae). *Medio Ambiente*. 11: 84-89.
- Ortubay, S. G., Semenas, L. G., Ubeda, C. A., Quaggiotto, A. E. & Viozzi, G. P. 1994. Catálogo de peces dulceacuícolas de la Patagonia Argentina y sus parásitos metazoos. Viedma, Provincia de Río Negro: Dirección de Pesca Subsecretaría de Recursos Naturales.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83: 703-718.
- Rahel, F.J. 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33: 291–315.
- Ringuelet, R. A., Aramburu, R. H. & Alonso, A. 1967. Los Peces Argentinos de Agua Dulce. 1st edn. Buenos Aires: Provincia de Buenos Aires, Comisión de Investigación Científica.
- Robinson, B. W., Wilson, D.S., Margosian, A.S. & Lotito, P.T. 1993. Ecological and Morphological Differentiation of Pumpkinseed Sunfish in Lakes without Bluegill Sunfish. *Evolutionary Ecology*. 7: 451-64.
- Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Cussac, V. E., Macchi, P. J. & Alonso, M. F. 1998. Trophic polymorphism, habitat and diet segregation in *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) in the Andes. *Biological Journal of the Linnean Society*. 65: 191–214.
- Ruzzante D., Walde, S., Gosse J., Cussac, V., Habit, E., Zemplak, T. & Adams, E. 2008. Climate control on ancestral population dynamics: insight from Patagonian fish phylogeography. *Molecular Ecology*. 17: 2234-2244.
- SAS Institute Inc. 2013. SAS Enterprise Guide 4.3, help and documentation. SAS Institute, Inc. Cary, NC.
- Skúli, S. & Smith, T. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*. 10: 366-ume.

Skúli, S. & Smith, T. 1996. Evolutionary Significance of Resource Polymorphisms. *Fishes, Amphibians, and Birds. Annual Review of Ecology and Systematics.* 27: 111-133.

Soto, D., Arismendi, I., Gonzalez, J., Sanzana, J., Jara, F, Jara, C.,Guzman, E.& Lara, A. 2006. Sur de Chile, país de truchas ysalmones: patrones de invasión y amenazas para las especiesnativas. *Revista Chilena de Historia Natural.* 79: 97-117.

Whiteley, A. R. 2007. Trophic polymorphism in a riverine fish: morphological, dietary, and genetic analysis of mountain whitefish. *Biological Journal of the Linnean Society.* 92: 253–267.





Table 1.1.1. Multivariate analysis of covariance results for size-at-age of *G. platei* in Thompson Lake, Chile.

Effect	degrees of freedom	F	P
Sex	1,78.7	0.27	0.6
Year of age	1,62.7	171.6	<0.0001
Sex by year of age	1,62.7	1.16	0.28



Table 1.1.2. Prey items present in stomach contents of *Galaxias platei* in Thompson Lake, Chile.

Group	Item
Insecta	Chironomidae
	Trichoptera
	Hemiptera
	Odonata
Crustacea	<i>Hyalellasp.</i>
	<i>Daphnia sp.</i>
Mollusca	<i>Piscidiumsp.</i>
	<i>Chilinasp.</i>
	<i>Biomphalariasp.</i>
	Pulmonata
Acari	Hydracarina
Vertebrata	<i>Galaxias platei</i>
	Fish Eggs
Others	Seeds



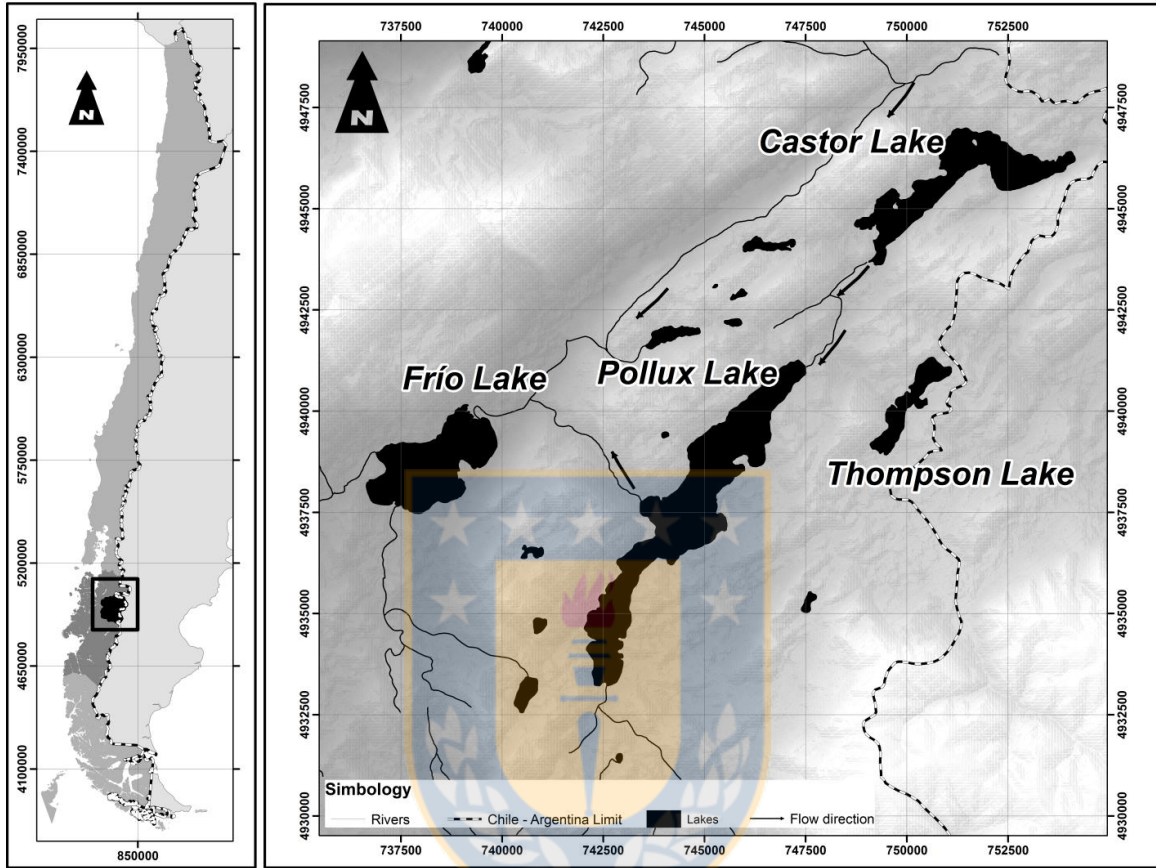


Figure 1.1.1. Location of Thompson Lake. Note the isolated and high elevation nature of the lake.

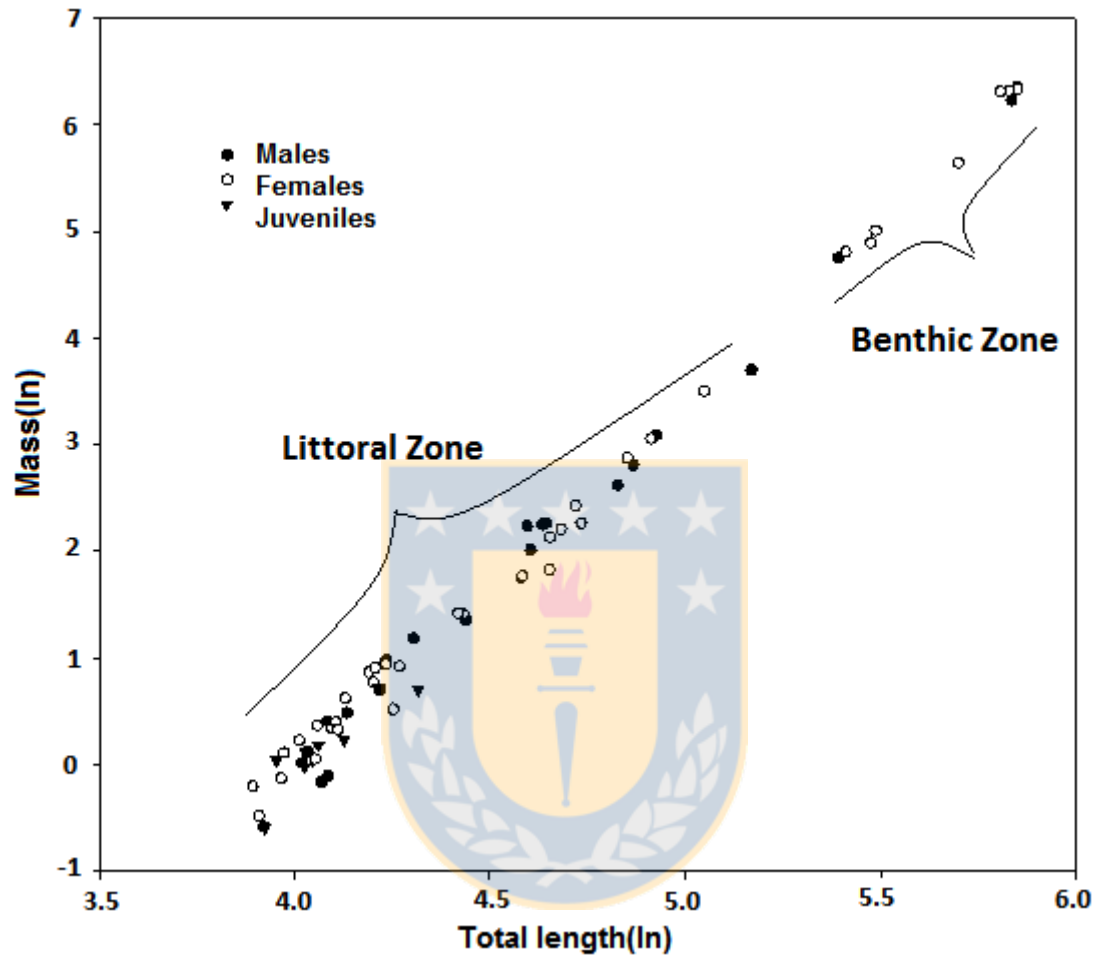


Figure 1.1.2. Total length (log) by mass (log) of *Galaxias platei* in Thompson Lake, Chile. Individuals are differentiated by habitat where they were captured and by sex or ontogenetic stage.

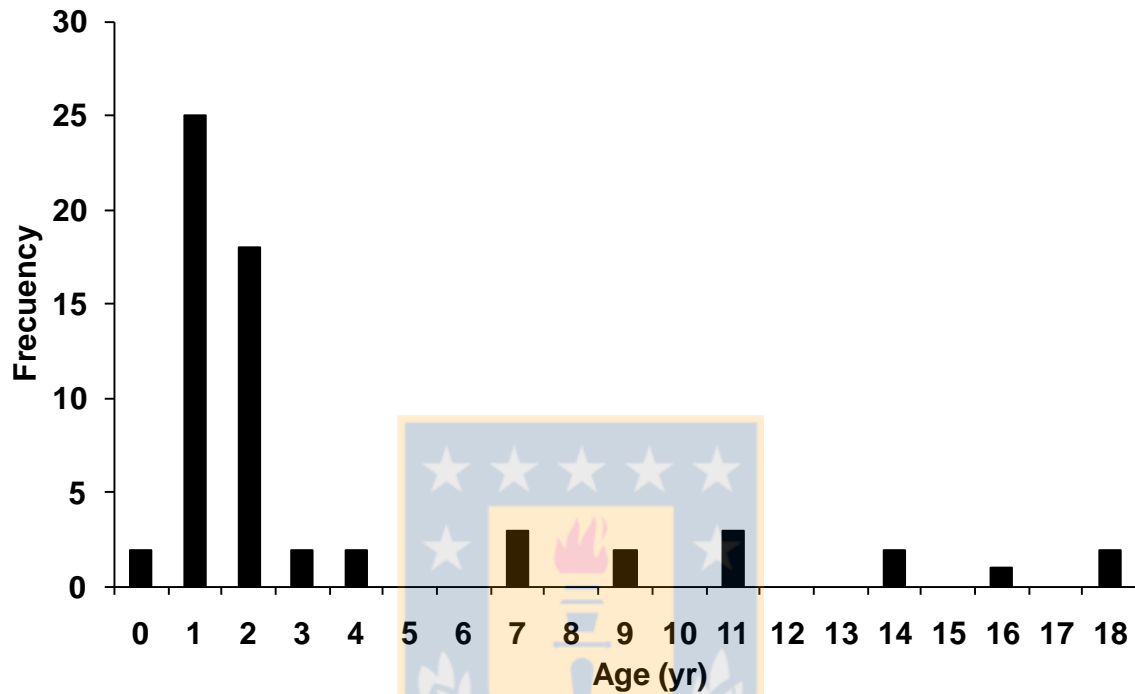


Figure 1.1.3. Age-frequency distribution of *Galaxias platei* collected from Thompson Lake, Chile.

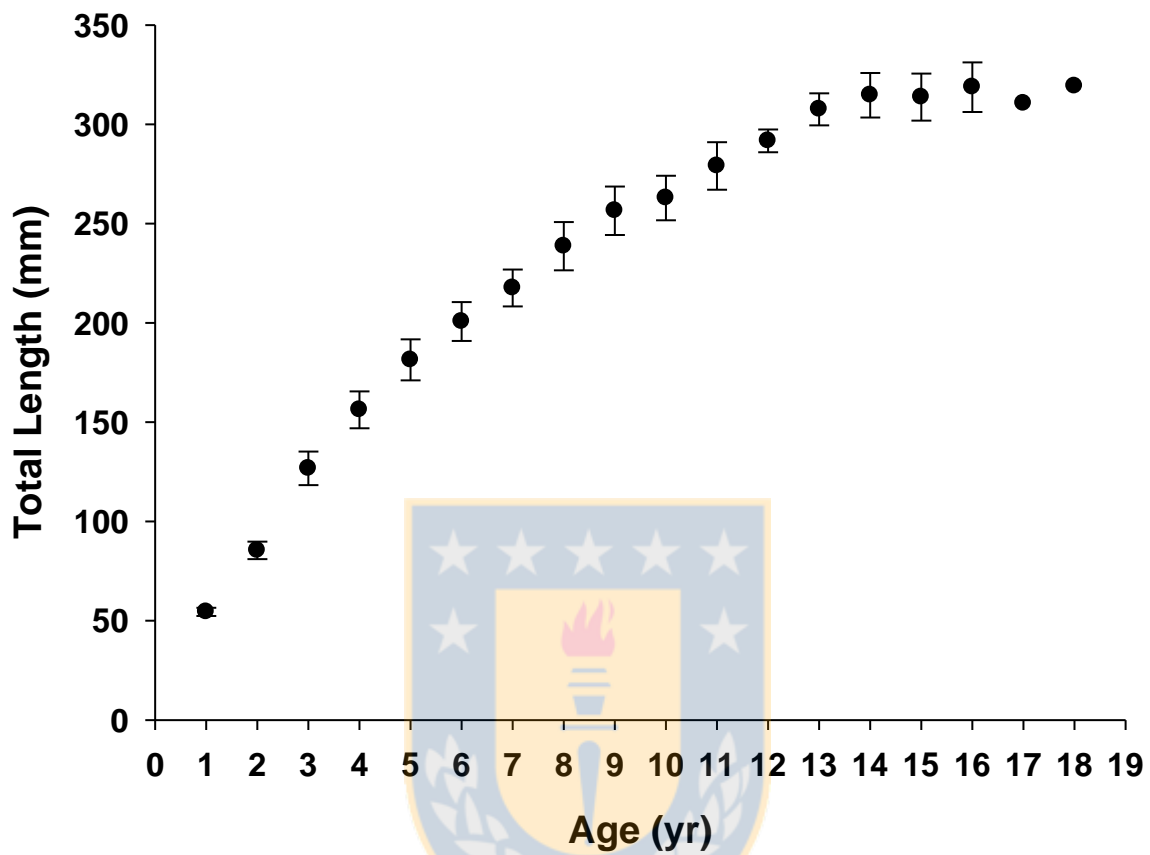
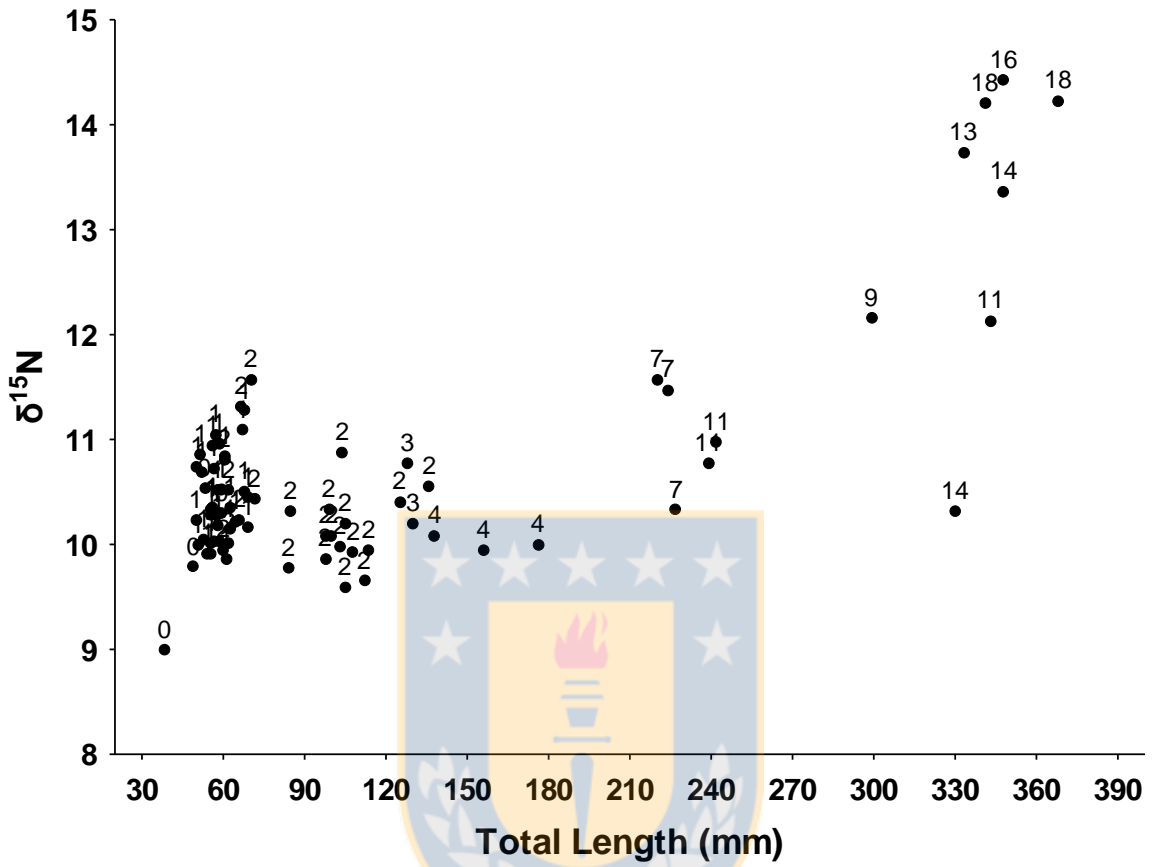


Figure 1.1.4. Mean total length at age ( $\pm 1$  SE) for *Galaxias platei* in Thompson Lake, Chile.



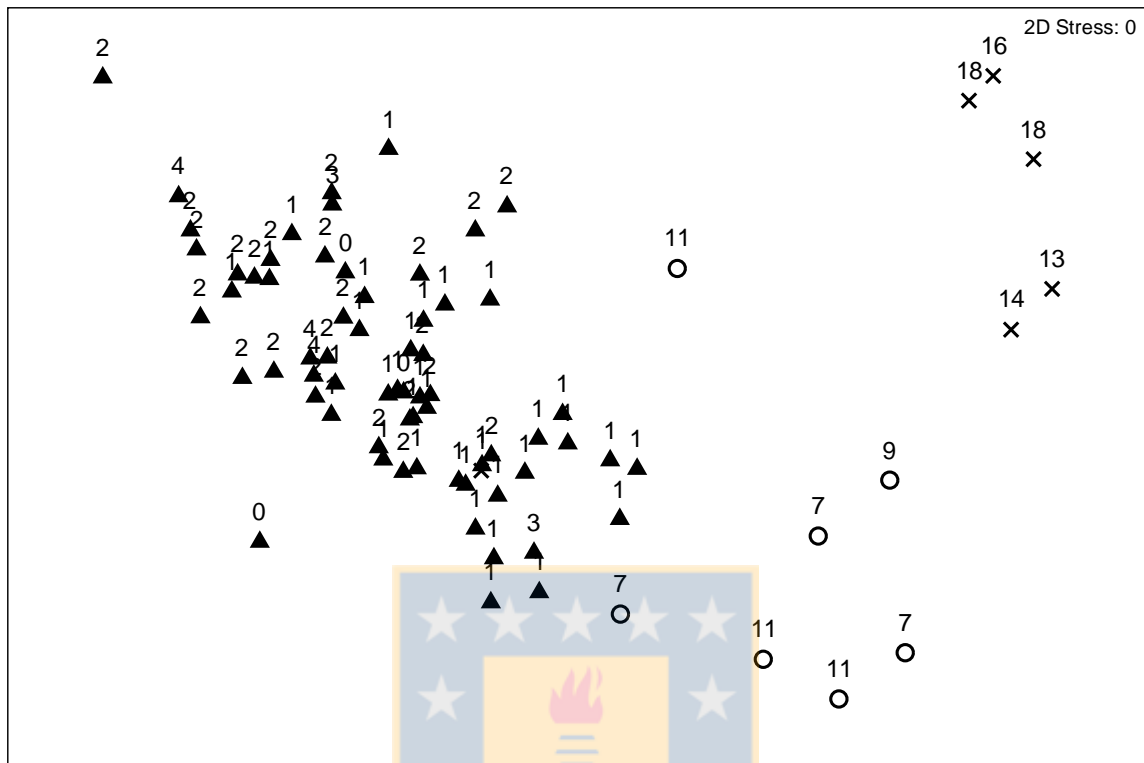


Figure 1.1.6. nMDS using Euclidean distance based on  $\delta^{14}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{14}\text{N}/\delta^{13}\text{C}$  for *Galaxias platei* from Thompson Lake, Chile. Symbols indicate trophic groups as follows: black triangles: ages 0 - 4, open circles: ages 7 - 11, x: ages 13 – 18. Numbers over symbols correspond to age of individual.



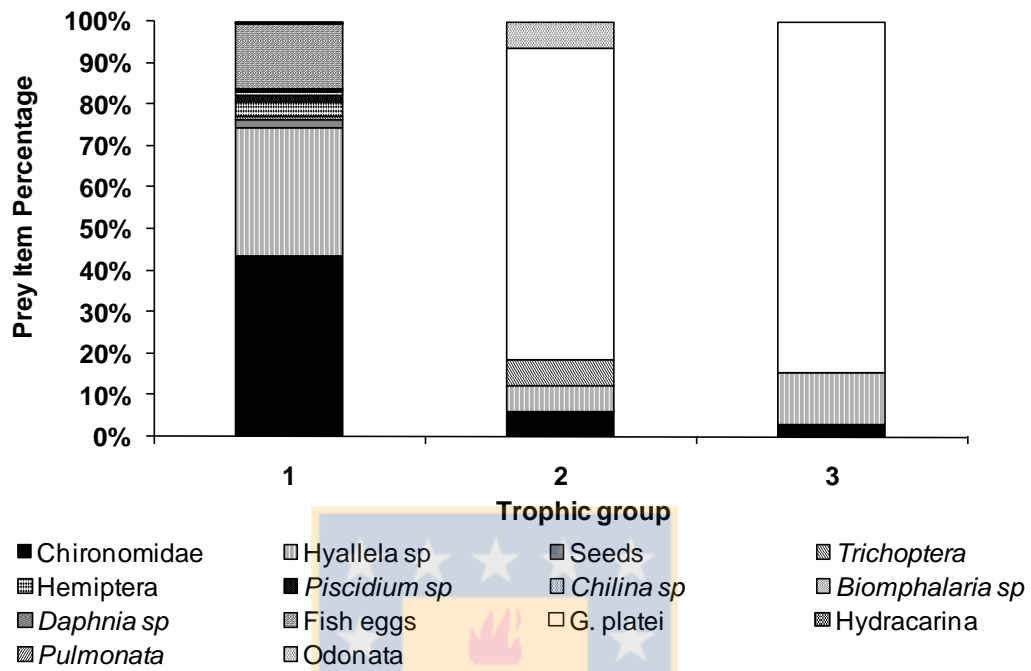


Figure 1.1.7. Diet composition for the three trophic groups identified based on stable isotopes and age of *Galaxias platei* collected from Thompson Lake, Chile.

## SECCIÓN 1.2

### LIMITACIÓN DE LA PISCIVORÍA EN *GALAXIAS PLATEI* CONDUCE A LA REDUCCIÓN DEL NIVEL TRÓFICO EN LAGOS INVADIDOS POR TRUCHAS

**Juan Ortiz-Sandoval**<sup>1</sup>, Konrad Górski<sup>1</sup>, Catterina Sobenes<sup>2</sup>, Jorge González<sup>1</sup>, Aliro Manosalva<sup>1</sup>, Anaysa Elgueta<sup>1</sup> & Evelyn Habit<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Ambientales, Universidad de Concepción.

<sup>2</sup> Departamento de Ingeniería Ambiental y Recursos Naturales, Facultad de Ingeniería, Universidad de la Santísima Concepción.



## RESUMEN

La invasión de peces exóticos es ampliamente reconocida como una de las amenazas más relevantes para la conservación de la biodiversidad acuática. A través de la competencia y la depredación, los peces exóticos han tenido importantes efectos adversos sobre los peces nativos, comunidades acuáticas y ecosistemas. La introducción de grandes depredadores como la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss* y trucha café *Salmo trutta*, ha tenido efectos dramáticos e indeseables alrededor del mundo. De esta manera, *O. mykiss* y *S. trutta* han sido responsables de la disminución de las poblaciones de galáxidos nativos, en el Hemisferio Sur. Hoy en día, son las especies más frecuentes en la "Patagonia chilena" con poblaciones autosustentables bien establecidas en ríos y lagos. *Galaxias platei* es la especie nativa más ampliamente distribuida en la provincia ictiográfica Patagónica, siendo posible aún encontrarla en lagos libres de salmónidos. Mediante el análisis de la dieta e isótopos estables de Carbono y Nitrógeno, en este trabajo se estudió la ecología trófica de las dos truchas más frecuentes (*O. mykiss* y *S. trutta*) y de *G. platei* en lagos invadidos y no invadidos. Los resultados indican que la presencia de truchas retrasa la piscivoría en las poblaciones de *G. platei* (canibalismo), conduciendo a un escalamiento ontogenético más lento y a una reducción de su nivel trófico. Además, los juveniles de *G. platei* tienden a ampliar su nicho trófico hacia presas de origen alóctono. Las truchas por su parte, presentan altos niveles de piscivoría, depredando principalmente sobre *G. platei*. Si bien la invasión de truchas en lagos permite la coexistencia con galáxidos, ésta ha generado un detrimento en la expresión ecológica natural de *G. platei* a través de interferencia trófica directa (depredación) e indirecta (competencia). Finalmente, los efectos combinados sobre esta especie puede conducir a extinciones locales mediante el agotamiento de reclutas y juveniles de *G. platei*.

Palabras clave: cambio ontogénico, *Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta*, galáxidos, interferencia trófica, isótopos estables, Patagonia.

## ABSTRACT

The invasion of exotic fish is widely recognized as one of the most relevant threats for the conservation of aquatic biodiversity. Through competition and predation, exotic fish have had significant adverse effects on native fish communities and aquatic ecosystems. The introduction of large predators such as rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* and brown trout *Salmo trutta*, has had dramatic and undesirable effects around the world. Thus, *O. mykiss* and *S. trutta* have been responsible for declining populations of native galaxiids in the Southern Hemisphere. Nowadays, these trout are the most frequent species in the "Chilean Patagonia" with self-sustaining populations well established in rivers and lakes. *Galaxias platei* is the most widely distributed native species into the Patagonian ictiogeographic Province, still inhabiting salmonid-free lakes. By analyzing the diet and stable isotopes of Carbon and Nitrogen, in this work we studied the trophic ecology of the two most common trout (*O. mykiss* and *S. trutta*) and *G. platei* in invaded and not invaded lakes. The results indicate that the presence of trout, delays piscivory in populations of *G. platei* (cannibalism), leading to a slower ontogenetic scaling and reducing its trophic level. In addition, juveniles of *G. platei* tend to expand its trophic niche toward allochthonous preys. Trouts showed high levels of piscivory, preying mainly on *G. platei*. While the invasion of trouts in lakes allows coexistence with galaxiids, it has generated a detriment in the natural ecological expression of *G. platei* through direct trophic interference (predation) and indirect (competition). Finally, the combined effects on this species can lead to local extinctions by depletion of recruits and juveniles of *G. platei*.

Keywords: ontogenetic shift, *Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta*, galaxiids, trophic interference, stable isotopes, Patagonia.

## INTRODUCCIÓN

La invasión de peces exóticos es ampliamente reconocida como una de las amenazas más relevantes para la conservación de la biodiversidad acuática (García de Leaniz et al. 2010, Villeger et al. 2011, Cucherousset & Olden 2011). A través de la competencia y la depredación, los peces exóticos han tenido importantes efectos adversos sobre los peces nativos (Fausch 1988, Crowl et al. 1992, Blinn et al. 1993, Ruzycki et al. 2003, Baxter et al. 2007), comunidades acuáticas y ecosistemas (Flecker & Townsend 1994, Baxter et al. 2004). Un ejemplo de ello, es la introducción de salmónidos no nativos como la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss* y trucha café *Salmo trutta*, que han invadido ecosistemas alrededor del mundo con efectos dramáticos e indeseables. Las consecuencias de esta invasión están siendo comprendidas y reconocidas recientemente (Simon & Townsend 2003, McDowall 2003, 2006, Fausch 2008, Leprieur et al. 2008, 2009, Allibone et al. 2010, Blanchet et al. 2010, Marr et al. 2013).

Estas dos especies de truchas son depredadoras introducidas en ambientes de aguas frías alrededor del mundo desde hace más de un siglo (Elliott 1994, Crawford & Muir 2008). Precisamente es por su voracidad, y los efectos que ello genera, que han sido enlistadas dentro de las 100 Especies Exóticas Invasoras más Dañinas del Mundo (Lowe et al. 2004). El desarrollo ontogénico de estas especies de gran tamaño, juega un papel clave en las nuevas relaciones tróficas que establecen en las comunidades receptoras (Simon & Townsend 2003). Individuos pequeños interfieren por competencia con la ictiofauna nativa y, depredan sobre ella cuando alcanzan tallas mayores.

En el Hemisferio Sur, *O. mykiss* y *S. trutta* han sido responsables de la disminución de las poblaciones de galáxidos nativos, producto de depredación directa y competencia por alimentación (Crowl et al. 1992, McDowall 2006). Hoy en día, *S. trutta* y *O. mykiss* son las especies más frecuentes en la “Patagonia chilena” (Habit et al. 2012, Soto et al. 2006) con poblaciones autosustentables bien establecidas en ríos y lagos (Arismendi et al. 2014) (“Patagonia chilena” o Patagonia Oeste, para diferenciarla de la misma región biogeográfica ubicada al Este de los Andes, que administrativamente pertenece a Argentina).

La atención sobre el impacto de estas especies sobre las poblaciones nativas en Patagonia, ha aumentado durante la última década. No obstante, su estudio ha supuesto un desafío metodológico para los investigadores, debido al nulo conocimiento sobre el estado y funcionamiento de los ecosistemas previo a los procesos de invasión. Al parecer, el impacto sobre las poblaciones de galáxidos nativos ha sido mayor en ríos que en lagos, donde aún habitan en abundancia a altas altitudes y en sistemas hidrológicamente desconectados de la cuenca (Habit et al. 2010, 2012, Correa & Hendry 2012).

En el grupo de galáxidos, *Galaxias platei* es la especie nativa más ampliamente distribuida en la provincia ictiográfica Patagónica (Dyer 2000, Habit et al. 2010). Debido a que su distribución abarca un amplio rango de condiciones ambientales, aún es posible encontrarla en ecosistemas lacustres libres de salmónidos (Habit et al. 2012). Así como para otras especies de galáxidos (Elgueta et al. 2013), esto supone una oportunidad única para comprender las alteraciones en la ecología de *G. platei* como consecuencia de la invasión de truchas en la Patagonia chilena.

Recientemente, el estudio de una población aislada de *G. platei*, reveló que su dinámica natural se encuentra fuertemente regulada por el canibalismo entre cohortes (Belk et al. 2014). Así, las cohortes más viejas, además de estar reguladas demográficamente por el reclutamiento de la clase más pequeña de tamaño, están reguladas ecológicamente por la disponibilidad como presa de la clase más pequeña de tamaño (Belk et al. 2014, Milano et al. 2006). La invasión de salmónidos en lagos con *G. platei* puede resultar en la ruptura de este estrecho vínculo entre las clases de tamaño grandes y pequeñas. Los salmónidos pueden actuar como depredadores y competidores con *G. platei*, y estas complejas interacciones estar estrechamente relacionadas con la disminución de *G. platei* en lagos dominados por *S. trutta* (Correa & Hendry 2012). Una de las primeras evidencias de una disrupción en este equilibrio es la reportada por Correa et al. (2012) en lagos de la cuenca del río Aysén, donde se evidencia una relación recíproca entre la altura trófica y la densidad de *G. platei* y truchas.

Mediante el análisis de la dieta, con énfasis en la piscivoría, e isótopos estables de Carbono y Nitrógeno, este trabajo contribuye a elucidar las complejas relaciones tróficas entre *G. platei* y las dos truchas, *O. mykiss* y *S. trutta*. Estas metodologías en conjunto, proporcionan una representación completa de los hábitos alimentarios de un organismo,

ya que los análisis de estómago por sí solo, proporcionan sólo una "instantánea" de los hábitos alimentarios, a menudo con muchos estómagos vacíos, y también pueden mostrar sesgo hacia la presas con tasas de digestión inferiores (Hyslop 1980). En contraste, las señales de isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) reflejan los nutrientes integrados biológicamente en la dieta durante un largo período de tiempo, hasta varios meses para el tejido muscular (Peterson & Fry 1987, Lorrain et al. 2002). Por lo tanto, el análisis de isótopos identifica los hábitos de alimentación a largo plazo de un individuo, sin importar su última comida.

En este estudio, evaluamos el impacto de la presencia de truchas sobre la ecología trófica de *G. platei* mediante un "experimento natural", al comparar poblaciones provenientes de lagos invadidos (6 lagos) y no invadidos por truchas (14 lagos), en un amplio rango latitudinal. Dado los antecedentes previos, es esperable que las poblaciones de *G. platei* no invadidas muestren una mayor piscivoría respecto a aquellas poblaciones invadidas, reflejado en un mayor nivel trófico (señal de  $\delta^{15}\text{N}$ ). Las truchas por su parte, exhibirán mayor nivel de piscivoría que *G. platei* en lagos invadidos.

## MÉTODOS

### Área de estudio y muestreo de peces

Este estudio fue realizado en 20 lagos pertenecientes a 7 cuencas hidrográficas dentro de la Provincia ictiográfica Patagónica (*sensu* Dyer 2000), entre los 41° y 51° latitud Sur (Figura 1.2.1, ver Apéndice S1 Habit et al. 2012 para las principales características de los lagos). Los peces fueron colectados durante el verano austral (enero, febrero) entre los años 2006 y 2011. Para capturar el máximo rango de tallas de las especies en estudio, se utilizaron diferentes métodos de muestreo. Pesca eléctrica y redes de arrastre (5 mm tamaño de malla) para zona litoral, cubriendo todos los microhábitats presentes (e.g. vegetación sumergida, vegetación emergida, madera y restos vegetales sumergidos, bolones, grava) y redes agalleras multitrampa (10, 15, 20, 30, 50, 60, 70 y 120 mm de tamaño de trama) en las zonas limnética (superficial) y béntica (profunda) de los lagos.

## Análisis de la dieta e isótopos estables

Cada individuo capturado fue medido (LT) y pesado (PT) *in situ*, sus estómagos removidos, individualizados y preservados en formalina al 10%. Los contenidos estomacales fueron analizados posteriormente en el laboratorio bajo lupa estereoscópica, separados en ítems-presa identificándolos al menor nivel taxonómico posible, contados y pesados. Considerando la simpatria de *G. platei* con *G. maculatus* en algunos lagos y su alta similitud morfológica, las tallas muy pequeñas o con un alto nivel de digestión fueron clasificados como *Galaxias* sp. Con el fin de disminuir el efecto de la variabilidad en la oferta alimentaria inter-lago (no medida en este estudio), todos los análisis posteriores fueron realizados considerando el nivel de Clase u Orden de los ítems-presa (ver Apéndice 1). Ítems terrestres y zooplankton fueron agrupados en ítems independientes y nominados como tales (ver Apéndice 1).

Con el fin de considerar la variabilidad ontogenética de la dieta de *G. platei* y de las truchas café y arcoíris en estudio, cada individuo fue clasificado en dos categorías de talla: categoría 1=juvenil; categoría 2= adulto. Para *G. platei* se utilizó como criterio el cambio ontogenético en el uso de hábitat desde la zona béntica litoral hacia la zona béntica profunda a los 10 cm LT (Sobenes 2013). Así, tamaños <10 cm de LT corresponden a la categoría 1 (Gp1) e individuos >10 cm LT a la categoría 2 (Gp2). Adicionalmente, exploramos la respuesta trófica de esta especie nativa frente a la invasión de truchas, agrupando los individuos por su procedencia en lagos invadidos (S) y no invadidos (NS). Ambas especies de truchas fueron clasificados de acuerdo a los tamaños reportados como potencialmente piscívoros (L'Abée-Lund et al. 1992, Mittelbach & Persson 1998), en que individuos <13 cm LT (no piscívoros) fueron categoría 1 y >13 cm LT fueron categoría 2. En el caso de trucha arcoíris sólo se registraron capturas mayores a 13 cm LT (Om2, Tabla 1.2.1), mientras trucha café estuvo representada para ambas categorías de talla (St1 y St2 para juveniles y adultos, respectivamente).

Para caracterizar la dieta de cada especie/categoría de talla, fueron calculados los índices de frecuencia de ocurrencia (%F) (Amundsen et al. 1996, Costello 1990, Hyslop 1980), índice de abundancia numérica (%N) (García de Jalón et al. 1993) y el índice de abundancia gravimétrica (%G) (Hyslop 1980, Costello 1990). Posteriormente, se estimó el índice de importancia relativa ( $I_{IR}$ ), el cual determina la importancia de un grupo trófico



dentro de la dieta, combinando los tres índices anteriores (Pinkas et al. 1971) de la siguiente forma:

$$I_{IR} = (\%N + \%G) \times \%F$$

Se estimó la amplitud del nicho trófico mediante el índice estandarizado de Levin ( $B_a$ ) (Hulbert 1978, Krebs 1989) el cual varía entre valores 0 y 1, con valores bajos indicando dominancia en la dieta de unos pocas presas.

Para los análisis de isótopos estables, *in situ* se obtuvo una muestra del músculo dorsal de cada pez, almacenadas en etanol al 90% para luego en el laboratorio ser secados a 60°C durante 48 horas. Las muestras secas fueron enviadas y analizadas en UC Davis Stable Isotopes Facility, University of California (EE.UU.). La composición isotópica de cada muestra de músculo se expresó como una proporción  $\delta^{15}\text{N} = ^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C} = ^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ . La relación se calculó de la siguiente manera  $\delta X = 1000 [(R_{\text{muestra}} - R_{\text{estándar}}) / (R_{\text{estándar}}) - 1]$ , donde X es la proporción en delta ( $\delta$ ) unidades con relación a un estándar, y  $R_{\text{muestra}}$  y  $R_{\text{estándar}}$  son las proporciones isotópicas absolutas de la muestra y el estándar, respectivamente. El estándar para el carbono fue calcita fósil (Pee Dee Belemnite de Viena o VPDB) y el estándar para el nitrógeno fue el nitrógeno atmosférico. Las proporciones se expresan en partes por mil (‰) (Ehleringer & Rundel 1989). Para análisis posteriores, se utilizó la misma estrategia de categorías de talla y procedencia descritas anteriormente para la dieta.

### **Análisis estadísticos**

La piscivoría, estimada como el número de peces-presa en cada estómago, fue analizada entre especies, tallas y procedencia, mediante un análisis multivariado permutacional de varianza (PERMANOVA) (Anderson 2001, McArdle & Anderson 2001). PERMANOVA realiza un análisis de varianza de set de datos entre factores explicativos sobre la base de medidas de disimilitud, de ese modo puede ser utilizado en un amplio rango de distribuciones de datos empíricos. Los modelos fueron ejecutados sobre la matriz de disimilitud de Bray-Curtis. Los datos fueron previamente transformados a Log (n+1), siendo "n" el número de peces por estómago, para reducir el efecto del tamaño del pez.

Para explorar patrones dietarios entre especies y sus factores (categoría de talla y origen), se generó un ordenamiento 2d a través de un escalamiento multidimensional no-paramétrico (nMDS) (Kruskal 1964), basado en la matriz de similitud de Bray-Curtis de la gravimetría de la dieta. Los datos fueron pre-tratados mediante estandarización y transformación a raíz cuarta. Lo anterior permite eliminar el efecto covariante del tamaño del pez y rescatar el aporte de ítems alimentarios "raros" o escasos de la dieta, respectivamente. La medida de monotonía en el nMDS se expresa como estrés; valores de estrés por debajo de 0,15 indican representaciones satisfactorias de los datos en el espacio de la ordenación, mientras que los valores de estrés en un rango 0,16-0,2 proporcionan una imagen referencial de las relaciones entre los puntos. Por otra parte, la media e intervalos de confianza (95%) de las señales isotópicas (nitrógeno versus carbono) fueron graficados en un plano como representación del nicho trófico que ocupan los grupos examinados (Layman et al. 2007, Post 2003). Se utilizaron análisis de PERMANOVA basados en la matriz de disimilitud de Bray-Curtis y de Distancia Euclídeana para testear diferencias significativas de la dieta y señales isotópicas, respectivamente. Todos los análisis multivariados fueron realizados utilizando el software PRIMER-E v6.1.5 (Clarke & Goyle 2006).

Finalmente, se analizó una submuestra de *G. platei* provenientes de lagos libres de truchas e invadidos, con el propósito de comparar las rectas descritas entre  $\delta^{15}\text{N}$  y LT (mm) mediante regresiones lineares simples, considerando que un enriquecimiento de la señal de  $\delta^{15}\text{N}$  es indicativo de un mayor nivel trófico (Peterson & Fry 1987). El criterio de selección de la sub-muestra de lagos consideró: 1) el número de individuos analizados y, 2) la mayor amplitud de rango de tallas. Por lo tanto, los lagos seleccionados para este análisis fueron los siguientes: Thompson, Azul, Nordenkjold, Pehoe como representantes de "no invadidos"; Esmeralda, Jeinimeni, Las Rocas, Porteño, Sarmiento y Toro para "invadidos". Por último, fue puesta a prueba la diferencia entre las pendientes mediante un test t student, siendo  $H_0$ =igualdad de pendientes.

## RESULTADOS

Considerando las tres especies en estudio, se analizó la dieta de un total de 596 individuos (Tabla 1.2.1), identificándose 78 ítems alimentarios, 57 de origen autóctono (zooplancton, larvas de insectos, crustáceos, moluscos, nematomorfos y peces) y 21 de origen alóctono (insectos adultos, anélidos, crustáceos, arácnidos, gastrópodos y

roedores). Éstos fueron agrupados en 15 grupos tróficos para análisis posteriores (Anexo 1). Por otra parte, un total de 772 individuos fueron analizados en su señal isotópica de nitrógeno y carbono (Tabla 1.2.1).

### **Caracterización de la dieta y amplitud de nicho**

La dieta de tallas juveniles de *G. platei* está representada mayormente por larvas de Diptera y anfípodos del género *Hyallorella* (Figura 1.2.2). Éstos aportan más del 75% de  $I_{IR}$  en juveniles provenientes de lagos sin presencia de truchas (Gp1<sub>NS</sub>) y 50% en juveniles de lagos invadidos (Gp1<sub>S</sub>) (Anexo 2). A diferencia de Gp1<sub>S</sub>, que no registran Peces en sus estómagos, Gp1<sub>NS</sub> presentan hábitos caníbales (6,3%  $I_{IR}$ ). Otra diferencia en la dieta de juveniles ocurre debido al aporte del ítems Terrestres (+11% de  $I_{IR}$ ) y *Hyallorella* (-11% de  $I_{IR}$ ) en Gp1<sub>S</sub> en relación a Gp1<sub>NS</sub>.

Los tres grupos tróficos que presentan un aporte mayor a la dieta de adultos de lagos no invadidos (Gp2<sub>NS</sub>) son Diptera (43% de  $I_{RI}$ ), Peces (canibalismo, 23% de  $I_{RI}$ ) y Gastropoda (15% de  $I_{RI}$ ). En adultos de lagos invadidos (Gp2<sub>S</sub>), *Hyallorella* (32% de  $I_{RI}$ ), Diptera (26% de  $I_{RI}$ ) y Trichoptera (15% de  $I_{RI}$ ) son los ítems con mayor contribución a la dieta.

La amplitud dietaria (Ba), mostró patrones ontogenéticos similares en lagos invadidos y no invadidos (Figura 1.2.3), con una reducción de Ba en adultos con respecto a juveniles, en aproximadamente un 10%. Independiente de la talla, los individuos de sistemas invadidos presentaron una mayor amplitud trófica (> 20% de Ba tanto en adultos como en juveniles) que en sistemas no invadidos.

Las tallas juveniles de trucha café (St1), al igual que Gp1<sub>S</sub>, presentaron una dieta principalmente basada en larvas de insectos y *Hyallorella*, pero con un mayor aporte de ítems Terrestres (28%) y ausencia de piscivoría. En la dieta de los adultos (St2) fueron relevantes ítems de mayor tamaño como Aegliidae y Peces (~30% de  $I_{IR}$ ) y reducen su importancia los ítems Terrestres (-20% de  $I_{IR}$ ). La amplitud dietaria exhibió una reducción de un 40% en St2 respecto a St1. En el caso de los adultos de trucha arcoiris (Om2), el aporte relativo de Peces fue el mayor entre todas las especies y tallas (~30%).

## Piscivoría

La piscivoría, medida como el número de peces por estómago, fue significativamente distinta entre especies, tallas y tipo de lago (Figura 1.2.4, Tabla 1.2.2). Truchas adultas (St2 y Om2) fueron más piscívoras que *G. platei* adultos y juveniles en lagos invadidos. Entre todas las especies, Om2 fue significativamente más piscívora (test pareados  $P < 0,05$ , basado en 9999 permutaciones de Monte Carlo). En tanto, el nivel de piscivoría de St2 no presentó diferencias significativas con Gp2 de lagos no invadidos. A pesar de las diferencias mostradas por los valores relativos de  $I_{IR}$  de Peces entre Gp2<sub>NS</sub> y Gp2<sub>S</sub>, éstas no muestran diferencias significativas en cuanto a la piscivoría.

*Galaxias platei* fue la especie presa más frecuentemente depredada por las truchas (100% en Om2 y 46% en St2) y por su misma especie (84% en Gp1 y Gp2 en sistemas invadidos y no invadidos). El porcentaje restante está explicado por la presencia de *Galaxias* sp en la dieta, las cuales pueden corresponder a *G. platei* o *G. maculatus*. Solo adultos de trucha café consumió además peces de otras especies como *Hatcheria macraei* y *Cheirodon* sp, en el Lago Candelaria.

## Relaciones tróficas

El ordenamiento nMDS mostró una clara separación entre la dieta de Gp1<sub>NS</sub> y Gp1<sub>S</sub> y éstas a su vez, con Gp2<sub>NS</sub> y Gp2<sub>S</sub> que forman un grupo trófico similar ( $P > 0,05$ ) (Figura 1.2.5, Tabla 1.2.3). A pesar de formar grupos discretos ( $P < 0,05$  en todos sus test pareados), los individuos de St2 tienden a agruparse con Gp2<sub>NS</sub> y Gp2<sub>S</sub>, mientras que los juveniles St1 tienden a agruparse con Gp1<sub>S</sub>. Adultos de trucha arcoíris (Om2) se separan en un grupo singular.

Al analizar las relaciones tróficas utilizando las señales isotópicas, se aprecian tendencias similares (Figura 1.2.6, Tabla 1.2.3). La distribución espacial de medias e intervalos de confianza del error (95%) muestran una separación de Gp1<sub>S</sub> y St1 hacia valores menores de  $\delta^{13}C$  y de  $\delta^{15}N$ , ocupando un nicho trófico similar (test pareado  $P > 0,05$ ). Gp1<sub>NS</sub> tiende a agruparse con Gp2<sub>NS</sub>, mientras que Gp2<sub>S</sub> y ambas truchas adultas (St2 y Om2) mostraron alta superposición ( $P > 0,05$  en test pareados) en sus señales isotópicas.

## Escalamiento trófico de *G. platei* en lagos invadidos vs no invadidos

Las rectas descritas entre LT y la señal de  $\delta^{15}\text{N}$  de individuos provenientes de lagos no invadidos ( $n=223$ ;  $a=9,2$ ,  $b=0,009\text{LT}$ ,  $R^2=0,212$ ,  $p<0,001$ ) e invadidos ( $n=175$ ;  $a=8,4$ ,  $b=0,005\text{LT}$ ,  $R^2=0,07$ ,  $p<0,001$ ) muestran relaciones positivas y directas (Figura 1.2.7). Sin embargo, estas difieren significativamente en su pendiente ( $t_{\text{calculado}} > t_{\text{tabla}}$ , se rechaza  $H_0$ ), siendo mayor en lagos no invadidos.

## DISCUSIÓN

En este estudio se comparó la ecología trófica de *Galaxias platei* proveniente de lagos libres de truchas y lagos invadidos. Este diseño muestral constituye un experimento natural único, permitiendo explorar los mecanismos que subyacen a los impactos asociados a la invasión de truchas en ecosistemas patagónicos. También se estudió la ecología trófica de las truchas más frecuentes y ampliamente distribuidas en la Patagonia chilena.

### Ecología trófica de *Galaxias platei* con y sin truchas

Los resultados confirman que *Galaxias platei* es una especie que experimenta un marcado cambio ontogénico de nicho trófico (Belk et al. 2014), el cual se expresa independientemente de la presencia de truchas. No obstante, este cambio es más conspicuo en lagos invadidos que aquellos no invadidos (mayor diferencia de medias de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  entre juveniles y adultos, Fig. 6). Además, dichos cambios ontogénicos difieren significativamente en su origen (i.e. nicho trófico de juveniles) dependiendo si provienen de lagos con o sin truchas. Particularmente, juveniles de lagos no invadidos exhiben hábitos piscívoros desde tallas muy pequeñas (8 cm LT), mientras que en lagos invadidos la piscivoría sólo se registró en tallas adultas (>13 cm LT). Esta diferencia es ecológicamente relevante, puesto que un cambio de dieta hacia la piscivoría tiene efectos profundos en el *fitness* individual del pez (Mittelbach & Persson 1998). La mayoría de las especies de peces piscívoras presentan un progreso a través de una serie de nichos tróficos tamaño-dependiente (*sensu* Werner & Gilliam 1984), consumiendo presas más grandes a medida que incrementan su tamaño corporal. Un cambio más temprano hacia

hábitos piscívoros es beneficioso para el individuo, al aumentar las tasas de crecimiento y sobrevivencia, alcanzando mayores tallas corporales a la misma edad (Mittelbach & Persson 1998). En este sentido, tomando en cuenta que las poblaciones de *G. platei* en lagos libres de truchas se encuentran bien adaptadas a estas condiciones naturales, un retraso en la piscivoría es considerado un impacto negativo altamente relevante sobre la ecología trófica de esta especie.

Otro potencial impacto surge al analizar las diferencias dietarias de juveniles de lagos invadidos en relación a aquellos de lagos no invadidos. La mayor importancia relativa de ítems terrestres, y menor importancia de *Hyalloella* (crustáceo bentónico), tiene implicancias en el uso de hábitat de la especie. El cambio desde la zona béntica profunda (hábitat característico de juveniles de *G. platei*, ver Barriga et al. 2002) hacia la zona litoral menos profunda, conlleva un mayor riesgo de depredación por incremento de exposición a las truchas. Este cambio de hábitat es confirmado por las diferencias significativas en la señal de  $\delta^{13}\text{C}$ , la cual es más negativa en juveniles de lagos invadidos, lo que indica un nicho trófico asociado a tramas pelágicas y/o terrestres (Vander Zanden et al. 1999, France 1995). Los mecanismos que subyacen al cambio en el uso de hábitat de los peces nativos, parece tener relación con complejos circuitos ecológicos inducidos primariamente por la voracidad de las truchas (McDowall 2003) y sus efectos en cascada en los ecosistemas que invaden (Simon & Townsend 2003, Eby et al. 2006, Cucherousset & Olden 2011). En tanto, la sola presencia de truchas no parece inducir cambios en el uso de hábitat, tal como fue demostrado experimentalmente para *Galaxias maculatus* (Bonnet & McIntosh 2004). Lo anterior, sumado al escaso comportamiento anti-depredatorio de *G. platei* frente a las truchas (Correa & Hendry 2012; Sobenes 2013), sustentan la hipótesis de un cambio inducido por la voracidad.

Así como el cambio ontogénico de la dieta ocurre en *G. platei*, independiente de la presencia de truchas, también lo es la reducción de amplitud de nicho trófico desde juveniles a adultos (-10% de  $B_a$ ). Además, juveniles y adultos muestran una amplitud mayor (+20% de  $B_a$ ) en lagos invadidos versus no invadidos. Esta respuesta es similar a la reportada para otro grupo de galáxidos del género *Aplocheilichthys* (Elgueta et al. 2013), los que en coexistencia con *S. trutta* amplían su dieta hacia grupos tróficos subóptimos. Sin embargo, este patrón resulta contrario a lo reportado para otras especies de galáxidos en ríos neozelandeses, donde su amplitud de nicho tiende a reducirse a mayor abundancia

de truchas (McHugh et al. 2012). Al parecer, la correspondencia entre la presencia de truchas y una mayor amplitud de nicho trófico en *G. platei*, se explica por la plasticidad de su nicho trófico y por los atributos ambientales de los ecosistemas lacustres, diferentes a los fluviales (e.g. mayor estabilidad hidrológica, oferta alimentaria y heterogeneidad de hábitat). Lo anterior permitiría la coexistencia y persistencia de éstas especies nativas en lagos de la Patagonia y no así en sistemas fluviales. Ello se sustenta principalmente en dos observaciones previas: 1) la mayor abundancia de galáxidos en lagos versus ríos invadidos (Habit et al. 2010) y, 2) el largo tiempo de coexistencia de galáxidos y truchas en la Patagonia chilena (Basulto 2003).

### **Ecología trófica de *Salmo trutta* y *Oncorhynchus mykiss* en lagos patagónicos**

Los resultados sugieren que, a pesar de que ambas truchas se comportan como depredadores generalistas, éstas son voraces depredadoras de peces en lagos patagónicos. Entre ellas, *O. mykiss* es más piscívora que *S. trutta*. Sin embargo, estos resultados deben interpretarse con precaución dado el bajo número de *O. mykiss* analizadas en este estudio. No obstante, esto demuestra el gran potencial depredador de esta especie cuando alcanza grandes tamaños corporales en lagos (e.g. Blair et al. 2012). Otro antecedente del alto potencial piscívoro de *O. mykiss* lo constituye la captura de tallas relativamente pequeñas (13-24 cm LT) sembradas recientemente en un lago no invadido hallados con gran cantidad de adultos de *G. platei* en sus estómagos (Ortiz-Sandoval, datos no publicados).

Un estudio reciente señala que la trucha "cutthroat" *O. clarkii* es capaz de convertirse en un depredador extremadamente eficiente de reclutas de peces frente a un aumento de la densidad de los mismos (Hansen & Beauchamp, 2014). A pesar de su difícil visualización producto de su transparencia, un aumento de las tasas de encuentro con larvas de peces gatilla un cambio en el comportamiento depredatorio de esta trucha, volviéndose dirigida preferentemente hacia este tipo de presas. Un comportamiento similar podría ocurrir en estas especies de truchas, lo que explicaría los elevados números de cristalinos de *Galaxias* sp. hallados en algunos individuos adultos de trucha (e.g. 136 *G. maculatus* y 210 *G. platei* en *S. trutta* y *O. mykiss*, respectivamente).

Por otra parte, nuestros resultados indican que *S. trutta*, al igual que *G. platei*, experimenta un cambio ontogenético en su nicho trófico y una reducción de la amplitud dietaria (-40% de  $B_a$ ) Esta menor diversidad de ítems-presa de los adultos y la mayor piscivoría de *O. mykiss* respecto a *S. trutta*, constituyen una novedad respecto a lo reportado para ríos nordpatagónicos (Arismendi et al. 2012).

Como resultado adicional, el hallazgo de individuos del género *Cheirodon* sp (Orden Characiformes) en estómagos de *S. trutta* provenientes del lago Candelaria (cuenca río Puelo, 41-42°S) implica la revisión y extensión del rango distribucional del género, previamente descrito hasta la Cuenca del río Petrohué (41°S) en su rango continental (también presencia en isla de Chiloé; Campos et al. 1996).

### **Los efectos de la invasión de truchas sobre la ecología de *Galaxias platei***

Existen diferencias significativas en la tasa (pendiente) y magnitud (intercepto) de la señal de  $\delta^{15}\text{N}$  en las poblaciones de *G. platei* provenientes de lagos con y sin invasión de truchas, aún cuando los adultos presentan dietas similares. En otras palabras, *G. platei* exhibe un escalamiento trófico más lento en lagos invadidos, persistente a través de todo el desarrollo ontogénico. En peces piscívoros, existe una relación directa y positiva entre el tamaño corporal, la piscivoría y el nivel trófico alcanzado (Burress et al. 2013, Post 2003), por lo que esta situación parece tener directa relación con el retraso y limitación del canibalismo que experimentan poblaciones de *G. platei* en simpatria con truchas.

Por otra parte, los análisis dietarios revelaron que frente a la potencial oferta de otros peces nativos, *G. platei* es el pez-presa predominante en la dieta de ambas truchas. Esto, sumado a que adultos de *S. trutta* y *G. platei* de lagos no invadidos exhiben similares niveles de piscivoría, nos permite inferir que la trucha café desplazó a *G. platei* hacia una posición menor, ocupando actualmente la misma posición trófica previo a la invasión.

En conclusión, si bien la invasión de truchas en lagos permite la coexistencia con galáxidos, ha generado un detrimento en la expresión ecológica natural de *G. platei* a través de interferencia trófica directa (depredación) e indirecta (competencia). Los efectos combinados sobre esta especie puede conducir al colapso de las poblaciones locales a



largo plazo mediante el agotamiento de reclutas y juveniles de *G. platei*. Un ejemplo de ello lo parece constituir el lago Jeinimeni (cuenca río Baker), con alta dominancia de *S. trutta* y casi nula presencia de juveniles de *G. platei* (Sobenes 2013). La presencia de *G. platei* se restringe a zonas profundas, que persisten en el lago debido a que escapan al tamaño máximo crítico de depredación. El registro de canibalismo por parte de *S. trutta*, parece confirmar el agotamiento del recurso *G. platei* en este lago.

### **Implicaciones en la conservación de *Galaxias platei***

En este estudio demostramos que *G. platei* es una especie altamente vulnerable a la invasión de truchas exóticas. A pesar de su particular biología, adaptada a tolerar condiciones ambientales extremas (Cussac et al. 2004), la interacción con voraces depredadores como las truchas no nativas constituye una novedad en la historia evolutiva de esta especie. La inmediata protección de ecosistemas libres de salmónidos y prohibición de siembras, parecen ser medidas urgentes en la conservación de *G. platei*. Recientemente ha sido demostrado que nuevas introducciones de truchas juegan un rol importante en la divergencia genética de las poblaciones asilvestradas, lo que facilita y realiza el proceso de invasión (Monzón-Argüello et al. 2014).

Si bien el tema de los costos ambientales asociados a la invasión de truchas se encuentra en un estado incipiente de discusión por parte de las agencias gubernamentales chilenas, el cambio de perspectiva desde especies "benéficas" a "invasoras" es complejo producto del alto valor social de los salmónidos (García de Leaniz et al. 2010). Este estudio contribuye a este cambio visión, entregando evidencia empírica de los impactos negativos de los salmónidos sobre la ictiofauna nativa de la Patagonia.

### **Agradecimientos**

Nuestros agradecimientos a los proyectos Fondecyt 1080802 y 1110441 a E. Habit, proyectos National Geographic Society y NCERC a D. Ruzzante (Dalhousie University, Canada), National Science Foundation NSF-Patagonia 05-533 a Brigham Young University (Utah, USA), DIUC Semilla 210.310.057-1SP, DIUC-Patagonia 205.310.042-ISP y DIUC Asociativo Patagonia DIUC 213.310.063-1AP a E. Habit. También J. Ortiz-Sandoval agradece a Comisión Nacional de Investigación Científica y

Tecnológica, Gobierno de Chile (CONICYT) por su beca doctoral. Por su contribución en los trabajos de terreno, también agradecemos la colaboración de Waldo San Martín, Néstor Ortiz, Roberto Cifuentes, Daniel Ruzzante, Tyler Zemlak.



## Referencias Bibliográficas

- Allibone, R., David, B., Hitchmough, R., Jellyman, D., Ling, N., Ravenscroft, P. & Waters, J., 2010. Conservation status of New Zealand freshwater fish, 2009. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 44, 271-287.
- Amundsen, P., Gabler, H. & Staldvik, F., 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data- modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*. 48, 607-614.
- Anderson, M., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*. 26, 32-46.
- Arismendi, I., González, J., Soto, D., Penaluna, B., 2012. Piscivory and diet overlap between two non-native fishes in southern Chile. *Austral Ecology*. 37, 346–354.
- Arismendi, I., Penaluna, B., Dunham, J., García de Leaniz, C., Soto, D., Fleming, I., Gomez- Uchida, D., Gajardo, G., Vargas, P., León-Muñoz, J., 2014. Differential invasion success of salmonids in southern Chile: patterns and hypotheses. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 24, 919–94.
- Barriga, J.P., Battini, M.A., Macchi, P.J., Milano, D., Cussac, V.E., 2002. Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces: Galaxiidae) in a lake in the South American Andes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 36, 345-359.
- Basulto, S., 2003. El largo viaje de los salmones. Una crónica olvidada, Editorial Maval, Santiago de Chile.
- Baxter, C., Fausch, K., Murakami, M., Chapman, P., 2007. Invading rainbow trout usurp a terrestrial prey subsidy from native charr and reduce their growth and abundance. *Oecologia*. 153, 461–470.
- Baxter, C., Fausch, K., Murakami, M., Chapman, P., 2004. Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology*. 85, 2656-2663.
- Belk, M., Habit, E., Ortiz-Sandoval, J.J., Sobenes, C., Combs, E., 2014. Ecology of *Galaxias platei* in a depauperate lake. *Ecology of Freshwater Fish*. 23, 615–621.
- Blair, J.M., Hicks, B.J., Pitkethley, R., Ling, N., 2012. Diet of rainbow trout in Lake Rotoiti: an energetic perspective. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 46, 557-565.

- Blanchet, S., Grenouillet, G., Beauchard, O., Tedesco, P., Leprieur, F., Dürr, H., Busson, F., Oberdorff, T., Brosse, S., 2010. Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater fish body size: implications for Bergmann's rule. *Ecology Letters*. 13, 421–431.
- Blin, D., Runck, C., Clark, D., Rinne, J., 1993. Effects of Rainbow Trout Predation on Little Colorado Spinedace. *Transactions of the American Fisheries Society*. 122, 139-143.
- Bonnet, M.L., McIntosh, A.R., 2004. The influence of juvenile brown trout (*Salmo trutta*) on habitat use of inanga (*Galaxias maculatus*) in a stream simulator. *Journal of the Royal Society of New Zealand*. 34, 357–367.
- Burress, E., Duarte, A., Serra, W., Gangloff, M., Siefferman, L., 2013. Species-specific ontogenetic diet shifts among Neotropical *Crenicichla*: using stable isotopes and tissue stoichiometry. *Journal of Fish Biology*. doi:10.1111/jfb.12117.
- Campos, H., Gavilán, J., Murillo, V., Alarcón, P., 1996. Presencia de *Cheirodon australe* (Pisces: Characidae) en lago Tarahuin (Isla Grande de Chiloé, 42°40'S, Chile) y su significado zoogeográfico. *Medio Ambiente*. 13, 69-79.
- Clarke, K., Gorley R., 2006. PRIMER v6: User manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Correa, C., Bravo, A.P., Hendry, A.P., 2012. Reciprocal trophic niche shifts in native and invasive fish: salmonids and galaxiids in Patagonian lakes. *Freshwater Biology*. 57, 1769-1781.
- Correa, C., Hendry, A. P., 2012. Invasive salmonids and lake order interact in the decline of puye grande *Galaxias platei* in western Patagonia lakes. *Ecological Applications*. 22, 828–842.
- Costello, M., 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology*. 36, 261-263.
- Crawford, S., Muir, A., 2008. Global introductions of salmon and trout in the genus *Oncorhynchus*: 1870–2007. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 18:313–344.
- Crowl, T., Townsend, C., McIntosh, A., 1992. The impact of introduced brown and rainbow trout on native fish: the case of Australasia. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2, 217–241.
- Cucherousset, J., Olden J., 2011. The ecological impacts of nonnative freshwater fishes. *Fisheries*. 36, 215-230.

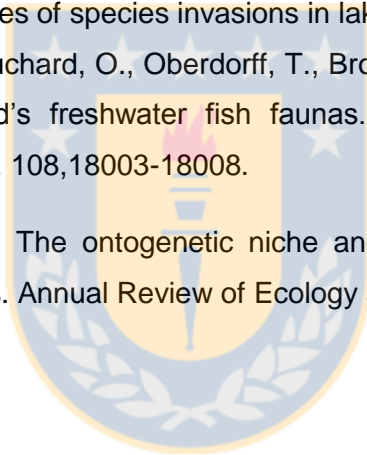
- Cussac, V., Ortubay, S., Iglesias, G., Milano, D., Latucca, M., Barriga, J., Battini, M. Gross, M., 2004. The distribution of South American galaxiid fishes: the role of biological traits and post-glacial history. *Journal of Biogeography* 31, 103–121.
- Dyer, B., 2000., Sistematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos*. 19, 77-98.
- Eby, L., Roach, J., Crowder, L. & Standford, J., 2006. Effects of stocking-up freshwater food webs. *Trends in Ecology and Evolution*. 21, 576–584.
- Ehleringer, J. R., Rundel, P. W., 1989. Stable isotope history, units and instrumentation, in: Rundel, P. W., Ehleringer, J. R., Nagy, K. A. (Eds.), *Stable Isotopes in Ecological Research*. Springer Verlag, New York, pp. 1–15.
- Elgueta, A., González, J., Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Habit, E., 2013. Trophic interference by *Salmo trutta* on *Aplocheilichthys zebra* and *Aplocheilichthys taeniatus* in southern Patagonian lakes. *Journal of Fish Biology*. 82, 430–443.
- Elliott, J.M., 1994. *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. Oxford University Press, New York, Estados Unidos.
- Fausch, K. D., 1988. Tests of competition between native and introduced salmonids in streams: what have we learned?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 45, 2238–2246.
- Fausch, K. D., 2008. A paradox of trout invasions in North America. *Biological Invasions*. 10, 685–701.
- Flecker, A.S., Townsend, C.R., 1994. Community-wide consequences of trout introduction in New Zealand streams. *Ecological Applications*. 4, 798–807.
- France, R., 1995. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography*. 40, 1310-1313.
- García De Jalón, D., Mayo, M., Hervella, F., Barcelo, E. & Fernández, T., 1993. *Principios y técnicas de gestión de la pesca de aguas continentales*. Mundi Prensa. 247 pp.
- García de Leaniz, C., Gajardo, G., Consuegra, S., 2010. From Best to Pest: changing perspectives on the impact of exotic salmonids in the southern hemisphere. *Systematics and Biodiversity*. 8, 447-459.
- Habit, E., González, J., Ruzzante, D., Walde, S., 2012. Native and introduced fish species richness in Chilean Patagonian lakes: inferences on invasion mechanisms using salmonid-free lakes. *Diversity and Distributions*. 18, 1153-1165.
- Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D., Walde, S., Belk, M., Cussac, V., Gonzalez, J., Colin, N., 2010. Changes in the distribution of native fishes in response to introduced

- species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography*. 19, 697–710.
- Hansen, A., Beauchamp, D., 2014. Effects of prey abundance, distribution, visual contrast and morphology on selection by a pelagic piscivore. *Freshwater Biology*. doi:10.1111/fwb.12436.
- Hulbert S. H., 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*. 59, 67–77.
- Hyslop, E., 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*. 17, 411-429.
- Krebs, C., 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row, New York, 550 pp.
- Kruskal, J., 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*. 29, 1-27.
- L'Abée-Lund, J. H., Langeland, A., Sægrov, H., 1992. Piscivory by brown trout (*Salmo trutta* L.) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) in Norwegian lakes. *Journal of Fish Biology*. 41, 91–101.
- Layman, C., Arrington, D., Montaña, C., Post, D., 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology*. 88, 42–48.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., Brosse, S., 2008. Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biol*. 6, 404–410.
- Leprieur, F., Brosse, S., García-Berthou, E., Oberdorff, T., Olden, J., Townsend, C., 2009. Scientific uncertainty and the assessment of risks posed by non-native freshwater fishes. *Fish and Fisheries*. 10, 88–97.
- Lorrain, A., Paulet, Y-M., Chauvaud, L., Savoye, N., Donval, A., Saout, C., 2002. Differential  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 275, 47-61.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjeleasm, S., De Poorter, M. 2004. 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database. Grupo Especialista de Especies Invasoras (CSE-IUCN), Auckland, New Zealand.
- Marr, S.M., Olden, J.D., Leprieur, F., Arismendi, I., Caleta, M., Morgan, D.L., Nocita, A., Šanda, R., Tarkan, A.S., García-Berthou, E. 2013. A global assessment of

freshwater fish introductions in mediterranean-climate regions. *Hydrobiologia* 719:317-329.

- McArdle, B., Anderson, M., 2001. Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*. 82, 290-297.
- McDowall, R. M., 2003. Impacts of Introduced Salmonids on Native Galaxiids in New Zealand Upland Streams: A New Look at an Old Problem, *Transactions of the American Fisheries Society*. 132, 229-238.
- McDowall, R., 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.
- McHugh, P., McIntosh, A., Howard, S., Budy, P., 2012 Niche flexibility and trout–galaxiid co-occurrence in a hydrologically diverse riverine landscape. *Biological Invasions*. 14, 2393-2406.
- Milano, D., Ruzzante, D.E., Cussac, V.E., Macchi, P.J., Ferriz, R.A., Barriga, J. P., Aigo, J. C., Lattuca, M.E., Walde, S.J., 2006. Latitudinal and ecological correlates of morphological variation in *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society*. 87, 69-82.
- Mittelbach, G., Persson, L., 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 55, 1454-1465.
- Monzón-Argüello, C., Consuegra, S., Gajardo, G., Marco-Rius, F., Fowler, D. M., DeFaveri, J., Garcia de Leaniz, C., 2014. Contrasting patterns of genetic and phenotypic differentiation in two invasive salmonids in the southern hemisphere. *Evolutionary Applications*. 7, 921–936.
- Peterson, B.J., Fry B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18,293-320.
- Pinkas, L., Oliphant, M. & Iverson., I., 1971. Food habits of albacore, blue fin tuna, and bonito in California waters. *California Department of Fish and Game*. 152, 1-105.
- Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83, 703–718.
- Post, D.M., 2003. Individual variation in the timing of ontogenetic niche shifts in largemouth bass. *Ecology*. 84, 1298–1310.
- Ruzycski, J., Beauchamp, D., Yule, D., 2003. Effects of introduced lake trout on native cutthroat trout in Yellowstone lake. *Ecological Applications*. 13,23–37.

- Simon, K.S., Townsend, C.R., 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology*. 48, 982–994.
- Sobenes, C., 2013. Patrones de uso de microhábitat de la especie nativa *Galaxias platei* e interferencias de la especie invasora *Salmo trutta* en lagos de la Patagonia: bases para la conservación de *G. platei*. Tesis de doctorado, Universidad de Concepción, Chile.
- Soto, D., Arismendi, I., Gonzalez, J., Sanzana, J., Jara, F., Jara, C., Guzman, E., Lara, A., 2006. Sur de Chile, país de truchas y salmones: patrones de invasión y amenazas para las especies nativas. *Revista Chilena de Historia Natural*. 79, 97-117.
- Vander Zanden, M., Casselman, J., Rasmussen., J., 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*. 401, 464-467.
- Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S., 2011. Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 108,18003-18008.
- Werner, E., Gilliam, J., 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 15,393-425.





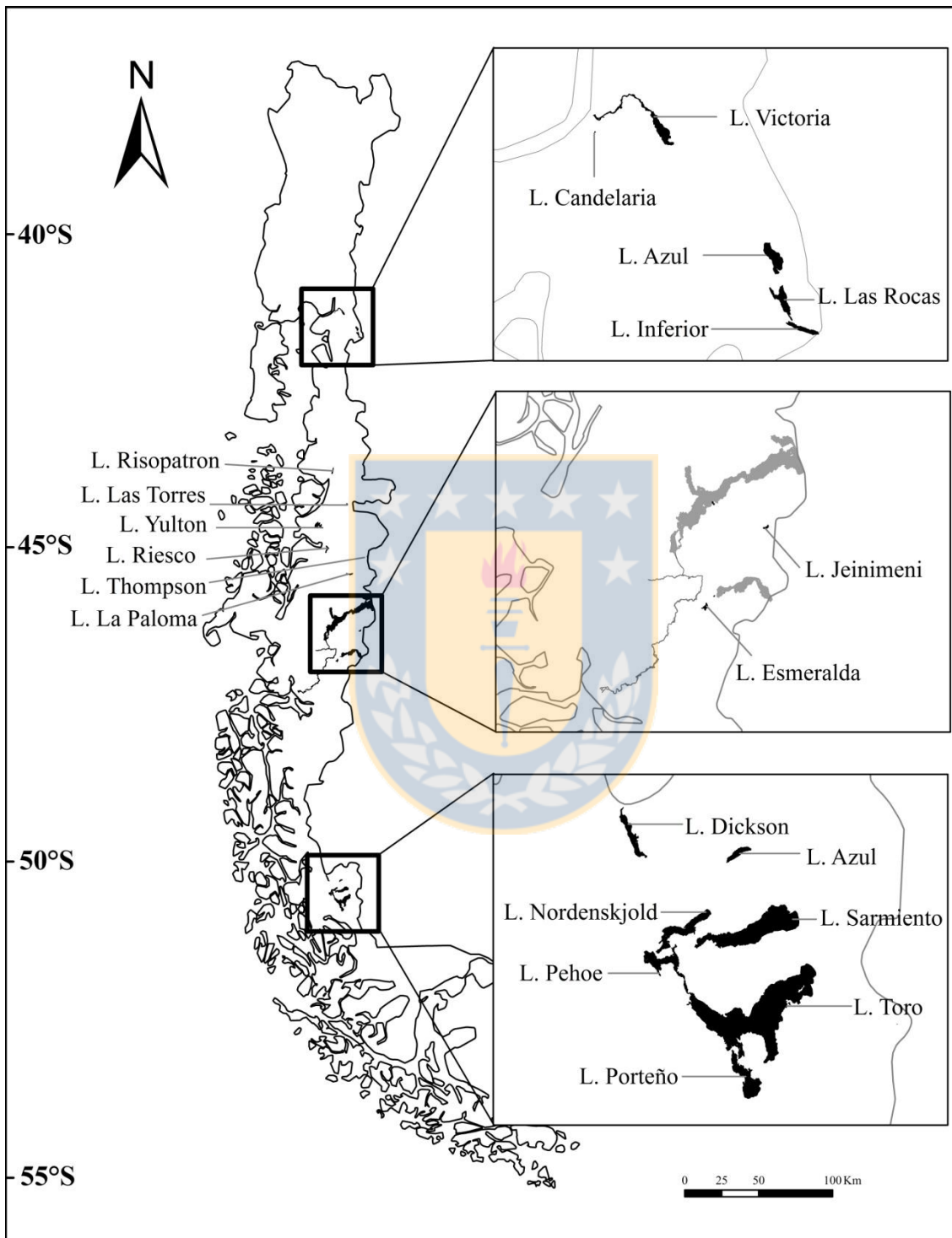


Figura 1.2.1. Mapa con la ubicación geográfica de los lagos estudiados.

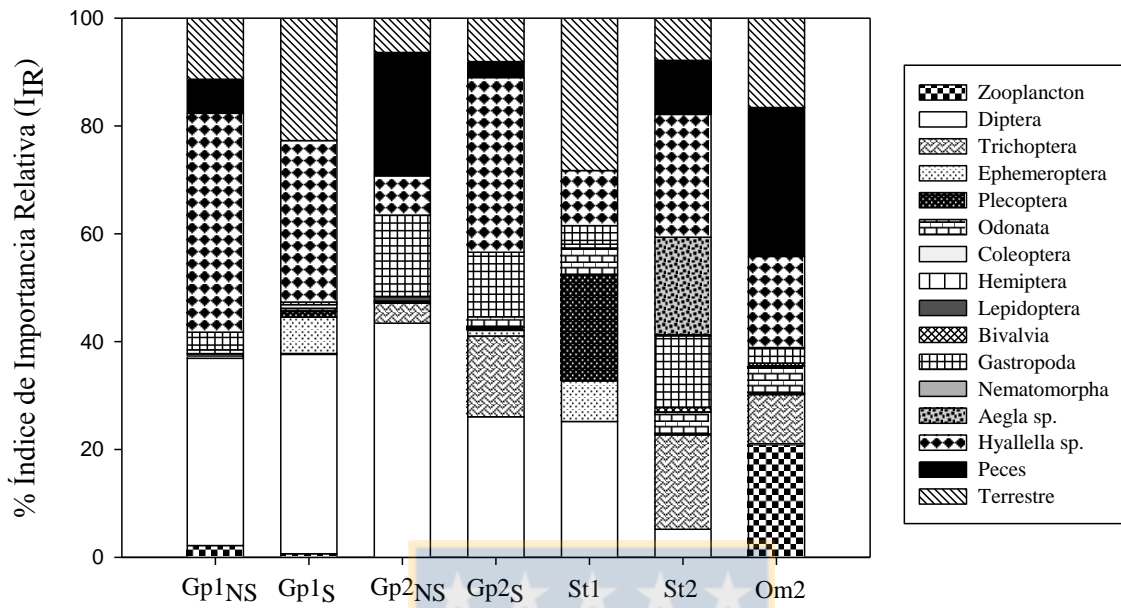


Figura 1.2.2. Composición dietaria basado en el Índice de Importancia Relativa (I<sub>IR</sub>%). *Galaxias platei* (Gp) y las dos especies de trucha (St: *Salmo trutta*, Om: *Oncorhynchus mykiss*) categorizados por talla (1=juveniles; 2=adultos). Subíndice indica origen (NS= lago libre de salmónidos, S= lago con presencia de salmónidos).

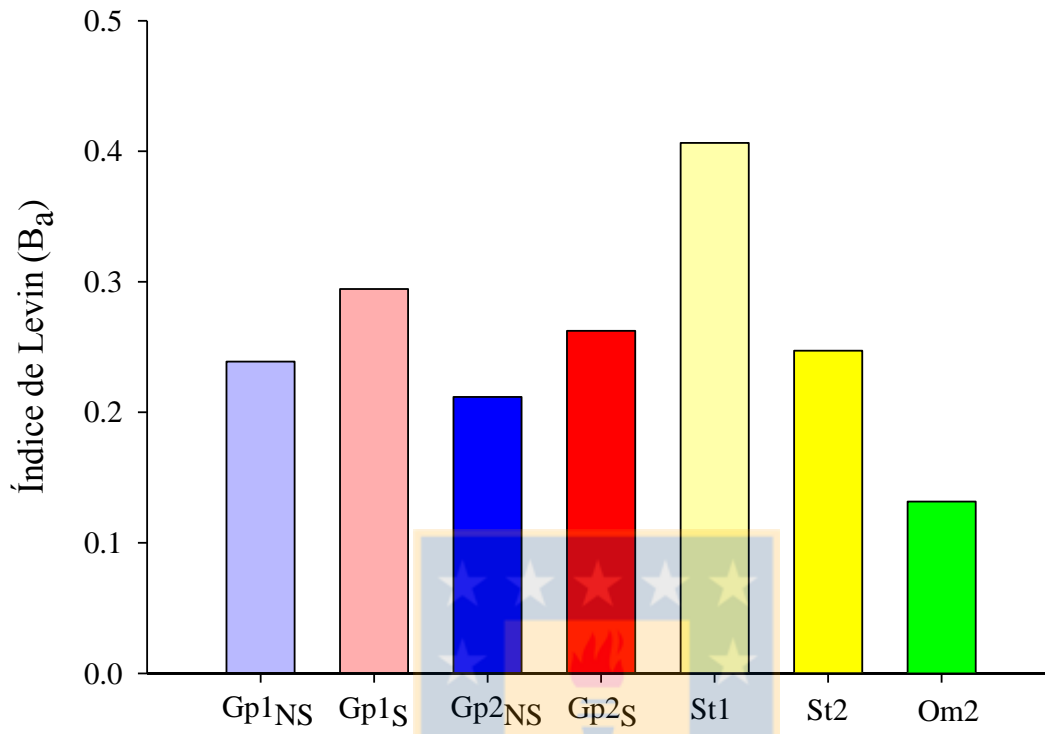


Figura 1.2.3. Amplitud de nicho trófico calculado mediante el Índice de Levin (Ba).

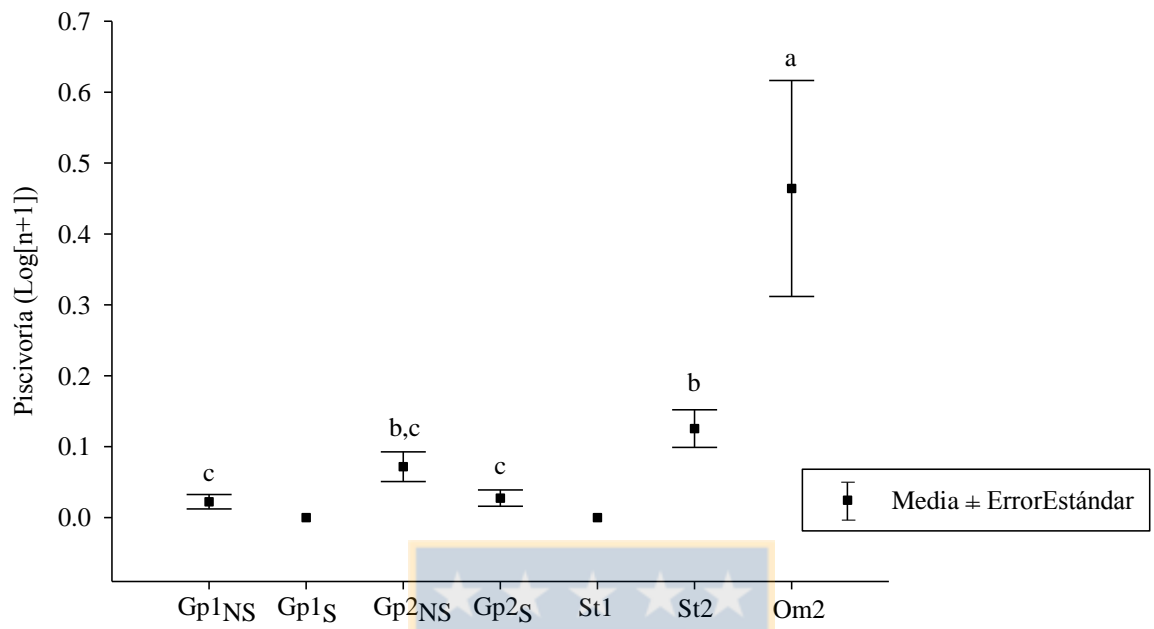


Figura 1.2.4. Piscivoría ejercida por las especies en estudio y sus categorías. Las letras sobre las barras de error indican diferencias establecidas en análisis de PERMANOVA (test pareados).

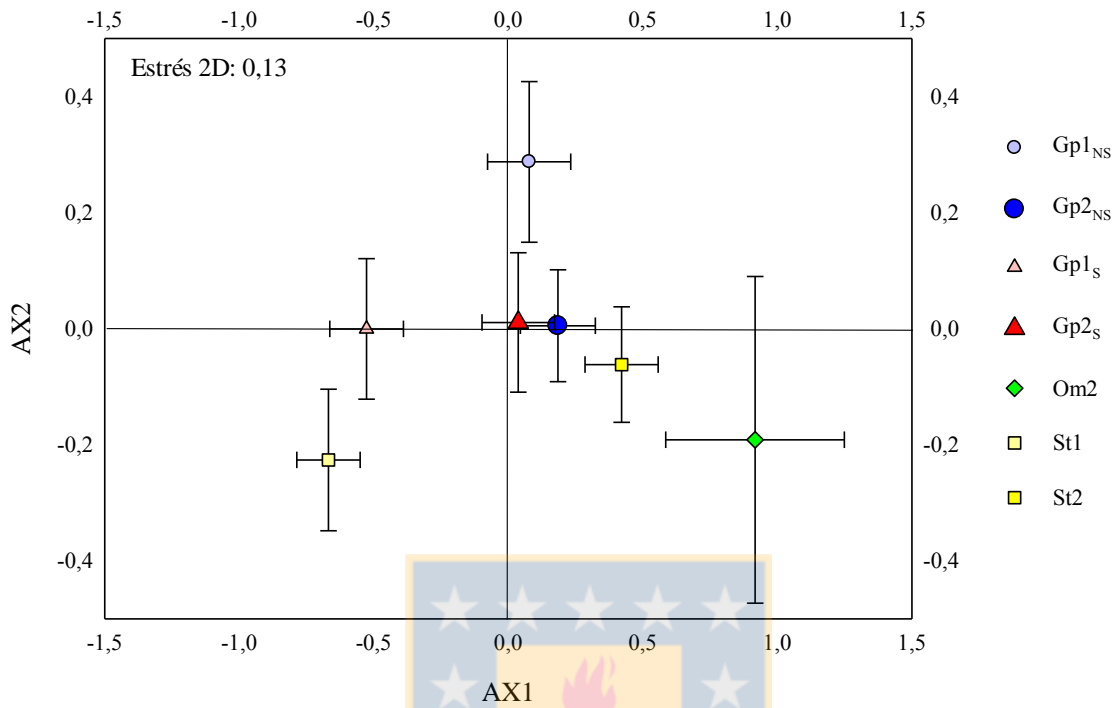


Figura 1.2.5. Centroides de la media e intervalos de confianza del 95% del escalamiento multidimensional no-paramétrico (basado en matriz de similitud de Bray-Curtis) de la gravimetría de la dieta de las especies en estudio y sus categorías.

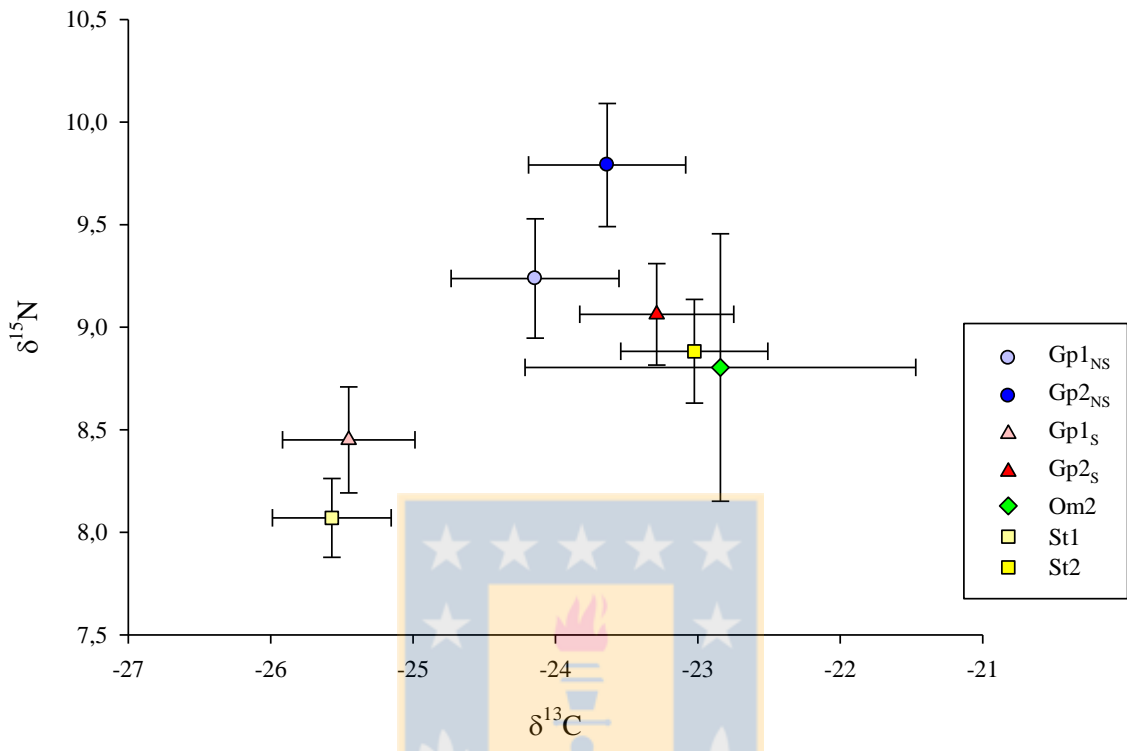


Figura 1.2.6. Centroides de la media e intervalos de confianza del 95% de las señales de  $\delta^{13}\text{C}$  y de  $\delta^{15}\text{N}$  de las especies en estudio y sus categorías.

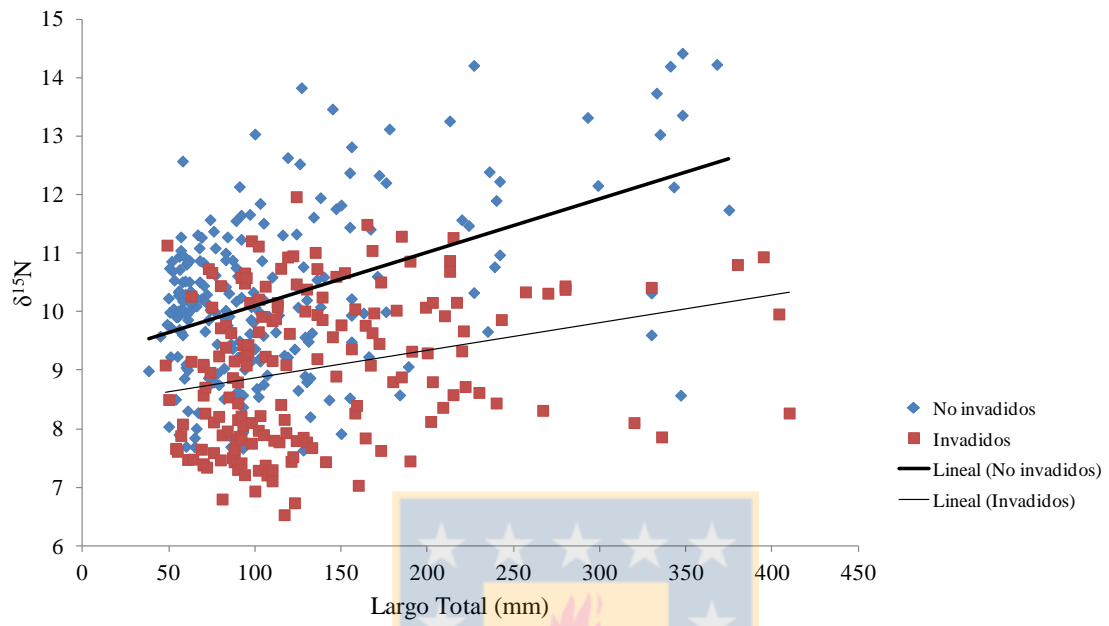


Figura 1.2.7. Comparación de rectas de la señal de  $\delta^{15}\text{N}$  de individuos provenientes de lagos no invadidos versus invadidos.

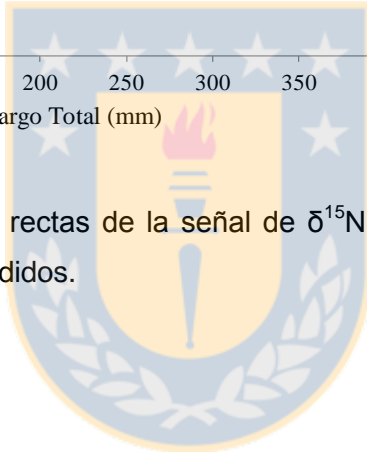


Tabla 1.2.1. Principales características de los lagos en estudio y número de muestras analizadas para dieta (D) e isótopos estables (IE) por lago. Gp=*Galaxias platei*; St=*Salmo trutta*; Om=*Oncorhynchus mykiss*.

Cuenca	Lago	Latitud (S°)	Longitud (W°)	Invasión	Área superficie (ha)	Temp. Media Anual (C°)	Precipitación Media Anual (mm <sup>3</sup> )	Altitud (m.s.n.l.)	Índice de Conectividad	Gp (D)	Gp (IE)	St (D)	St (IE)	Om (D)	Om (IE)
Puelo	Azul	41	71	Invadido	13.6	8.4	2665	217	0.625	18	22			5	
	Candelaria	41	66	Invadido	1.0	8.7	3464	48	0.500			15		2	
	Victoria	41	66	Invadido	1.2	8.7	3464	79	1.000	10	11				
	Las Rocas	42	71	Invadido	5.6	7.2	3398	189	0.625	34	20			5	
	Inferior	42	71	Invadido	10.1	8.4	2665	299	0.000	32	32	2		6	
Cisnes	Las Torres	44	66	Invadido	328.0	5.3	2573	266	0.750			10			
Palena	Risopatron	44	66	Invadido	6.4	7.7	3627	144	0.625		15	7			
Aysen	La Paloma	45	66	Invadido	18.8	6.2	1376	333	0.750			10		1	
	Riesco	45	66	Invadido	14.7	7.6	2827	14	0.875		3	12			
	Thompson	45	71	No invadido*	1.2	7.1	703	746	0.000	52	78				
Cuervo	Yulton	45	66	No invadido	61.7	7.7	3627	488	0.375	21	25				
Baker	Jeinimeni	46	66	Invadido	4.5	7.1	703	841	0.750	35	44	53	130		2
	Esmeralda Nordenskjöld	47	66	Invadido	0.2	7.1	703	325	0.500	31	47			2	7
Serrano	Id	51	66	No invadido	3.0	6.5	302	220	0.000	34	59				
	Toro	51	67	Invadido	28.0	6.5	302	227	0.000	11	12	9	12		3
	Sarmiento	51	66	Invadido	28.0	6.4	1479	64	0.375	16	20		1		
	Pehoe	51	67	No invadido	22.0	6.3	2657	41	0.000	39	39				
	Porteño	51	66	Invadido	24.4	6.3	2657	32	0.250	8	33	66	51		
	Azul	51	66	No invadido	86.0	6.5	302	83	0.500	18	47				
	Dickson	51	66	No invadido	202.0	6.3	2657	23	0.875	32	59				

\*Presencia de juveniles de *O. mykiss* recientemente sembrados. Considerado "No invadido", siguiendo a Belk et al. 2013.



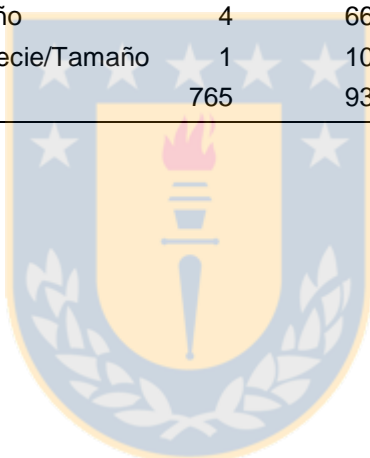
Tabla 1.2.2. Resultados de análisis PERMANOVA basados en el número de peces-presa hallados por estómago. Se puso a prueba un factor combinado (7 grupos) de la procedencia (Invasión), especie (Especie) y talla del pez (Talla). Invasión: 1=Invadido; 0=No Invadido; Especie: Gp=*Galaxias platei*, St=*Salmo trutta*, Om=*Oncorhynchus mykiss*; Talla: 1=Juveniles; 2=Adultos.

	<b>Fuente</b>	<b>gdl</b>	<b>SC</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>
Piscivoría	Invasión/Especie/Talla	6	4510,7	15,833	0,0001
	Res	589	27967		



Tabla 1.2.3. Resultados de análisis PERMANOVA basados en la gravimetría de la dieta (Dieta) y la señal isotópica de Nitrógeno y Carbono (Isótopos estables) de todos los individuos analizados. El factor Especie y Tamaño fueron ingresados al análisis como grupo predeterminado (5 grupos). Invasión (1= Invadido, 0= No Invadido); Especie (Gp=*Galaxias platei*, St=*Salmo trutta*, Om=*Oncorhynchus mykiss*); Talla (1=Juvéniles, 2=Adultos).

	<b>Fuente</b>	<b>gdl</b>	<b>SC</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>
Dieta	Invasión	1	24927	7,4958	0,001
	Especie/Tamaño	4	1,5317 x 10 <sup>5</sup>	11,515	0,001
	Invasión x Especie/Tamaño	1	22498	6,7652	0,001
	Res	589	1,9587 x 10 <sup>6</sup>		
Isótopos estables	Invasión	1	117,49	9,6263	0,003
	Especie/Tamaño	4	666,28	13,647	0,001
	Invasión x Especie/Tamaño	1	105,98	8,683	0,004
	Res	765	9337,3		



Anexo 1. Clasificación de todos los ítems alimentarios identificados en análisis de contenido estomacal. En la última columna (derecha) se presenta el listado de ítems resumidos utilizados para análisis dietarios.

Origen	Grupos taxonómicos		Items	Items (resumidos)	
Autóctono	Insecta	Diptera	Chironomidae	Diptera	
			Ceratopogonidae		
			Tipulidae		
			Diptera (indet, pupa)		
			Diptero (indet, larva)		
			Empididae		
			Simuliidae		
			Athericidae		
			Blephariceridae		
			Ephemeroptera		Leptophlebiidae
		Baetidae			
		Ephemeroptera (indet, larva)			
		Oniscigastridae			
		Trichoptera	Limmnephilidae	Trichoptera	
		Leptoceridae			
		Glossosomatidae			
		Ecnomidae			
		Hydrobiosidae			
		Trichoptera (indet, larva)			
		Hydroptilidae			
		Hydropsychidae			
		Plecoptera	Plecoptera (indet, larva)	Plecoptera	
		Gripopterygidae			
		Notonemouridae			
		Austroperlidae			
		Odonata	Ninfa Odonata	Odonata	
		Coleoptera	Coleoptera (indet, larva)	Coleoptera	
					Dystiscidae
					Curculionidae
					Elmidae
		Hemiptera	Corixidae	Hemiptera	
			Notonectidae		
Nematomorpha	Nematomorpha	Nematomorpha	Nematomorpha		
Crustacea	Malacostraca	<i>Aegla</i> sp	Aegliidae		
		<i>Hyallela</i> sp	<i>Hyallela</i>		
	Branchiopoda	Cladocera	Zooplankton		
	Maxillopoda	Copepoda			
Ostracoda	Ostracoda				
Mollusca	Bivalvia	<i>Diplodon</i> sp	Bivalvia		
		Sphaeriidae			
	Gastropoda	<i>Chilina</i> sp	Gastropoda		
		<i>Lymnaea</i> sp			

			Planorbidae	
			<i>Piscidium</i> sp	
			Amnicolidae	
			Biophalaria	
			Gastropoda (indet.)	
			<i>Littoridina</i> sp	
	Pisces	Osmeriformes	<i>Galaxias platei</i>	Peces
			<i>Galaxias maculatus</i>	
			<i>Galaxias</i> sp	
		Characiformes	<i>Cheirodon</i> sp	
		Siluriformes	<i>Hatcheria macraei</i>	
		Salmoniformes	<i>Salmo trutta</i>	
Alóctono	Arachnida		Araneae	Terrestre
			Acari	
			Scorpiones	
	Insecta	Coleoptera	Coleoptera (adulto)	
		Diptera	Diptera (adulto)	
			Chironomida (adulto)	
		Ephemeroptera	Ephemeroptera (indet, adulto)	
			Leptophlebiae (adulto)	
		Hemiptera	Hemiptera (indet., adulto)	
		Lepidoptera	Lepidoptera (indet, adulto)	
			Lepidoptera (indet, larva)	
		Trichoptera	Trichoptera (indet, adulto)	
		Hymenoptera	Hymenoptera (indet, adulto)	
	Formicidae			
		Insecta (indet, adulto)		
	Crustacea	Malacostraca	Isopoda	
	Mollusca	Gastropoda	Gastropoda	
	Annelida	Oligochaeta	Oligochaeta	
		Hirudinea	Hirudinea	
	Platyhelminthes	Turbellaria	Turbellaria	
	Mammalia	Rodentia	Rodentia	

Anexo 2. Valores promedio del Índice de Importancia Relativa ( $I_{IR}$ ) de los ítems alimentarios calculados para las distintas especies y sus factores (talla y procedencia).  
 Gp1<sub>NS</sub>= juveniles *Galaxias platei* de lagos no invadidos; Gp1<sub>S</sub>= juveniles *G. platei* de lagos invadidos; Gp2<sub>NS</sub> = adultos *G. platei* de lagos no invadidos; Gp2<sub>S</sub> = adultos *G. platei* de lagos no invadidos; St1= juveniles *Salmo trutta*; St2= adultos *Salmo trutta*; Om2= adultos *Oncorhynchus mykiss*.

Ítems	Gp1 <sub>NS</sub>	Gp1 <sub>S</sub>	Gp2 <sub>NS</sub>	Gp2 <sub>S</sub>	St1	St2	Om2
Diptera	3186,99	4361,60	4416,05	2933,39	1932,61	575,24	21,62
Trichoptera	37,85	19,37	377,76	1688,31	0	1936,08	1072,32
Ephemeroptera	39,99	791,87	3,45	116,32	576,44	14,69	27,61
Terrestre	1041,47	2678,40	646,71	907,90	2167,41	867,21	1949,51
<i>Hyalloella</i> sp.	3725,12	3534,87	740,52	3648,29	783,69	2519,87	1987,01
Zooplankton	200,71	79,82	2,41	0	0	0	2453,80
Gastropoda	300,47	54,83	1532,65	1347,41	265,27	1469,58	335,74
Plecoptera	3,45	131,69	35,71	65,86	1507,03	4,08	2,05
Odonata	0,19	64,63	0,21	216,91	366,67	450,75	597,14
Coleoptera	0	79,64	1,77	0	16,27	0	0
Hemiptera	64,39	0	1,74	0	53,51	1,44	0
Aeglidae	0	0	0	0	0	2000,59	0
Peces	579,02	0	2330,53	331,92	0	1107,40	3243,95
Lepidoptera	0	1,34	83,13	0	0	0	0
Nematomorpha	0	0	0	0	0	21,02	0
Bivalvia	0	0	3,31	0	0	92,02	61,17

## CAPÍTULO 2

### Ecología trófica de *Percichthys trucha* en lagos con y sin salmónidos



*Este capítulo responde al Objetivo 4 de esta tesis. Por primera vez, se caracteriza la ecología trófica de *Percichthys trucha* en lagos monoespecíficos (libre de salmónidos), comparándose con poblaciones provenientes de lagos multiespecíficos (invadidos por salmónidos).*

# TROPHIC SCALING OF *PERCICHTHYS TRUCHA* (PERCICHTHYIDAE) IN MONOSPECIFIC AND MULTISPECIFIC LAKES IN WESTERN PATAGONIA

Juan José Ortiz-Sandoval<sup>a\*</sup>, Konrad Górski<sup>a</sup>, Alonso González-Díaz<sup>a,b</sup> & Evelyn Habit<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Facultad de Ciencias Ambientales, Universidad de Concepción, Concepción, Chile;

<sup>b</sup>Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

\*Corresponding autor; Facultad de Ciencias Ambientales, Universidad de Concepción, Barrio Universitario s/n; 4030000 Concepción; Chile (Email: [juanorti@udec.cl](mailto:juanorti@udec.cl); Phone number: +56-41-2204069)



**Ortiz-Sandoval, J.**, Górski, K., González-Díaz, A., Habit, E. Trophic scaling of *Percichthys trucha* (Percichthyidae) in monospecific and multispecific lakes in western Patagonia. Submitted to *Limnologica*.

## ABSTRACT

*Percichthys trucha* (Cuvier and Valenciennes, 1833) is a freshwater fish, endemic to southern South America and widely distributed in both, eastern and western basins of the Andes. In eastern Patagonia, *P. trucha* has been described as top native predator in lacustrine ecosystems, experimenting diet shifting during their life history development. Salmonid invasions have impacted their natural ecology through trophic niche interference, and predation over alternative high quality prey. This study focuses on populations of *P. trucha* in western Patagonia, where its trophic ecology remains unknown. Fish were collected from 7 lakes belonging to Puelo and Baker river basins, covering a high diversity of environmental conditions. Stomach content and  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  stable isotopes signatures of muscle tissues of 313 individuals were analysed. Results indicate significant differences in diet between juveniles and adults, shifting from planktonic/benthic preys towards benthic/piscivory, and concomitantly enrichment in heavier nitrogen isotope suggest trophic scaling. No trophic scaling was observed in populations inhabiting monospecific lakes, essentially due to lack of *Galaxias* sp. as available prey and absence of cannibalism. Furthermore, lack of trophic scaling in these lakes resulted in stunted-like population dynamics. Despite the fact that *P. trucha* and *Galaxias* sp. co-occur in studied river basins, no salmonid-free lakes harbouring this two native species were found, making it difficult to elucidate exact effects of salmonids on trophic scaling of *P. trucha*. Consumption of aquatic Odonata nymphs, however, arises as one of potential key mechanism for resilience of native food webs to salmonid invasion.

Keywords: Perch, *Galaxias*, Stunted population, salmonid invasion, stable isotopes.



## Introduction

*Percichthys trucha* is a freshwater fish, endemic to southern South America, widely distributed in lakes on both eastern and western sites the Andes (Dyer, 2000). Uplift of the southern Andes which started about 23 million years ago as well as quaternary glacial cycles are the main factors that shaped the current distribution of *P. trucha*. (Ruzzante et al., 2006, 2008, 2011). Molecular evidence suggests that orogeny of the Andes separated populations of *P. trucha* on the eastern and western sites of the range. Subsequently, glacial melting ~12.800 years BP drove post-glacial colonization from eastern populations into glaciated areas to the West of the Andean range (Ruzzante et al., 2006, 2011). The glacier melting was particularly relevant for *P. trucha* populations inhabiting western slope of the Andes from latitude 41°S towards the South (Patagonia), where they occur exclusively in river basins that reverted their drainages from Atlantic to Pacific during melting of ice sheets ~12.000 years BP (Turner et al., 2005; Ruzzante et al., 2008).

Consistently with its wide distribution, the ecology of *P. trucha* is diverse and locally adapted to highly contrasting environmental conditions (Habit and Victoriano, 2012; Habit et al., 2012). Indeed, high level of morphological variability has been described among and within populations of *P. trucha*, sufficiently high that variants from different drainages of eastern Andes have been deemed to be different species (Ruzzante et al., 2003). Risk of predation among populations and competition for trophic resources have been suggested as key factors causing this phenotypic diversification (Ruzzante et al., 2011). Indeed, high phenotypic plasticity and adaptation to a wide range of abiotic and biotic conditions make *P. trucha* an interesting species to study its trophic position and ecological role in contrasting ecosystems.

### *Prey and trophic scaling of native fish predators in western and eastern Patagonian lakes*

Many organisms change their trophic niche throughout lifespan (Werner and Gilliam, 1984) and particularly for fish resource use, growth rates and predation risk are often strongly related to body size (Werner and Gilliam, 1984; Miller 1988). Indeed, for piscivorous fish early onset of preying on other fish often initiates an increase in growth rate that typically translates into larger size and greater survival throughout life (Post, 2003). This shift to preying higher up the food chain is also reflected by enrichment of heavier nitrogen isotopes ( $\delta^{15}\text{N}$ ) in the body tissues (Post, 2002).

*Percichthys trucha* is considered as the native top predator in eastern Patagonian lakes (Machii et al., 2007) and may co-inhabit with other facultative predators such as *Galaxias platei* (Galaxiidae) and *Odontesthes hatcheri* (Atherinopsidae) (Macchi et al., 1999). Diet shift was described for *P. trucha* in these eastern lakes, where its diet consists of zooplankton/benthic invertebrates for juvenile individuals and shifts to piscivory at larger body sizes (Machii et al., 1999). Two galaxiid species are its most frequent fish-prey, *Galaxias maculatus* and *G. platei* (Barriga et al., 2002; Montoya et al., 2012). Both juveniles and planktonic larvae of these galaxiids are highly susceptible to predation and were reported to be important prey items for native piscivorous fish of Patagonian (Machii et al., 1999, 2007; Milano et al., 2002, 2006). Trophic ecology of *P. trucha* is still unknown in western Patagonian lakes. In these lakes, *Galaxias platei* has been described as the native top predator (Correa et al., 2012; Belk et al., 2013) and its trophic scaling was reported where it shifts from zooplanktivory at small sizes to cannibalistic piscivory at larger sizes (Belk et al., 2013)

#### *The potential effect of salmonid invasion on trophic scaling of native predators*

The introduction and settlement of salmonids (Salmonidae) in freshwater ecosystems of Patagonia has been linked with alterations in distribution, diversity and life history of native fish (Pascual et al., 2002; McDowall, 2006; Soto et al., 2006; Pascual and Ciancio, 2007; Arismendi et al., 2009; Habit et al., 2010, 2012). The invasion of such top predator can play a major role in changing trophic niche and scaling of native predatory fish (Vander Zanden et al., 1999). Indeed, a reduction of approximately one trophic level by larger individuals in lakes with high density of salmonids was reported for *G. platei* in western Patagonian lakes (Correa et al., 2012).

Trophic ecology of *P. trucha* remains unknown in lakes of western Patagonia. Within this study we examined ontogenetic trophic scaling from lower quality prey (zooplankton and invertebrates) toward higher ones (fish) in populations of *P. trucha* in western Patagonian lakes. Specifically, we analysed their trophic niche through in depth examination of their diet as well as analyses of the isotopic composition of carbon and nitrogen of their muscle tissues. We hypothesised a diet shift between juveniles and adults from lower-trophic position prey toward higher-trophic position prey resembling the shift observed in populations inhabiting Patagonian lakes on the eastern site of the Andes. This shift, in turn, was expected to lead to trophic scaling traduced in a  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment.

Furthermore, we expected that populations inhabiting salmonid-free lakes will exhibit a more conspicuous change compared to populations from lakes that accommodated salmonids.

## **METHODS**

### *Study area*

The study was conducted in seven lakes in two trans-Andean river basins in western Patagonia (Puelo and Baker River basins; Figure 2.1). Both Puelo and Baker rivers drain to the Pacific Ocean. Main geographical, physical and ecological characteristics of analysed lakes are summarized in Table 2.1 Maldonado and Silvia lakes are relatively small, hydrologically unconnected to the river and salmonid-free. Furthermore, *P. trucha* is the only fish species present in these two lakes, and this fact allows us to study its trophic ecology in isolation for the first time. Five remaining lakes are relatively large, hydrologically connected with corresponding river system and invaded by salmonids. We classified these lakes into four classes of salmonid dominance following Habit et al. (2012). Other native fish species are also present in these lakes, mostly from the family Galaxiidae, with most frequent genus *Galaxias* present in all five lakes.

### *Fish sampling*

To minimise effects of seasonal variability on fish abundance, all sampling campaigns were conducted during austral summer (December-February) from 2007 to 2010. To capture the broadest range of fish sizes and cover all lacustrine habitats, different fishing gear were used. Large individuals were caught using 2 set of multi-mesh gillnets (10, 15, 20, 30, 50, 60, 70 and 120 mm bar mesh size). These nets were placed in the limnetic-littoral zone of each lake. Small individuals were caught by electrofishing in a broad range of littoral habitats (e.g. vegetated areas, submerged woody debris and boulders interstices along the shoreline). Each captured individual was anesthetized and measured (total length, TL, mm) as well as weighed (W, g). Subsequently, each fish was dissected, its stomach removed and preserved individually in 10% formalin for further analyses.

Catch per unit effort (CPUE) was calculated for gillnets as the number of fish caught per 150 m<sup>2</sup> net and soak time. For electrofishing, CPUE was calculated as the number of fish caught per sampling area and time. Furthermore, body condition of each

fish was estimated using condition factor ( $K$ ) calculated following the formula:  $K=100[W/TL^3]$  (Ricker, 1975).

#### *Diet and stable isotope analyses*

In stomach of each fish, the prey was identified and counted using a stereoscope and subsequently weighted with a 0.0001 g precision balance. Using this information, we estimated the index of relative importance (IRI; Pinkas et al., 1971) to characterize diet at population level in each lake. This index combines the numerical, gravimetric and frequency of occurrence measurements into one value.

For stable isotopes analyses, *in situ* sample from dorsal muscle was collected from each fish, stored in ethanol 90% and then dried at 60°C for 48 hours and grinded in the laboratory. All isotope samples were analyzed at UC Davis Stable Isotopes Facility, University of California (USA). Isotopic composition of each muscle sample was expressed as a proportion  $\delta^{15}\text{N} = ^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C} = ^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ . The ratio was calculated as following  $\delta X = 1000 [(R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}} - 1]$ , where  $X$  is the proportion in delta ( $\delta$ ) units relative to a standard, and  $R_{\text{sample}}$  and  $R_{\text{standard}}$  are the absolute isotopic proportions of the sample and the standard, respectively. The standard for carbon was fossil calcite (Pee Dee Belemnite of Vienna or VPDB) and the standard for nitrogen was atmospheric nitrogen. The ratios are expressed in parts per thousand (‰) (Ehleringer and Rundel 1989). In addition, we also collected a selection of potential prey such as macroinvertebrates and *Galaxias* sp. from Jeinimeni and Esmeralda lakes (Baker River basin). These were used to obtain their  $\delta^{15}\text{N}$  signature and hence their relative trophic positions and allowed to better understand potential contribution of particular prey items to the trophic scaling of *P. trucha*.

#### *Data analyses*

Juvenile fish (juveniles) were distinguished from older fish (adults) by evaluating length frequency distributions, which showed clear cut-off: "juveniles" <16 cm TL and "adults" >16 cm TL. This cut-off length is also intermediate value between prior reported size of maturity for *P. trucha* (10 and 25 cm TL; Ruiz, 1993 and Lopez Cazorla and Sidorkewicz, 2011, respectively). The condition of fish ( $K$ ) was compared between lakes using Kruskal-Wallis (K-W) test.

Based on diet analyses, we constructed a gravimetric matrix weighting each prey item by stomach (sample). These values were standardised by sample, to avoid fish size-mediated differences, and subsequently fourth root transformed, to down-weight the

influence of large sized prey and account for small prey as well. To test trophic differences between juveniles and adults we performed two-way crossed analyses of similarity (ANOSIM; Clarke et al., 2005), sizes nested within lakes, based on resemblances matrices of: 1) Bray-Curtis similarity index of gravimetric data, and 2) Euclidean Distance of stable isotopes signatures of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  (previously normalized). Non-metric multidimensional scaling analysis (nMDS) for diet and a scatterplot for stable isotope analysis were produced to visualize trophic patterns between juveniles and adults and among lakes.

To further resolve trophic relationships among fish sizes and lakes we performed Cluster analyses (Group Average) based on resemblances matrices of Bray-Curtis dissimilarity for diet (gravimetric) and Euclidean Distance for stable isotopes. To obtain one comparable value for each size/lake raw data were pre-treated as following: 1) for gravimetric matrix, items were summed by Size/Lake combined factor and subsequently standardized to avoid fish size-mediated differences and fourth root transformed to down-weight the influence of large sized prey; 2) for stable isotopes,  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values were averaged by the same Size/Lake combined factor and then normalized. Finally, to determine which prey represented greatest contribution to distinguish the groups within clusters, we calculated similarity percentage (SIMPER; Clarke and Gorley 2005). All analyses were performed using PRIMER 6 (Clarke and Gorley 2005).

## RESULTS

*Percichthys trucha* were on average 10-fold less abundant in lakes from the Puelo river basin as compared to lakes from the Baker River basin (Figure 2.2). Mean condition factor ( $K$ ) was slightly higher in lakes from the Baker basin compared to Puelo Basin (Figure 2.2). The most significant difference was observed for the juveniles from Maldonado lake which had the mean condition factor approximately 40% lower compared to both juveniles and adults from all other lakes (K-W:  $\chi^2 = 81.62162$ , d.f. =9,  $n=252$ ,  $p < 0.0001$ ). Also, monospecific lakes harboured smaller individuals than multispecific lakes with total weight no more than 1 kg in monospecific lakes compared to 1.7 kg in multispecific lakes (Figure 2.3).

Stomach content of a total of 279 individuals was analysed (1 individual from Candelaria, 8 from Maldonado and 25 from Esmeralda lake were lost during Chile's

earthquake in 2010), 26 of which had empty stomachs and were therefore excluded from the results. Table 2.2 summarizes numbers of individuals used for stomach content as well as carbon and nitrogen isotopic ratios for each lake.

### *Diet characterisation*

We found a broad range of prey items (N=37) in stomachs of analysed fish including zooplankton, macroinvertebrates, fish as well as terrestrial organisms (Appendix A). Zoobenthic organisms were the most represented group in the diet of all individuals (see Appendix B). In particular, higher scores of *I*RI were achieved by detritivores such as Diptera and Amphipoda among juveniles from multispecific lakes (Figure 2.4). Also Odonata and Ephemeroptera showed high *I*RI values. Relatively higher trophic level items (Table 2.3) become more important in diet of adults of *P. trucha* such as nymphs of Odonata (carnivorous) and fish (*Galaxias* sp.). Aeglidae (Decapoda) were important in the diet of adults from Candelaria lake and found only in this lake. On the contrary, in Maldonado lake (monospecific) Diptera were predominant prey for both juveniles and adults, whereas zooplankton and Trichoptera were secondarily predated upon. Adults from Silvia lake, also monospecific, exhibited similar diet preferences as juveniles from Maldonado (Diptera predominant and Zooplankton secondarily). Piscivory (over *Galaxias* sp.) was registered only for adult stages, and cannibalism only once (one stomach) in Maldonado lake (Figure 2.4).

### *Ontogenetic trophic shift and relationships among lakes*

There were differences between juveniles and adults (ANOSIM, R statistic=0.34, p=0.1%) and among lakes (ANOSIM, R statistic=0.511, p=0.1%) based on gravimetric data of diet composition (Figure 2.5). Consistently, stable isotope signatures resembled the above differences between juveniles and adults (ANOSIM, R statistic=0.514, p=0.1%) and among lakes (ANOSIM, R statistic=0.693, p=0.1%) (Figure 2.6). Relationships resulting from Cluster analysis based on gravimetric data of diet revealed four groups at 50% of similarity (Figure 2.7A), grouping juveniles and adults from multispecies lakes (group *a* and *b* respectively), juveniles with adults from monospecific lakes (group *c*). Adults from Candelaria Lake formed a separate group *d*.

The diet of juveniles significantly differed from the diet of adults in multispecies lakes due to higher relative importance of Amphipoda and Ephemeroptera for the juveniles and more occurrence of *Galaxias* sp. in the stomachs of adults (Table 2.4). Furthermore adult fish from monospecific lakes significantly differed from adults from multispecies lakes due to higher importance of Diptera and zooplankton in their diet as well as absence of *Galaxias* sp. and low occurrence of Odonata. Finally, Aeglidae (Decapoda) contributed to differentiate the adults from Candelaria lake from all others groups.

Trophic relationships based on stable isotope signatures also clustered juveniles and adults in two separated clusters (Figure 2.7B), with the exception of adults from the Maldonado lake that clustered together with juveniles from other lakes. This clustering reflects low values of both  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  signatures of adults from Maldonado lake in relation to adults from other lakes (Table 2.5). Adults from Candelaria lake formed a separate cluster different from all other clusters due to particularly low average values of  $\delta^{13}\text{C}$  (Table 2.5).

## DISCUSSION

Trophic ecology of *P. trucha* has been shown to have a strong effects on lake ecological functioning in lakes of eastern Patagonia (Macchi et al., 1999, 2007; Juncos et al., 2013), as its predator pressure strongly affects ecology of co-inhabiting fish-prey species (Milano et al., 2002, 2006). In western Patagonian lakes, diet and stable isotopic analyses revealed an ontogenetic trophic scaling of *P. trucha*. Consistently to previous studies, this trophic shift is characterized by changes in diet from juveniles (< 16 cm TL) preying on lower trophic position organisms, such as Diptera larvae, Amphipoda and Trichoptera, toward higher ones such as Odonata nymphs and fish, as they increase in body size (>16 cm TL), leading to an increase in their  $\delta^{15}\text{N}$  signature. Furthermore, piscivory in western lakes was registered exclusively in adult stages, contrasting to eastern populations which predate on *Galaxias* sp. also during juvenile stages (Macchi et al., 1999).

### *Trophic ecology of P. trucha in isolation*

Contrary to what was expected, ontogenetic scaling in trophic niche was not detected in monospecific isolated populations of *P. trucha*, where both juveniles and adults fed on low

trophic level prey (Diptera larvae). Despite relatively high density of juveniles (high CPUE within a small lake) as potential prey, cannibalism was almost inexistent (only 1 of 115 individuals analysed). This suggests that adults of *P. trucha* do not recognise conspecific juveniles as potential prey. This finding is contrasting with recent studies from other monospecific lake in Patagonia inhabited by galaxiid *G. platei* (Thompson lake, Aysen River Basin), where rapid ontogenetic trophic scaling was found in early developmental stages due to cannibalism (Belk et al., 2013). Populations of *P. trucha* inhabiting these small lakes (Silvia and Maldonado) seem to represent a different dynamic, more similar to stunted populations (*sensu* Ylikarjula et al., 1999). In these lakes, non-cannibalistic habits can lead to an overpopulation through low death rate at early stages, resulting in a high pressure of competition in a limited-resource ecosystem causing a "trophic bottleneck" (Aday and Graeb, 2012). Our results revealed much higher fish population density in monospecific lakes and stunted body sizes compared to those inhabiting multispecific lakes. This "overcrowding" condition (density-dependent) may lead to the observed small body size (Tomcko and Pierce, 2005) and caused these populations to function as stunted-like population. Stunted population are those in which the average size of adults is substantially smaller than that of conspecifics in similar populations (Aday, 2008) and have some distinguishing ecological features as: slower growth rate, convergence of age-classes towards a similar size at earlier ages, a shorter life-span and an earlier age at maturity (Aday and Graeb, 2012). Adults characteristics (lower mean of  $\delta^{15}\text{N}$  than juveniles) of Maldonado lake suggest they are nutritional biased individuals. This could be a result of consuming low trophic height prey (Diptera larvae). Consequently, observed lower condition factor (*K*) of juveniles, might be consequence of the lack of trophic scaling by adults (reproductive individuals). Several populations of *Perca flavescens* (yellow perch) inhabiting ponds and small impoundments in North America have been well studied in their stunted ecology (Heath and Roff, 1987; Guy and Willis, 1991; Ridgway and Chapleau, 1994; Heath and Roff, 1996; Jansen, 1996). Therefore, considering trophic ecology and size distributions of monospecific populations in Silvia and Maldonado lakes, we postulate they are stunted populations of *P. trucha*. Age and growth, and gonad development studies would confirm this hypothesis.

#### *Effects of salmonid invasion in Patagonia on trophic ecology of P. trucha*

Negative impacts of invasive salmonids are driven mainly through trophic interference (predation and/or competition) upon native fish fauna (Simon and Townsend,



2003). Similarly to eastern populations we did not observe predatory behaviour of *P. trucha* over juvenile salmonids (Macchi et al., 1999). Therefore reciprocal piscivory between salmonids and *P. trucha* seems unlikely also in western populations. Indirect negative impacts, as a result of consumption of the same food resources, seem to predominate between *P. trucha* and salmonids. One remarkable possible effect of this interaction is the change from its natural trophic niche toward less nutritious resources (Bøhn et al., 2008; Sih et al., 2010). Consequently, nutritional biased reproductive individuals could potentially affect offspring fitness (Donelson et al., 2008) and therefore, diminish its survival in early stages (Einum and Fleming, 2000).

We expected biased trophic height achieved by larger individuals of *P. trucha* in salmonid dominated lakes as salmonids are far more efficient predators compared to *P. trucha* (Macchi et al., 1999, 2007; Juncos et al., 2013) and competition for valuable trophic resources as *Galaxias* sp. might truncate natural trophic scaling. This was reported for cannibalistic native species *G. platei* in western Patagonia, where high abundance of invasive salmonids tends to prevent its ontogenetic trophic scaling, probably due to limitation of prey availability (Correa et al., 2012). Predation over alternative high-quality prey, however, as functional response of natives against salmonid invasion is also likely. Juncos et al. (2013) suggested that *Samastacus* sp. (Decapoda) is a "key prey" for eastern *P. trucha* populations, allowing its coexistence with salmonids in lakes. Here, we found that consumption of alternative  $\delta^{15}\text{N}$ -enriched prey as carnivorous Odonata nymphs seems to be fundamental to support trophic scaling in *P. trucha* in western populations. Dragonflies nymphs prey over other aquatic invertebrates as well as tadpoles and small fish (Von Ellenrieder and Garrison, 2009). Therefore, they occupy a high trophic position in lacustrine food webs reflected also by their higher nutritional value and  $\delta^{15}\text{N}$  compared to others benthic organisms (Ciancio and Pascual, 2006). These characteristics combined with their high abundances confer to dragonflies as potential key element for food web resilience against salmonid invasion in studied lakes. Therefore they potentially mitigate the truncation of trophic scaling by *P. trucha* in response to salmonids. Further challenges arise under the climate change scenarios. Recent studies have provided new insights that water temperature play an important role in ecological interactions between salmonids and *P. trucha* (Aigo et al., 2014). Higher epilimnetic water temperature can promote abundance of *P. trucha* over salmonids, due to their higher thermal tolerances and preferences, making final outcome of this interaction even more complex under a global warming scenario.

### *Conclusions and conservation implications*

Piscivory is the most effective trophic interaction regarding energetic and nutritional incomes for an aquatic predator, and our results indicate that native galaxiids (*Galaxias* sp.) available as prey, are primary trigger of trophic scaling of *P. trucha* populations in Patagonian lakes. Despite these two native fish species cohabit in many lacustrine ecosystems belonging to Puelo and Baker river basins (Habit et al., 2012), no uninvaded lake with the presence of the two species was found, and therefore, an incomplete “natural experiment” was evidenced. This also reflects that salmonid-free lakes are scarce and unique ecosystems in Patagonia and their protection against invasion is urgent for Chilean public policies.

### **Acknowledgments**

We would like to acknowledge Catterina Sobenes for her contribution to stable isotopes analyses of macroinvertebrates and *Galaxias platei* from Jeinimeni and Esmeralda lake. We thank Jorge González, Waldo San Martín, Roberto Cifuentes, Néstor Ortiz, Jesús Yáñez and Katherine Solis for their assistance during fieldwork. This research was funded by Fondo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico (FONDECYT, EH grant 1080082). JO-S also thanks to Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, Gobierno de Chile (CONICYT) for his doctoral scholarship.

## References

- Aday, D., 2008. Exploring stunted body size: where have we been, what do we know, and where do we go?, in: Allen, M., Sammons, S., Maceina, M. J. (Eds.), Balancing fisheries management and water uses for impounded river systems. American Fisheries Society, Symposium 62, Bethesda, Maryland, pp. 349-367
- Aday, D., Graeb, B., 2012. Stunted Fish in Small Impoundments: an Overview and Management Perspective Small Impoundment Management in North America, in Neal, J.W. & Willis, D.W. (Eds.), Small Impoundment Management in North America. American Fisheries Society, Bethesda (Maryland), pp. 1-18
- Aigo, J., Latucca, M., Cussac, V., 2014. Susceptibility of native perca (*Percichthys trucha*) and exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) to high temperature in Patagonia: different physiological traits and distinctive responses. *Hydrobiologia*. 736,73–82.
- Amundsen, P., Gabler, H. & Staldvik, F., 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data- modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*. 48, 607-614.
- Arismendi, I., Soto, D., Penaluna, B., Leal, C.J., León, J., 2009. Aquaculture, non-native salmonid invasions and associated declines of native fishes in Northern Patagonian lakes. *Freshwater Biology*. 54,1135-1147.
- Barriga, J.P., Battini, M.A., Macchi, P.J., Milano, D., Cussac, V.E., 2002. Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces: Galaxiidae) in a lake in the South American Andes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 36, 345-359.
- Belk, M., Habit, E., Ortiz-Sandoval, J.J., Sobenes, C., Combs, E., 2013. Ecology of *Galaxias platei* in a depauperate lake. *Ecology of Freshwater Fish*. doi: 10.1111/eff.12114.
- Bøhn, T., Amundsen P.-A., Sparrow, A., 2008. Competitive exclusion after invasion?. *Biological Invasions*. 10, 359-368.

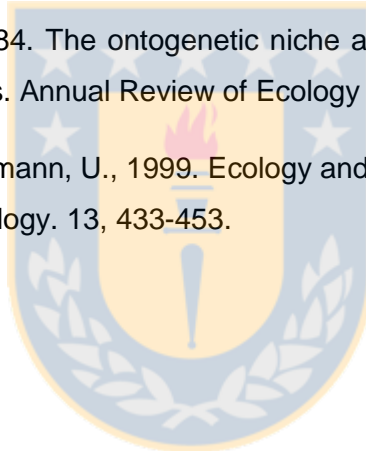
- Ciancio, J., Pascual, M., 2006. Energy density of freshwater organisms in Patagonia. *Ecología Austral*. 16, 91-94.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2005. PRIMER v.6: user manual/tutorial. PRIMER-E Ltda, Plymouth, UK.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., Somerfield, P.J., Gorley, R.N., 2005. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 3rd edn. PRIMER-E Ltda, Plymouth, UK.
- Correa, C., Bravo, A.P., Hendry, A.P., 2012. Reciprocal trophic niche shifts in native and invasive fish: salmonids and galaxiids in Patagonian lakes. *Freshwater Biology*. 57, 1769-1781.
- Donelson, J., McCormick, M., Munday, P., 2008. Parental condition affects early life-history of a coral reef fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 360, 109–116.
- Dyer, B., 2000., Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos*. 19, 77-98.
- Ehleringer, J. R., Rundel, P. W., 1989. Stable isotope history, units and instrumentation, in: Rundel, P. W., Ehleringer, J. R., Nagy, K. A. (Eds.), *Stable Isotopes in Ecological Research*. Springer Verlag, New York, pp. 1–15.
- Einum, S., Fleming I., 2000. Highly fecund mothers sacrifice offspring survival to maximize fitness. *Nature*. 405, 465-466.
- Guy, C., Willis, D., 1991. Evaluation of largemouth bass-yellow perch communities in small South Dakota impoundments. *North American Journal of Fisheries Management*. 11, 43-49.
- Habit, E., Victoriano, P., 2012. Composición, origen y valor de conservación de la Ictiofauna del Río San Pedro (Cuenca del Río Valdivia, Chile). *Gayana*. 76, 10-23.
- Habit, E., González, J., Ruzzante, D., Walde. S., 2012. Native and introduced fish species richness in Chilean Patagonian lakes: inferences on invasion mechanisms using salmonid-free lakes. *Diversity and Distributions*. 18, 1153-1165.

- Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D., Walde, S., Belk, M., Cussac, V., Gonzalez, J., Colin, N., 2010. Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography*. 19, 697–710.
- Heath, D., Roff, D., 1987. Test of genetic differentiation in growth of stunted and nonstunted populations of yellow perch and pumpkinseed. *Transactions of the American Fisheries Society*. 116, 98-102.
- Heath, D., Roff, D., 1996. The role of trophic bottlenecks in stunting: a field test of an allocation model of growth and reproduction in yellow perch, *Perca flavescens*. *Environmental Biology of Fishes*. 45, 53-63.
- Jansen, W., 1996. Plasticity in maturity and fecundity of yellow perch, *Perca flavescens* (Mitchill): comparisons of stunted and normal growing populations. *Annales Zoologici Fennici*. 33, 403-415.
- Juncos, R., Beauchamp, D., Vigliano, P., 2013. Modeling Prey Consumption by Native and Nonnative Piscivorous Fishes: Implications for Competition and Impacts on Shared Prey in an Ultraoligotrophic Lake in Patagonia. *Transactions of the American Fisheries Society*. 142, 268-281.
- López Cazorla, A., Sidorkewicz, N., 2011. Age, growth and reproduction in creole perch (*Percichthys trucha*) in the Negro River, Argentinean Patagonia. *Journal of Applied Ichthyology*. 27, 30-38.
- Macchi, P. J., Cussac, V., Alonso, M., Denegri, M., 1999. Predation relationships between salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in northern Patagonia. *Ecology of Freshwater Fish*. 8, 227-236.
- Macchi, P.J., Pascual, M.A., Vigliano, P.H., 2007. Differential piscivory of the native *Percichthys trucha* and exotic salmonids upon the native forage fish *Galaxias maculatus* in Patagonian Andean lakes. *Limnologica*. 37,76–87.
- 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.

- Milano, D., Cussac, V., Macchi, P.J., Ruzzante, D., Alonso, M., Vigliano, P., Denegri, M., 2002. Predator associated morphology in *Galaxias platei* in Patagonian lakes. *Journal of Fish Biology*. 61,138-156.
- Milano, D., Ruzzante, D.E., Cussac, V.E., Macchi, P.J., Ferriz, R.A., Barriga, J. P., Aigo, J. C., Lattuca, M.E., Walde, S.J., 2006. Latitudinal and ecological correlates of morphological variation in *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society*. 87, 69-82.
- Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A., Marschall, E. A., 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual-framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 45,1657-1670.
- Montoya, G., Jara, A., Solis-Lufí, K., Colin, N., Habit., E., 2012. First stages of the life cycle in native fish from the San Pedro River (Valdivia River Basin, Chile). *Gayana*. 76, 86-100.
- Pascual, M., Ciancio, J., 2007. Introduced anadromous salmonids in Patagonia: risks, uses, and a conservation paradox, in: Bert, T.M. (Ed.), *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities*. Springer, New York City, pp. 1-18.
- Pascual, M., Macchi, P., Urbanski, J., Marcos, F., Riva Rossi, C., Novara, M., Dell'Arciprete, P., 2002. Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence-absence data. *Biological Invasions*. 4, 101–113.
- Pinkas, L., Oliphant, M., Iverson, I., 1971. Food habits of albacore, Bluefin tuna and Bonito in California waters. State of California The Resources Agency Department of Fish and Game. 152, 1-105.
- Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83, 703–718.
- Post, D.M., 2003. Individual variation in the timing of ontogenetic niche shifts in largemouth bass. *Ecology*. 84, 1298–1310.
- Ricker, W., 1975. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 191, 1-382

- Ridgway, L., Chapleau, F., 1994. Study of a stunted population of yellow perch (*Perca flavescens*) in a monospecific lake in Gatineau Park, Quebec. *Canadian Journal of Zoology*. 72, 1576-1582.
- Ruiz, V., 1993. Ictiofauna del río Andalién (Concepción, Chile). *Gayana*. 57, 109-284.
- Ruzzante, D., Walde, S., Cussac, V., Macchi, P., Alonso, M., Battini, M., 2003. Resource polymorphism in a Patagonian fish *Percichthys trucha* (Percichthyidae): phenotypic evidence for interlake pattern variation. *Biological Journal Linnean Society*. 78, 497–515.
- Ruzzante, D., Walde, S., Cussac, V., Dalebout, M., Seibert, J., Ortubay, S., Habit, E., 2006. Phylogeography of the Percichthyidae (Pisces) in Patagonia: roles of orogeny, glaciation, and volcanism. *Molecular Ecology*. 15, 2949-2968.
- Ruzzante, D.E., Walde, S.J., Gosse, J.C., Cussac, V.E., Habit, E., Zemlak, T.S., Adams, E.D., 2008. Climate control on ancestral population dynamics: insight from patagonian fish phylogeography. *Molecular Ecology*. 17, 2234-2244.
- Ruzzante, D., Walde, S., Macchi, P., Alonso, A., Barriga, J., 2011. Phylogeography and phenotypic diversification in the Patagonian fish *Percichthys trucha*: the roles of Quaternary glacial cycles and natural selection. *Biological Journal Linnean Society*. 103, 514-529.
- Sih, A., Bolnick, D., Luttbeg, B., Orrock, J., Peacor, S., Pintor, L., Preisser, E., Rehage, J., Vonesh, J., 2010. Predator–prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos*. 119, 610-621.
- Simon, K.S., Townsend, C.R., 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology*. 48, 982–994.
- Soto, D., Arismendi, I., Gonzalez, J., Sanzana, J., Jara, F., Jara, C., Guzman, E., Lara, A., 2006. Sur de Chile, país de truchas y salmones: patrones de invasión y amenazas para las especies nativas. *Revista Chilena de Historia Natural*. 79, 97-117.

- Tomcko, C., Pierce, R., 2005. Bluegill recruitment, growth, population size structure, and associated factors in Minnesota lakes. *North American Journal of Fisheries Management*. 25, 171-179.
- Turner, K.J., Fogwill, C.J., McCulloch, R.D., Sugden, D.E., 2005. Deglaciation of the eastern flank of the North Patagonian Icefield and associated continental-scale lake diversions. *Geographrafiska Annaler*. 87, 363–374.
- Vander Zanden, M., Casselman, J., Rasmussen., J., 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*. 401, 464-467.
- Von Ellenrieder, N., Garrison, R., 2009. Odonata, in: Dominguez, E., Fernández, H. (Eds.), *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos, Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina, pp. 95-143.
- Werner, E.E, Gilliam, J.F., 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 15, 393-425.
- Ylikarjula, J., Heino, M., Dieckmann, U., 1999. Ecology and adaptation of stunted growth in fish. *Evolutionary Ecology*. 13, 433-453.





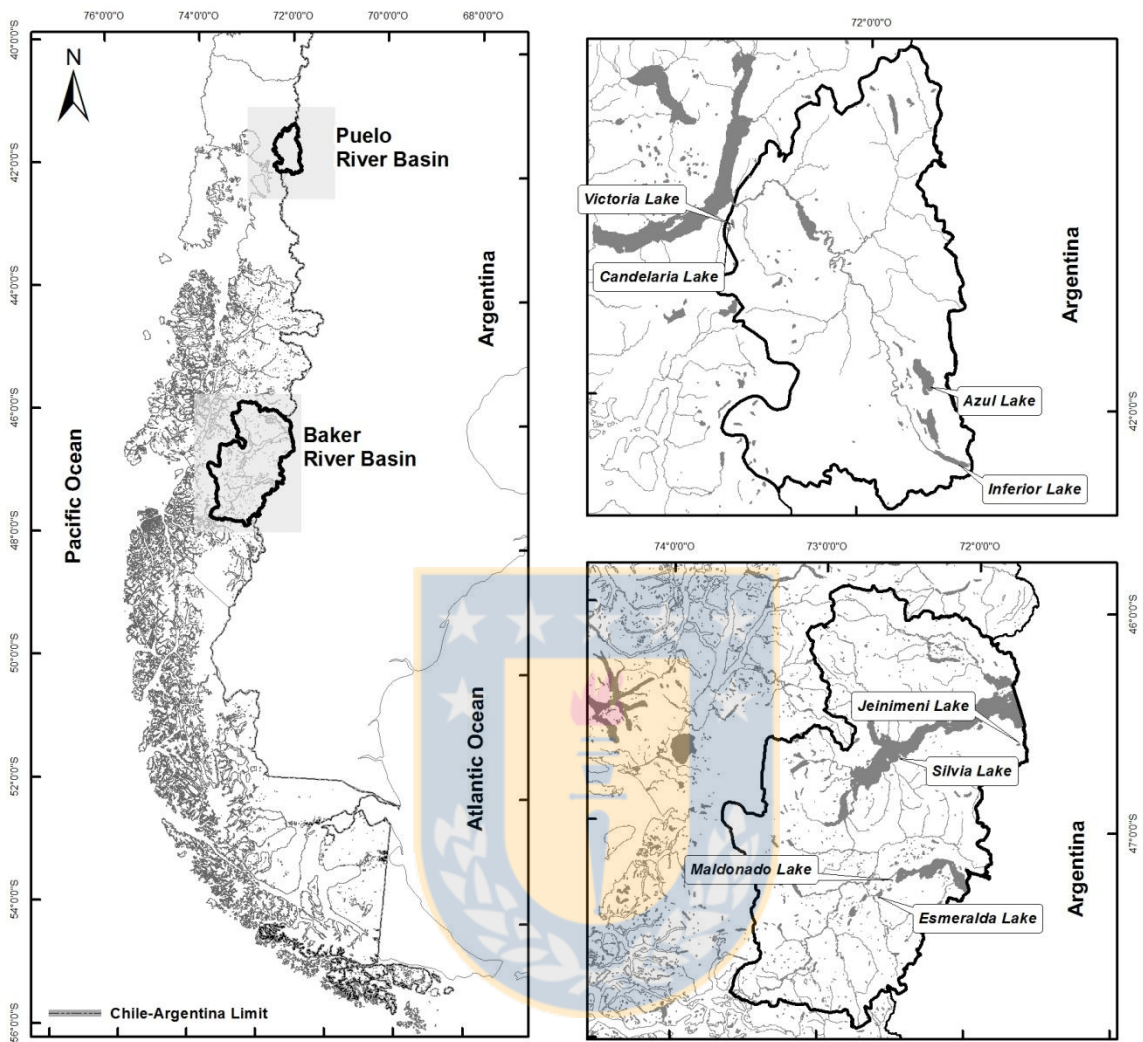


Figure 2.1. Map of study site.

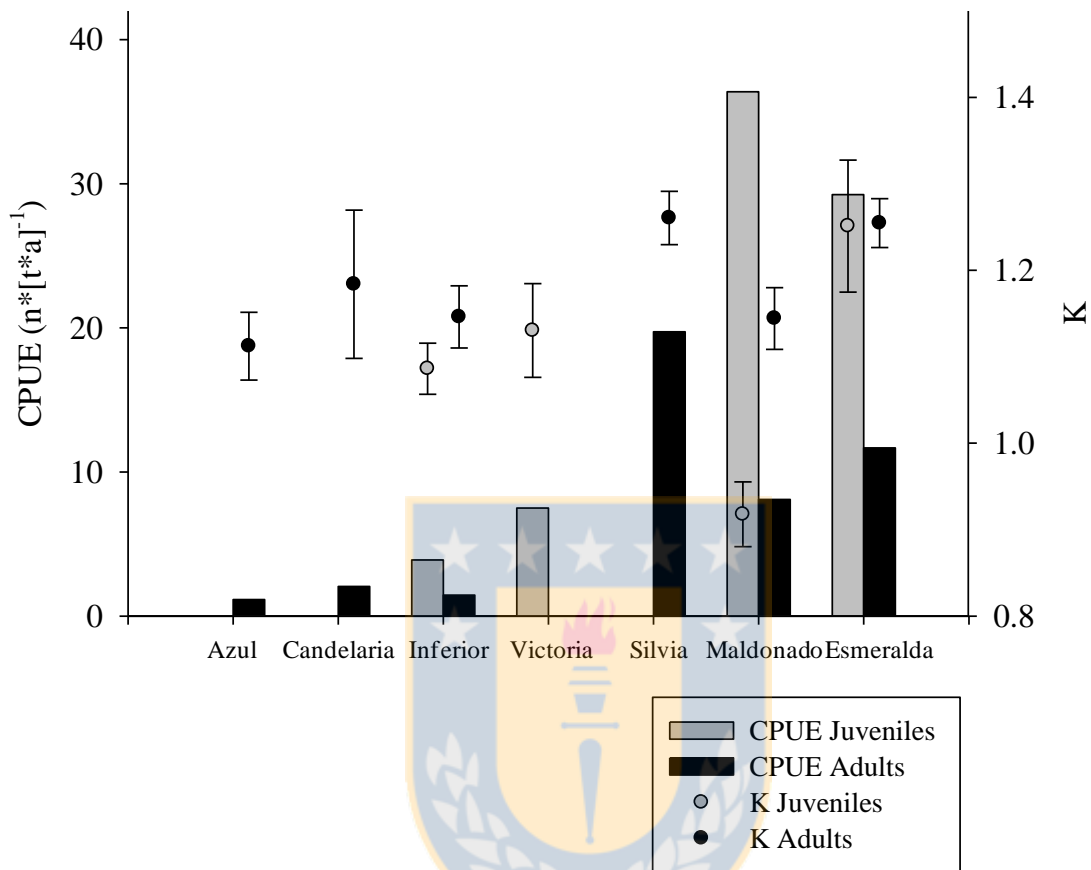


Figure 2.2. Catch per unit of effort (CPUE), expressed as number of fish caught (n) per unit of time (t) and area (a), and fish condition (K), of juveniles and adults by lake.

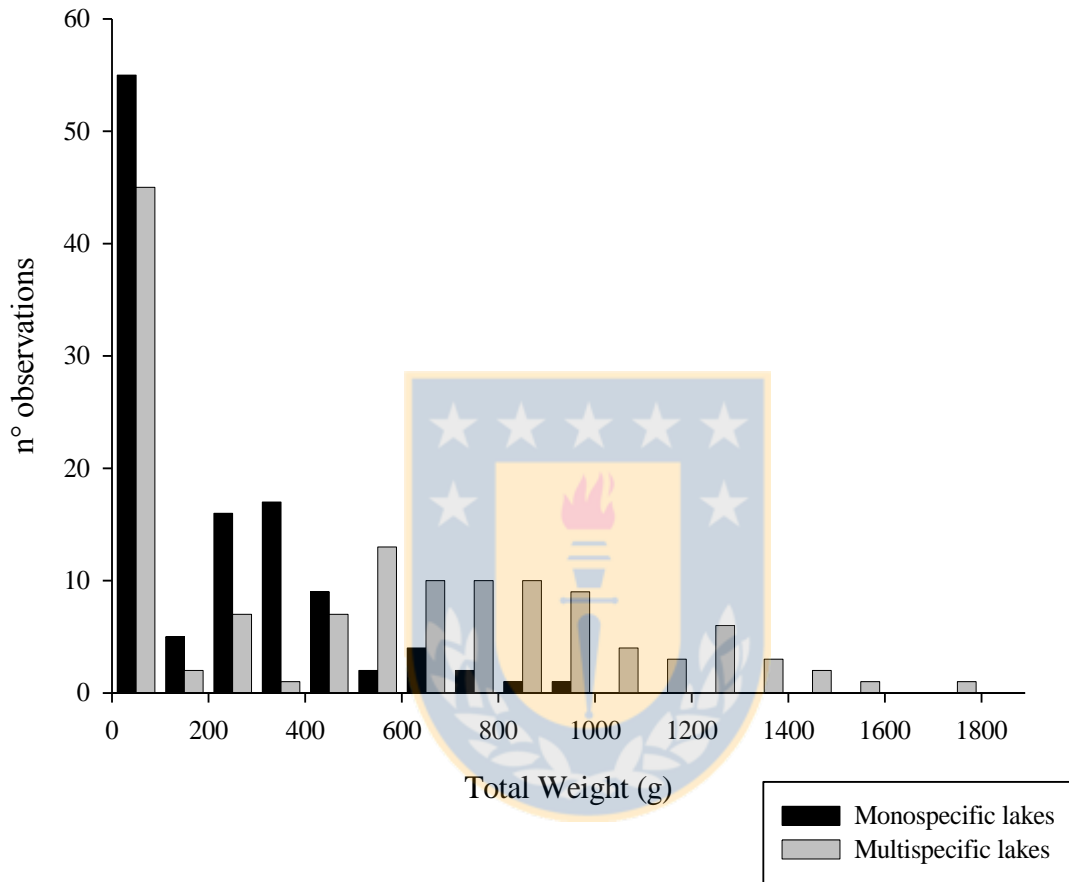


Figure 2.3. Frequency of weight range (g) observed in individuals from monospecific and multispecific lakes.

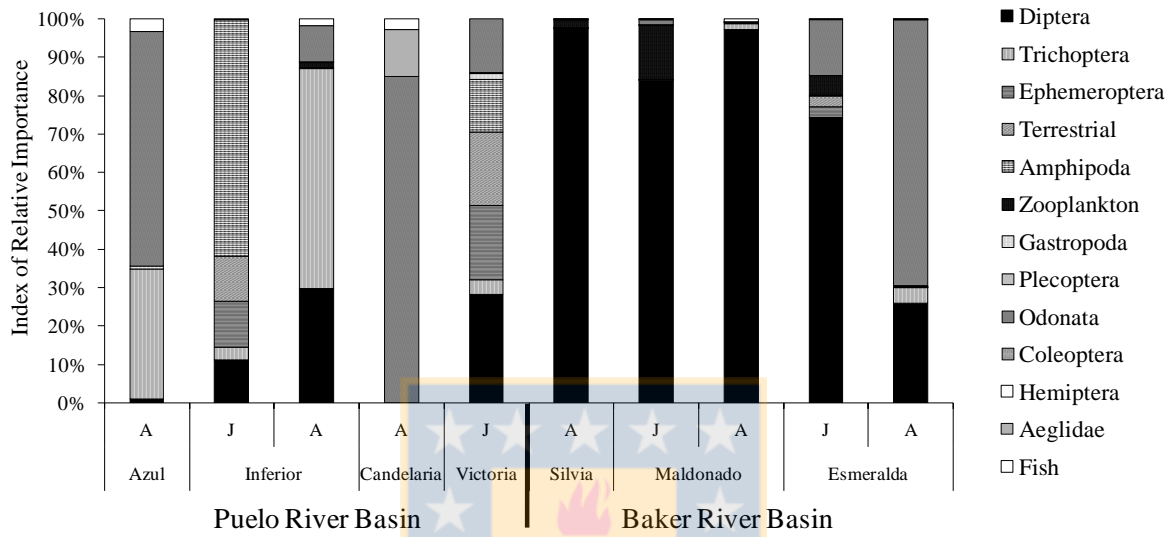


Figure 2.4. Index of Relative Importance (IRI) of juveniles and adults standardized by lake. J= Juveniles; A=Adults.

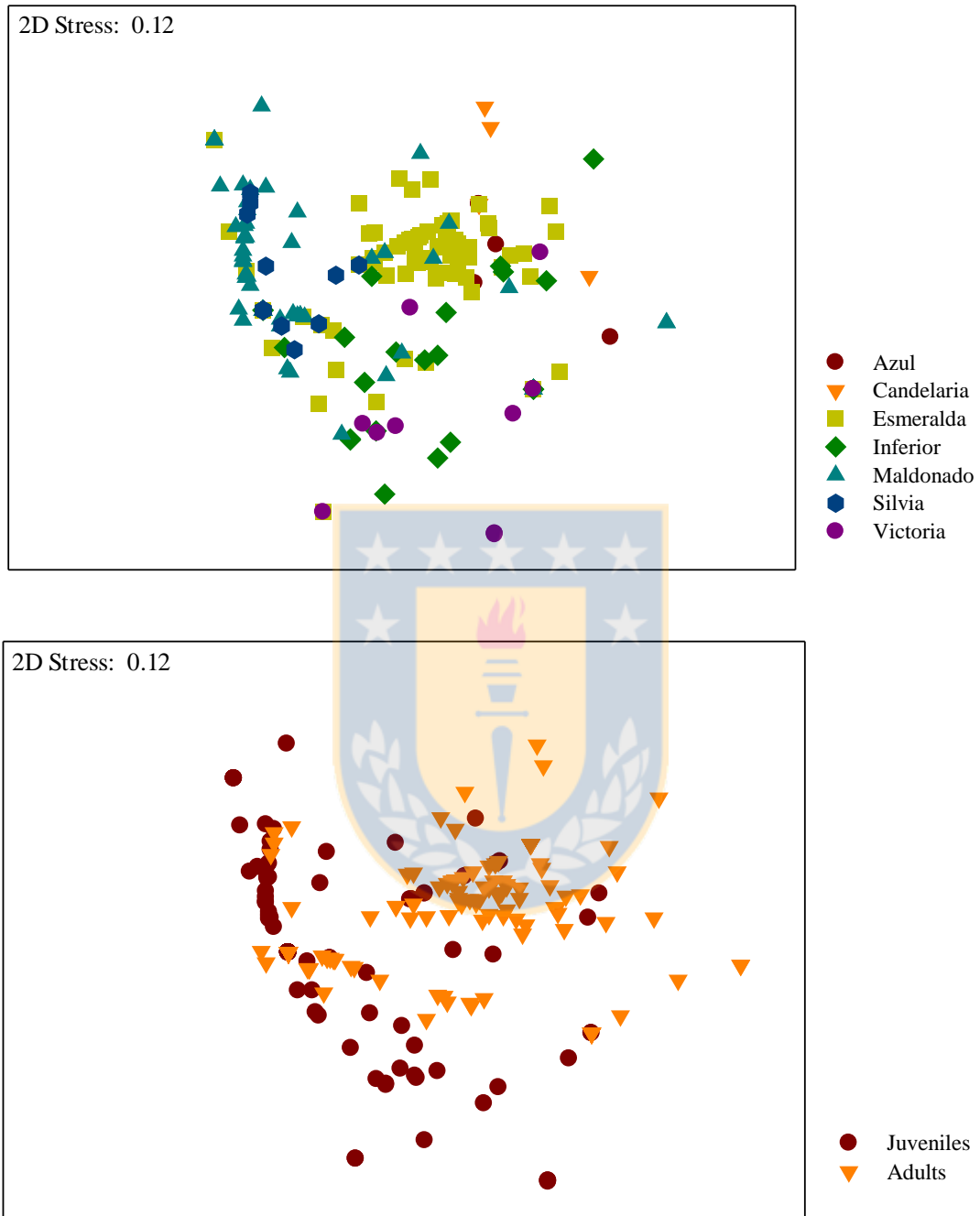


Figure 2.5. Non-parametric multi-dimensional scaling (nMDS) of all individuals analyzed based on gravimetric data of diet (using Bray-Curtis similarity index). Upper diagram display “Lake” factor, and lower diagram display “Stage Category” factor.

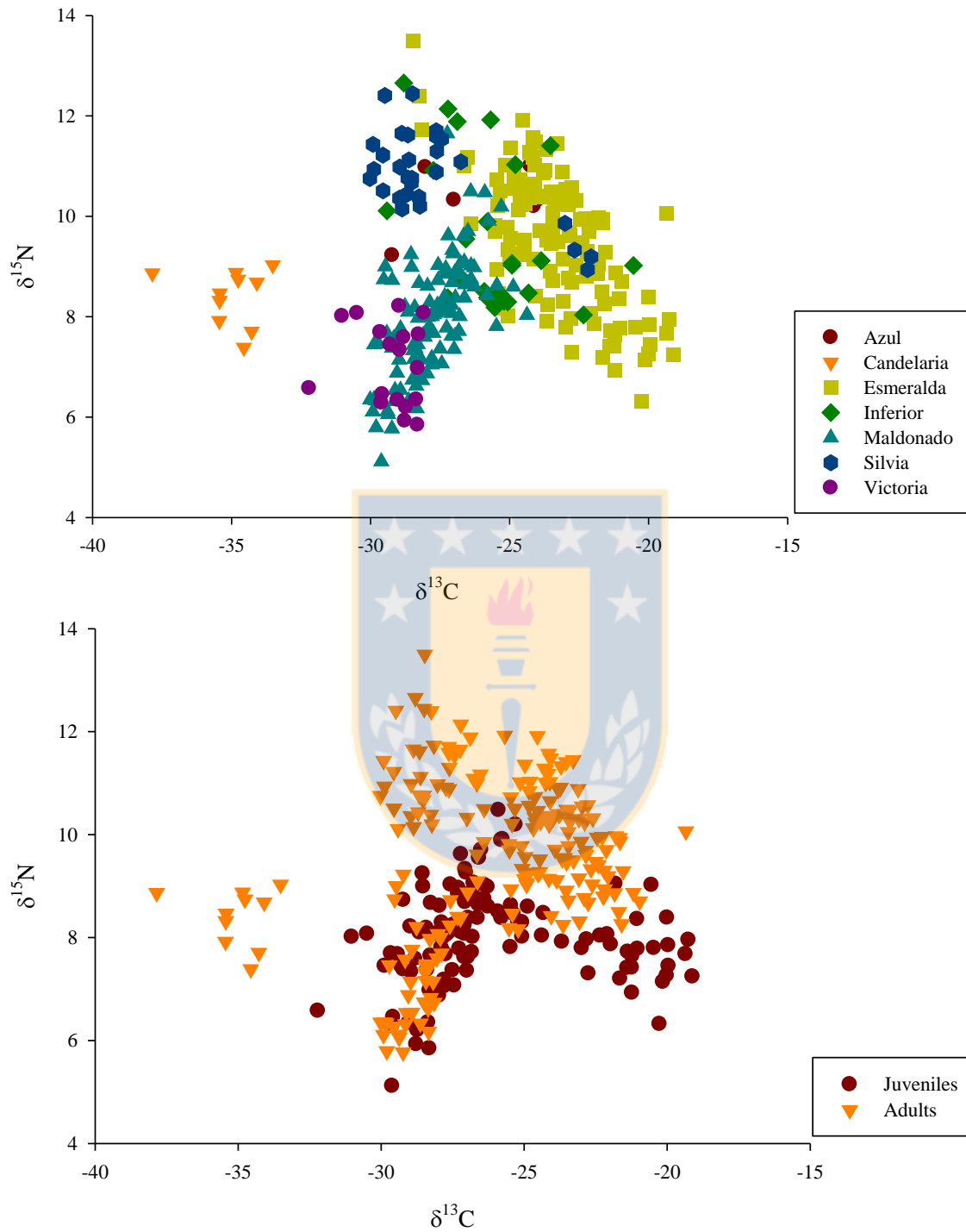


Figure 2.6. Scatterplots of all individuals analyzed based in their stable isotopes signatures of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ . Upper diagram display “Lake” factor, and lower diagram display “Stage Category” factor.

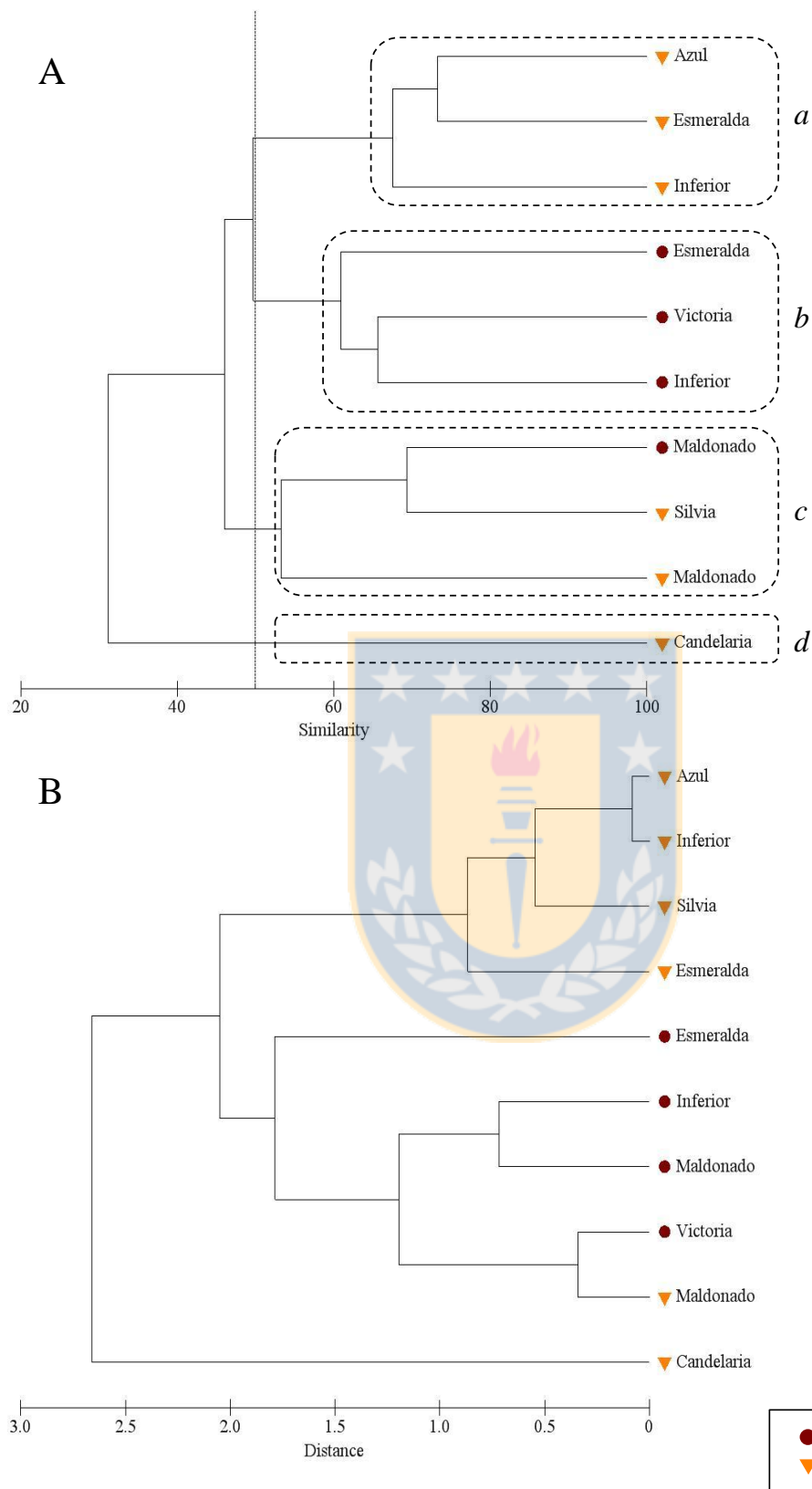


Figure 2.7. Cluster analysis of trophic relationships of *P. trucha* based on gravimetric data of diet (A) and stable isotope signature (B).

Table 2.1. Main physical, geographic and ecological features of studied lakes. Native species: Pt, *Percichthys trucha*; Gp, *Galaxias platei*; Gm, *Galaxias maculatus*; At, *Aplocheilichthys taeniatus*; Hm, *Hatcheria macraei*; Oh, *Odontesthes hatcheri*. Introduced species: St, *Salmo trutta*; Om, *Oncorhynchus mykiss*; Ok, *Oncorhynchus kisutch*; Ot, *Oncorhynchus tshawytscha*; Sf, *Salvelinus fontinalis*.

Latitude	Basin	Lake	Surface Area (km <sup>2</sup> )	Altitude (m.a.s.l)	Annual Mean Temperature (°C)	Annual precipitation (mm)	Transparency	Native Species	Introduced Species	Salmonid dominance
41°	Puelo	Azul	13.6	217	8.4	2665	High	Gp,Pt	St,Om	2
		Candelaria	1	48	8.7	3464	High	Gm,Pt	St,Om	3
		Victoria	1.2	79	8.7	3464	High	At,Gm,Gp,Pt	St,Om,Ok,Ot	3
		Inferior	5.6	189	7.2	3398	High	Gp,Pt	St,Om,Sf	3
46°	Baker	Silvia	0.5	272	7.1	703	Medium	Pt		0
47°		Maldonado	0.2	325	7.1	703	Medium	Pt		0
		Esmeralda	6.2	282	7.1	703	High	Gp,Oh,Pt, Hm	Om	1



Table 2.2. Number (*n*) and size range of all individuals studied with stomach content (w/cont.), empty stomachs and used for stable isotopes signatures (SI).

Basin	Lake	n w/cont.	n empty	n SI	Length (cm) min.-max.	Weight (g) min.-max.
Puelo	Azul	6	0	6	38.0 - 47.0	589.0 - 1203.0
	Candelaria	8	1	10	29.7 - 51.1	160.9 - 1726.8
	Victoria	12	6	18	4.0 - 12.1	0.8 - 18.3
	Inferior	22	2	24	3.4 - 43.5	0.4 - 979.3
Baker	Esmeralda	90	4	119	3.8 - 48.0	0.7 - 1528.2
	Maldonado	86	13	107	1.4 - 45.0	0.1 - 964.0
	Silvia	29	0	29	24.4 - 34.2	220.8 - 484.8

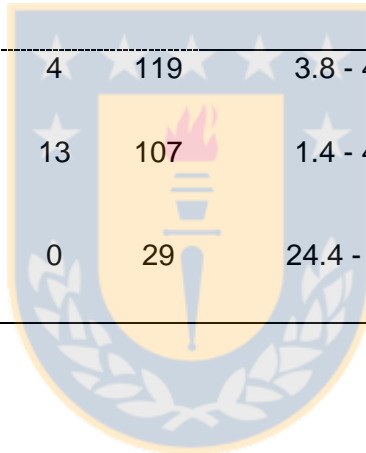


Table 2.3. Relative trophic height of different food items from two Patagonian lakes, based on their  $\delta^{15}\text{N}$  signature and feeding habits.

Lakes	Species	$\delta^{15}\text{N}$ value	Functional group	Ranked trophic level
Jeinimeni	Leptophlebiidae (Ephemeroptera)	2.79	Detritivorous/algae	1
	Chironomidae (Diptera)	3.13	Detritivorous	2
	<i>Hyaella</i> sp.	3.69	Detritivorous	3
	Anisoptera(Odonata)	8.14	Carnivorous	4
	<i>Galaxias platei</i> (n=5; 7.0-9.8 cm total length)	8.88±1.55	Carnivorous	5
Esmeralda	Leptophlebiidae (Ephemeroptera)	0.68	Detritivorous/algae	1
	<i>Chilina</i> sp.	1.00	Scraper	2
	<i>Hyaella</i> sp.	2.82	Detritivorous	3
	Anisoptera (Odonata)	5.70	Carnivorous	4
	<i>Galaxias platei</i> (n=30; 4.8-9.8 cm total length)	8.57±1.1	Carnivorous	5

Table 2.4. Similarity Percentage analysis (SIMPER) of trophic groups generated at 50% of similarity in Cluster analysis based on gravimetric data of diet. Bold values explain more than 90% of similarity (left columns) within groups and more than 50% of dissimilarity (right columns) between groups.

Items	Average weight of items in each 50% cluster group (standardized and fourth root transformed)			Average dissimilarity and percentage of contribution (%)		
	Group a	Group b	Group c	a versus b	b versus c	a versus c
	Avg. similarity =62.44	Avg. similarity =69.43	Avg. similarity =58.62	Avg. dissimilarity =50.31	Avg. dissimilarity =54.06	Avg. dissimilarity =53.86
Odonata	<b>2.33</b>	<b>2.85</b>	<b>1.45</b>	3.54 (7.03)	<b>7.52 (13.91)</b>	<b>5.57 (10.35)</b>
Ephemeroptera	<b>1.70</b>	0.09	0.00	<b>7.99 (15.87)</b>	-	<b>8.62 (16.00)</b>
Diptera	<b>1.62</b>	<b>1.24</b>	<b>2.62</b>	3.19 (6.34)	<b>7.35 (13.59)</b>	5.30 (9.84)
Amphipoda	<b>1.94</b>	0.29	0.00	<b>8.59 (17.07)</b>	2.04 (3.78)	<b>7.86 (14.58)</b>
Trichoptera	<b>0.99</b>	<b>1.69</b>	<b>0.72</b>	3.63 (7.22)	4.92 (9.09)	1.78 (3.31)
<i>Galaxias</i> sp.	0.00	<b>1.60</b>	0.00	<b>7.89 (15.69)</b>	<b>8.24 (15.24)</b>	-
Gastropoda	0.38	<b>0.94</b>	<b>0.62</b>	<b>3.72 (7.39)</b>	2.62 (4.85)	3.03 (5.62)
Zooplankton	0.30	0.45	<b>1.50</b>	2.59 (5.15)	<b>6.67 (12.33)</b>	<b>6.76 (12.56)</b>
Oligochaeta	0.00	0.60	0.00	2.87 (5.70)	2.99 (5.54)	-
Hirudinea	0.48	0.10	0.00	2.44 (4.85)	-	2.31 (4.30)
<i>P. trucha</i>	0.00	0.00	0.96	-	4.92 (9.11)	4.83 (8.98)
Coleoptera	0.00	0.18	0.34	-	1.75 (3.24)	-
Plecoptera	0.24	0.00	0.35	-	-	2.07 (3.84)
Isopoda	0.38	0.00	0.00	-	-	1.76 (3.26)

Table 2.5. Mean and standard error of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  signatures of juveniles (<16 cm TL) and adults (>16 cm TL) from studied lakes

Basin	Lake	Stage category	n	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
Puelo	Azul	Adults	6	10.34 ± 0.26	-26.10 ± 0.93
	Candelaria	Adults	10	8.39 ± 0.17	-35.01 ± 0.37
	Victoria	Juveniles	18	7.05 ± 0.19	-29.24 ± 0.25
	Inferior	Juveniles	11	8.69 ± 0.17	-24.86 ± 0.56
		Adults	13	10.44 ± 0.42	-26.19 ± 0.50
Baker	Silvia	Adults	29	10.83 ± 0.15	-27.77 ± 0.42
	Maldonado	Juveniles	62	8.29 ± 0.11	-27.28 ± 0.14
		Adults	45	7.44 ± 0.18	-28.55 ± 0.13
	Esmeralda	Juveniles	27	7.68 ± 0.10	-21.25 ± 0.27
		Adults	92	10.00 ± 0.10	-23.85 ± 0.16

Appendix A. List of items identified in stomachs of *Percichthys trucha* from Patagonian Lakes

Class/Order	Item	Life cycle status	Habitat
Diptera	Chironomidae	Larvae	Aquatic
Diptera	Ceratopogonidae	Larvae	Aquatic
Diptera	Tipulidae	Larvae	Aquatic
Diptera	Diptera	Pupa	Aquatic
Trichoptera	Trichoptera	Larvae	Aquatic
Trichoptera	Limmnephilidae	Larvae	Aquatic
Trichoptera	Leptoceridae	Larvae	Aquatic
Trichoptera	Glossosomatidae	Larvae	Aquatic
Trichoptera	Hydroptilidae	Larvae	Aquatic
Trichoptera	Ecnomidae	Larvae	Aquatic
Trichoptera	Hydrobiosidae	Larvae	Aquatic
Plecoptera	Plecoptera	Larvae	Aquatic
Ephemeroptera	Ephemeroptera	Larvae	Aquatic
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	Larvae	Aquatic
Ephemeroptera	Baetidae	Larvae	Aquatic
Ephemeroptera	Oniscigastridae	Larvae	Aquatic
Ephemeroptera	Ephemeroptera	Adult	Terrestrial
Odonata	Anisoptera	Nymph	Aquatic
Odonata	Zigoptera	Nymph	Aquatic
Coleoptera	Coleoptera	Larvae	Aquatic
Coleoptera	Dystiscidae	Larvae	Aquatic
Coleoptera	Coleoptera	Adult	Terrestrial

Hemiptera	Corixidae	Adult	Aquatic
Hemiptera	Hemiptera	Adult	Terrestrial
Amphipoda	<i>Hyalella</i> sp.	Adult	Aquatic
Isopoda	Isopoda	Adult	Aquatic
Cladocera	Cladocera	Adult	Aquatic
Copepoda	Copepoda	Adult	Aquatic
Decapoda	<i>Aegla</i> sp.	Adult	Aquatic
Oligochaeta	Oligochaeta	Adult	Aquatic
Hirudinea	Hirudinea	Adult	Aquatic
Actinopterygii	<i>P. trucha</i>	Juvenile	Aquatic
Actinopterygii	<i>Galaxias</i> sp.	Juvenile	Aquatic
Bivalvia	Bivalve	Juvenile	Aquatic
Gastropoda	<i>Chilina</i> sp.	Juvenile	Aquatic
Gastropoda	Lymnaeidae	Juvenile	Aquatic
Gastropoda	Gastropod	Juvenile	Terrestrial

---



Appendix B. Index of Relative Importance (IRI) of prey items by lake and stage of development of *Percichthys trucha* (n= number of individuals analyzed).

	Azul	Inferior		Candelaria	Victoria	Silvia	Maldonado		Esmeralda	
	Adults (n=6)	Juveniles (n=10)	Adults (n=12)	Adults (n=8)	Juveniles (n=12)	Adults (n=29)	Juveniles (n=50)	Adults (n=36)	Juveniles (n=24)	Adults (n=66)
Diptera	121.89	1734.01	3150.10	0	2133.19	16792.07	11917.75	11460.12	7712.35	3964.39
Trichoptera	4133.77	519.72	6145.56	0	283.89	1.52	3.21	169.99	47.04	646.26
Ephemeroptera	0	1851.26	0	0	1454.13	0	0	0	286.27	0.21
Terrestrial	0	85.50	0.85	23.21	186.41	0	0.42	0.08	40.84	54.49
Amphipoda	0	9592.29	0.80	0	1024.68	0.18	2.81	0	13.42	1.23
Zooplankton	0	0	151.86	0	0	421.16	2010.05	51.43	556.15	0
Gastropoda	104.85	0	0.88	0	121.39	9.073	0.10	17.23	0	54.65
Plecoptera	0	0	0	0	14.983	0	1.04	0	0	0
Odonata	7466.52	72.03	1002.90	10687.14	1068.82	2.69	232.27	8.88	1539.15	10662.80
Coleoptera	0	0	0	0	0	0	2.86	0.18	3.10	0.25
Hemiptera	0	0	0	0	0	0	0.31	0	0	0
Aegidae	0	0	0	1517.19	0	0	0	0	0	0
Fish	413.04	0	207.67	379.73	0	0	0	96.01	0	0.78

# DISCUSIÓN

El proceso de invasión puede ser visto como una serie de barreras o filtros que deben ser superados por los potenciales invasores (Colautti & MacIsaac 2004, Blackburn et al. 2011), influenciado por múltiples factores externos (ecosistemas receptores) e internos (atributos de las especies invasoras). La mayoría de los factores se dividen en tres categorías generales: el medio físico (adecuación medioambiental), la presión de dispersión/propágulos (a menudo relacionado con la actividad humana), y la comunidad existente (resistencia biótica), cada uno de los cuales puede limitar la invasión y por lo tanto influir en los patrones de riqueza y dominancia de especies invasoras (Levine 2000, Taylor & Irwin 2004, Fridley et al. 2007). En este sentido, Habit et al. (2012) demostraron que la comunidad de peces en lagos de la Patagonia ejerce poca o nula resistencia biótica a la invasión de salmónidos y que factores geográficos, como la conectividad del lago y la presencia de barreras naturales, son predictores clave en la invasión de salmónidos.

Esta tesis aporta un eslabón en el conocimiento sobre el proceso de invasión de salmónidos en Patagonia hasta ahora desconocido. Los resultados demuestran empíricamente que las poblaciones de peces ictiófagos nativos son vulnerables y afectadas directa (depredación) e indirectamente (solapamiento dietario, cambio de nicho trófico, disminución de posición trófica) por la ecología trófica de las truchas (altamente piscívoras). Esta alta vulnerabilidad es necesariamente transferida a niveles de organización ecológica superiores, como el mencionado en el párrafo anterior. Si bien las dos especies nativas estudiadas son depredadoras tope naturales en los lagos que habitan, los impactos de la coexistencia con salmónidos tiene implicancias distintas para las dos especies, lo que guarda relación directa con sus distintas biología. A continuación se realiza una discusión más profunda sobre estas diferencias y sus alcances.



## 1. Interferencia trófica de salmónidos sobre peces nativos ictiófagos

### Interferencia sobre la piscivoría

El cambio hacia la piscivoría en peces ictiófagos, tiene profundas implicancias en su ecología, principalmente porque es energética y nutricionalmente mucho más conveniente comparado con otros ítems alimentarios (Mittelbach & Persson 1998). Además, existe una relación directa y positiva entre el tamaño corporal, la piscivoría y el nivel trófico alcanzado (Burress et al. 2013, Post 2003), por lo que una disminución o limitación de este ítem en particular, es ecológicamente relevante de evaluar.

En el Capítulo 1, Sección 1.1, de esta tesis, se estableció que la ecología trófica de *G. platei* en ausencia de otras especies de peces (lago Thompson) presenta un marcado cambio ontogenético, desde larvas planctófagas a juveniles bentófagos y finalmente adultos exclusivamente piscívoros (canibalismo). Este cambio es consistente con un enriquecimiento significativo de  $\delta^{15}\text{N}$  a medida que aumenta el tamaño corporal. Luego, en el Capítulo 1, Sección 1.2, se demuestra que este cambio es consistente al incluir otras poblaciones provenientes de lagos no invadidos, observándose una escalada trófica comparativamente más rápida que aquellas poblaciones de lagos invadidos (tasa de cambio de  $\delta^{15}\text{N}$  a través de la talla). Además, *G. platei* alcanza un nivel trófico comparativamente mayor en sistemas monoespecíficos (media de  $\delta^{15}\text{N}$  de adultos), dado que los juveniles también son ictiófagos. Esta respuesta es similar a lo reportado previamente por Correa et al. (2012), quien señala que las poblaciones de *G. platei* coexistentes con salmónidos reducen su altura trófica. Uno de los resultados más relevantes de este trabajo es el hallazgo de la limitación de la piscivoría exclusivamente a tallas adultas en lagos invadidos. En condiciones de no invasión, *G. platei* puede presentar hábitos piscívoros caníbales desde tallas muy pequeños (8 cm LT), a diferencia de juveniles de lagos invadidos, donde sólo son bentófagos (Figura 2A). Además, los adultos tienden a ser menos piscívoros en lagos invadidos. Esta reducción en la piscivoría explica en parte los patrones sesgados de escalamiento trófico en poblaciones de *G. platei* en lagos invadidos encontrados por Correa et al. (2012) y en este trabajo.

Los hábitos alimentarios de *Percichthys trucha* o perca trucha han sido descritos en lagos de la Patagonia Argentina como bentófagos hacia ictiófagos (secundariamente), a medida que aumentan su tamaño corporal (Macchi et al. 1999, 2007). En contra de lo propuesto en nuestra hipótesis, en el capítulo 2 se demostró que en lagos donde *P.*

*trucha* es la única especie de pez, ésta no presenta una escalada trófica como *G. platei* (falta de aumento de la señal de  $\delta^{15}\text{N}$  a mayor tamaño), dada la ausencia de canibalismo. Las poblaciones en coexistencia con salmónidos en cambio, presentaron una escalada trófica desde juveniles hacia adultos, depredando sobre *Galaxias platei* principalmente (Figura 3). Los resultados indican por lo tanto, que la presencia de peces-presa del género *Galaxias* resulta clave en la expresión de la escalada trófica de *P. trucha*. A pesar que *Galaxias* sp. y *P. trucha* coexisten en muchos ecosistemas lacustres patagónicos pertenecientes a las cuencas de los ríos Puelo y Baker (Habit et al. 2012), no fue posible hallar lagos no invadidos con estas dos especies presentes, por lo que el "experimento natural" lamentablemente está incompleto. Una pregunta abierta aún es entonces, si la co-ocurrencia de *P. trucha* con salmónidos genera una interferencia que consecuentemente disminuya la expresión de su escalada trófica.

Al comparar los niveles de piscivoría de todas las especies en estudio en lagos invadidos, incluidas las truchas arcoiris *Oncorhynchus mykiss* y café *Salmo trutta*, resulta evidente que éstas últimas son significativamente más piscívoras que los adultos de las dos especies nativas (Figura 4). Como fue señalado en la Sección 1.2 del Capítulo 1, los adultos de *S. trutta* y los de *G. platei* provenientes de lagos no invadidos, exhiben niveles de piscivoría altos y muy similares. Por el contrario, en coexistencia, *G. platei* disminuye su nivel de piscivoría. Estos resultados permiten inferir que *S. trutta* ocupa en lagos invadidos la misma posición trófica que ocupaba *G. platei* previo a la invasión, desplazando a la especie nativa a un nivel trófico inferior en el lago.

En lagos invadidos, el nivel de piscivoría de las dos especies nativas estudiadas no muestra diferencias significativas (Figura 4), y tal como se dijo, no se cuenta con datos del nivel de piscivoría de *P. trucha* en ausencia de salmónidos. Sin embargo, considerando que *P. trucha* también presenta menor nivel de piscivoría que los salmónidos, es esperable que esté bajo el mismo efecto que *G. platei*, es decir, reduciendo su posición trófica relativa en el sistema.

En cuanto a los hábitos piscívoros de las dos truchas, *S. trutta* ha sido reportada como más piscívora que *O. mykiss* en ríos nordpatagónicos (Arismendi et al. 2012). Un patrón similar surge al comparar la trucha café con otros salmónidos en Norte América (McHugh et al. 2007, Sepulveda et al. 2009) y ecosistemas invadidos de Australasia (Crowl et al. 1992; Ebner et al. 2007). Sin embargo, nuestros resultados indican que en sistemas lacustres de la Patagonia este patrón es distinto. *Oncorhynchus mykiss* es significativamente más piscívora que *S. trutta* en los sistemas estudiados (Figura 4). Este

resultado es similar al reportado para lagos Patagónicos Argentinos (Macchi et al. 2007), donde se señala a *O. mykiss* como un eficiente depredador del galáxido nativo *Galaxias maculatus*, por sobre *S. trutta* y *Salvenilus fontinalis*. Una posible explicación a esta respuesta diferencial, sugerida por Arismendi et al. (2012), tiene relación con los niveles de taninos y transparencia de los ríos, lo que supondría una ventaja para *S. trutta* sobre *O. mykiss*, dada su mayor sensibilidad escotópica (Rader et al. 2007). Los lagos patagónicos estudiados, invadidos por salmónidos, se caracterizaron por una alta transparencia del agua, por lo que *O. mykiss* no estaría en desventaja frente a *S. trutta* como en los ríos estudiados por Arismendi et al. (2012).

Una reducción en la piscivoría puede limitar la tasa de crecimiento de los individuos de una población, así como disminuir el potencial reproductivo de los adultos, y de este modo, reducir la abundancia de las especies nativas (Jonsson et al. 1999, Post 2003, Vigliano et al. 2009, Britton et al. 2010). El estudio comparativo de estos aspectos de la historia de vida entregaría una visión completa sobre los efectos indirectos que la invasión de salmónidos produce sobre las poblaciones nativas. Con este afán, se realizó una comparación preliminar de las tasas de crecimiento de *G. platei* proveniente de un lago no invadido (lago Thompson) y otros lagos invadidos por truchas (lagos Risopatrón, Las Torres, Riesco; Figura 5). Efectivamente, se encontró que a la misma edad, los individuos que coexisten con salmónidos son significativamente más pequeños, lo que indica, preliminarmente, un claro efecto negativo de salmónidos sobre las tasas de crecimiento de *G. platei*. Además, tal como se evidencia en la misma figura, en los lagos invadidos, los ejemplares de mayor edad capturados correspondieron a individuos de 5 años.

### **Desde la perspectiva del pez-presa**

*Galaxias platei* es la especie más frecuente e intensamente depredada por las especies ictiófagas nativas e introducidas en lagos patagónicos chilenos (Figura 6), a diferencia de los ecosistemas ubicados en la vertiente oriental de la cordillera de los Andes, donde su congénere, *G. maculatus*, es la presa predominante (Macchi et al. 1999, 2007, Ruzzante et al. 2003, Milano et al. 2006). Esto tiene directa relación con la mayor distribución de *G. platei* en la Patagonia Chilena, tanto latitudinal como altitudinalmente (Habit et al. 2010, 2012). Otras especies de pez-presa son poco frecuentes, aún cuando existe la disponibilidad de ellas (presencia de otras especies nativas junto con *G. platei*).

La piscivoría en un lago está sujeta a controles ecológicos que determinan el acceso a los peces-presa (complejidad de la estructura del hábitat). A nivel de microescala, la zona litoral ofrece una zona heterogénea con un gran grado de complejidad estructural consistentes en macrófitas emergidas o sumergidas, piedras, raíces y árboles caídos (Lewin et al. 2004). Hábitats con estructuras más complejas reducen el rendimiento de los depredadores piscívoros reduciendo al mínimo el riesgo de depredación de peces-presa (Werner & Hall 1988). Por otra parte, la zona litoral es una interfaz entre los ecosistemas terrestres y acuáticos, que recibe aportes de material alóctono que aumenta la producción de detritívoros, por lo tanto, sustenta una alta densidad de invertebrados (Wetzel 1975, Lewin et al. 2004). De esta manera, las zonas litorales son generalmente hábitats adecuados para crianza, proporcionando un ecosistema complejo que ofrece a los peces de pequeño tamaño refugio contra los depredadores y disponibilidad de presas para depredadores bentófagos (Werner & Hall 1988, Savino & Stein 1989). Sin embargo, los niveles de piscivoría en los lagos patagónicos parecen tener mayor relación con la abundancia y disponibilidad de *G. platei* como presa que con el factor antidepredatorio que ofrece un hábitat litoral complejo. De hecho, la abundancia de *G. platei* en los lagos patagónicos está inversamente relacionada con el tamaño del lago y la densidad de truchas, y no con la complejidad de la línea de costa (Correa & Hendry 2012). De igual modo, Macchi et al. (2007) sugieren que la propia abundancia de galáxidos tiene una mayor influencia en los niveles de piscivoría alcanzados por ictiófagos nativos e introducidos, más que el efecto inhibitorio de la vegetación de los lagos.

*Galaxias platei* es una especie de cuerpo blando, desnudo y sin espinas. Ello, sumado a que es una especie que no cuenta con las capacidades físicas (capacidad de nado, tamaño corporal) ni comportamientos antidepredatorios efectivos para contrarrestar o eludir las interferencias negativas de *S. trutta* (Sobenes 2013), la convierten en un objeto fácil a la depredación. Esta conclusión no sólo es importante en términos de la conservación de la propia especie, sino que de todos los ecosistemas lacustres patagónicos, cuyas tramas tróficas están determinadas en gran medida por producción de peces-presa (*G. platei*). De hecho, en sistemas en los que las abundancias de *G. platei* son muy bajas, la altura trófica de las truchas es menor (Correa et al. 2012). Por el contrario, aún cuando *G. platei* es una de las especies de galáxidos más grandes dentro de su familia (alcanzando 41 cm LT, capturado en este estudio) pudiendo depredar

potencialmente sobre salmónidos juveniles, nuestros resultados indican que ello no ocurre.

### **Alteración en el nicho trófico de las especies nativas**

Además de la limitación de la piscivoría y reducción relativa de la posición trófica, el nicho trófico (media de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) de los juveniles de *G. platei* es alterado en presencia de salmónidos. Esta alteración es explicada por un cambio desde ítems bentónicos preferentemente hacia un mayor aporte de ítems terrestres en su dieta. Una respuesta similar fue evidenciada por los resultados obtenidos por el estudio de la ecología trófica de dos especies galáxidos del género *Aplochiton* (*A. zebra* y *A. taeniatus*) en un lago libre de salmónidos y en otro en coexistencia con *S. trutta* (Elgueta et al. 2013). Mediante el estudio conjunto de la dieta e isótopos estables ( $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ ), se estableció que *Aplochiton*, en especial *A. zebra*, cambia su composición dietaria en presencia de *S. trutta* (Figura 1B), diversificando su dieta y reduciendo significativamente su posición trófica. La competencia por recursos tróficos con salmónidos, podría explicar su distribución alopátrica en sistemas fluviales, actualmente dominados por salmónidos (Perry 2007, Young et al. 2010).

Para *P. trucha*, que es un depredador poco eficiente en comparación con los salmónidos (Macchi et al. 2007), la competencia por el recurso *Galaxias* conduciría a modificar su dieta a presas energéticamente menos convenientes. La depredación sobre ninfas de odonatos, parece compensar la reducida oferta de *Galaxias* en el ecosistema invadido por truchas en la Patagonia chilena, a diferencia de lo reportado en lagos argentinos, donde la compensación ocurre por el consumo de *Samastacus* sp.

En cualquier caso, la alteración del nicho trófico de las especies nativas (luego de la reducción de la piscivoría), es el segundo mecanismo que explica los impactos negativos de la invasión de salmónidos.

## **2. Implicancias de conservación y medidas de manejo**

### **Implicancias en la conservación de la biodiversidad nativa**

Parece evidente que el impacto de la invasión de salmónidos sobre las especies nativas en la Patagonia chilena se debe en gran medida debido a las nuevas relaciones

tróficas que éstos generan. Su voracidad y amplio rango dietario no sólo afecta a la ictiofauna nativa, sino que a todos los organismos que son depredados en el ecosistema dulceacuícola. De hecho, uno de los resultados novedosos de esta tesis (ver Capítulo Anexo, página 144), es el hallazgo de Nematomorfos de la especie *Gordius austrinus* en el contenido estomacal de *S. trutta*. Basado en nuestros resultados, esta especie no constituiría parte de la dieta de los peces nativos, y por lo tanto, este grupo faunístico estaría experimentando una nueva interacción ecológica, negativa en términos de su ecología natural. Cabe señalar que producto de este hallazgo, se amplió la distribución latitudinal de esta especie.

Queda demostrado entonces, que dentro de la ictiofauna nativa, los galáxidos son los más afectados, tanto por ser fuertemente depredados, como por modificar su nicho trófico y reducir su posición trófica en presencia de los salmónidos (Elgueta et al. 2013). Estos resultados explican la relación inversa que existe entre la abundancia de *G. platei* y la densidad de truchas en lagos (Correa & Hendry 2012), concluyéndose que esta especie no impone una resistencia biológica (*sensu* Moyle & Light 1996) a la invasión de salmónidos. Ello, sumado a la alta depredación de las truchas sobre cristalinos y juveniles de esta especie nativa, indican que el éxito del proceso de invasión es facilitado por la presencia de *G. platei*. Por lo tanto, los efectos combinados directos de la depredación e indirectos derivados de la alteración de su ecología trófica natural, puede conducir a drásticas reducciones poblacionales e inclusive a extinciones locales a mediano plazo.

*Percichthys trucha*, a diferencia de *G. platei*, parece menos vulnerable a la invasión de los salmónidos. Primero, nuestros resultados indican que la depredación sobre juveniles y larvas de esta especie es rara o inexistente en todas las especies ictiófagas estudiadas (nativas y no-nativas), a diferencia de lagos de la Patagonia oriental donde sí se reporta como ítem alimentario de truchas y de su misma especie (Macchi et al. 1999, 2007). Segundo, esta especie exhibe respuestas adaptativas frente a la reducción de la oferta de *Galaxias* sp., depredando alternativamente sobre presas energéticamente convenientes (*Samastacus* sp. en Argentina y ninfas de Odonatos en Chile). Por último, recientemente, se ha comprobado que *P. trucha* es una especie más tolerante a temperaturas cálidas, respecto a las truchas (Aigo et al 2014). Esto podría ser ventajoso bajo un escenario de calentamiento global, sobretudo en la zona litoral de los lagos que tienden a ser más cálidas, y donde ya se ha evidenciado una reducción de truchas y un aumento relativo de *P. trucha* en las últimas décadas (Aigo et al. 2008).

Por lo tanto, queda en evidencia que ambas especies nativas, depredadoras tope en los lagos patagónicos, muestran una respuesta diferencial frente a la invasión de salmónidos, y que dichas diferencias, se explican por sus distintas biología.

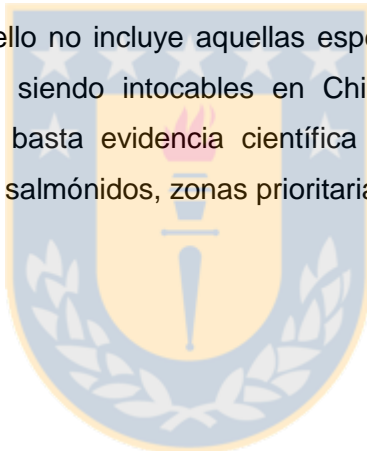
### **Manejo y gestión de especies invasoras en Chile**

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

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

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

Actualmente, se encuentra en discusión el Proyecto de Ley de Servicio de Biodiversidad y Áreas Protegidas, el cual, de ser aprobado, promete incluir el control y erradicación de especies exóticas invasoras. Sin embargo, una vez más, se deja explícitamente señalado que ello no incluye aquellas especies de uso comercial, por lo que los salmónidos seguirán siendo intocables en Chile, al menos fuera de áreas protegidas. Por lo pronto, la basta evidencia científica es suficiente para incluir los escasos ecosistemas libres de salmónidos, zonas prioritarias de conservación.





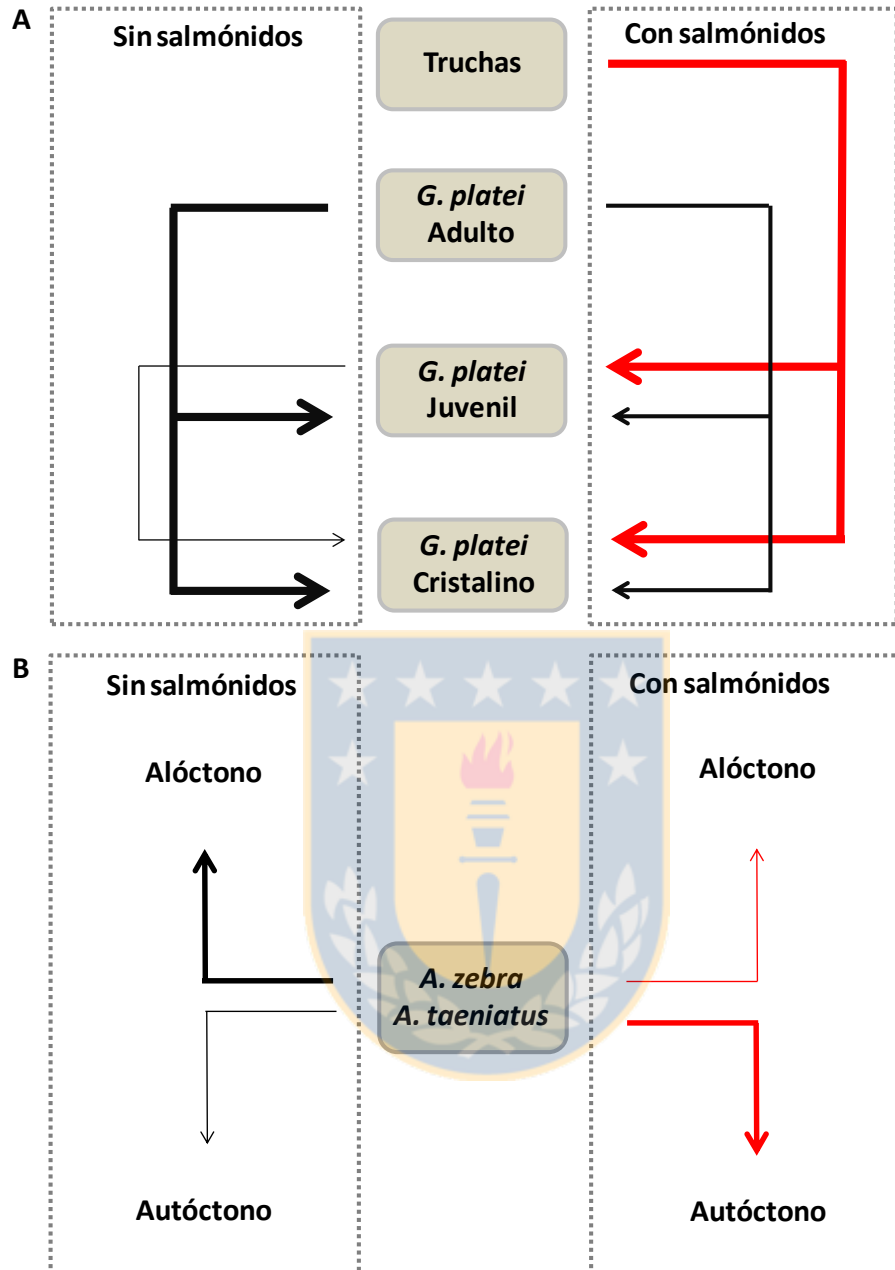


Figura 2. Principales alteraciones en la dieta de galáxidos nativos que conducen a la reducción de su posición trófica. A) Relaciones de piscivoría entre distintos estadios ontogénicos de *Galaxias platei* (ésta tesis). Los salmónidos (línea roja) depredan y compiten con *G. platei* (línea negra) por cristalinos y juveniles, limitando la piscivoría de *G. platei* a tallas adultas exclusivamente. B) La dieta de *Aplochiton* sp. cambia en coexistencia con *Salmo trutta* desde ítems autóctonos preferentemente hacia ítems alóctonos (Elgueta et al. 2013). Ancho de flecha indica la magnitud relativa de la interacción.

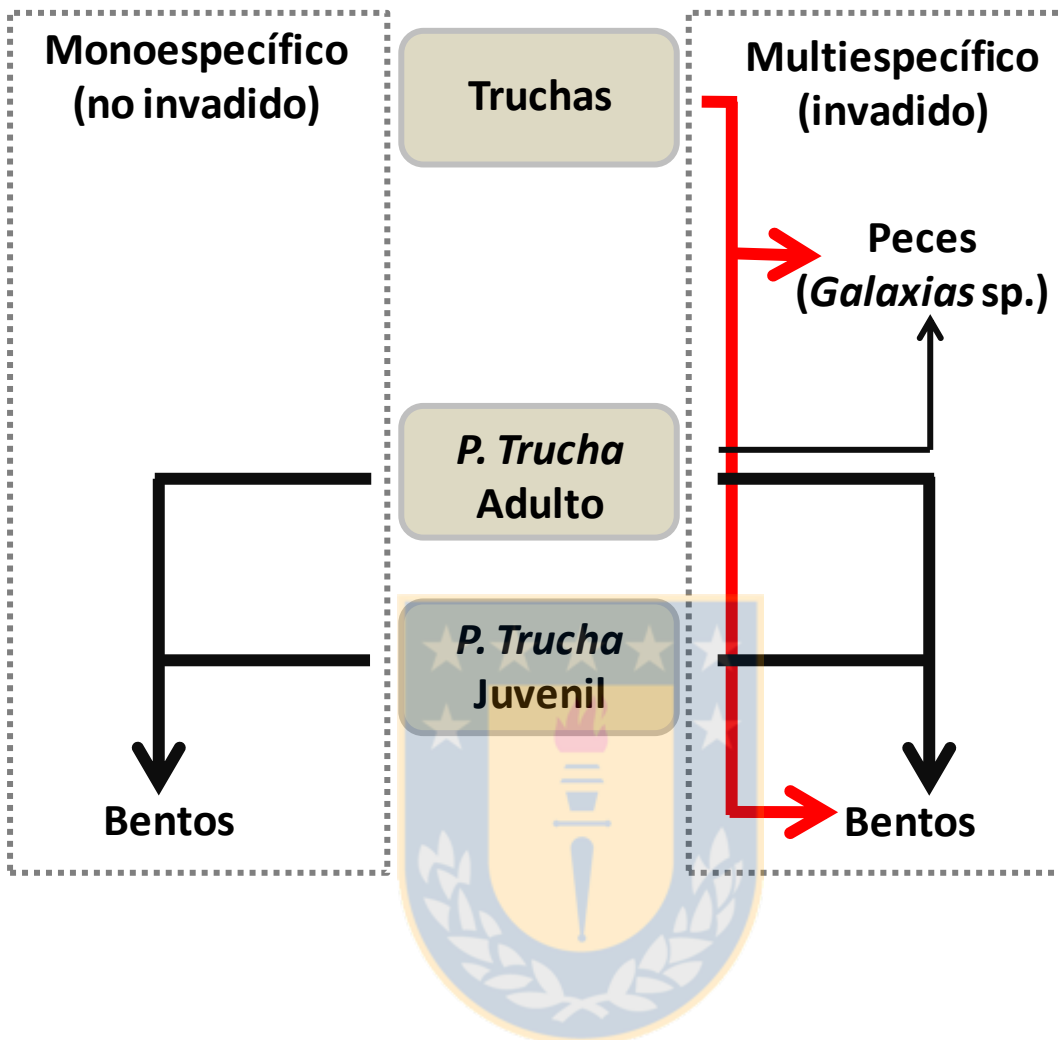


Figura 3. Esquema interacciones tróficas de *Percichthys trucha* en lagos monoespecíficos (sin escalada trófica) y multiespecíficos (con escalada trófica). Ancho de la flecha indica magnitud relativa de la interacción.

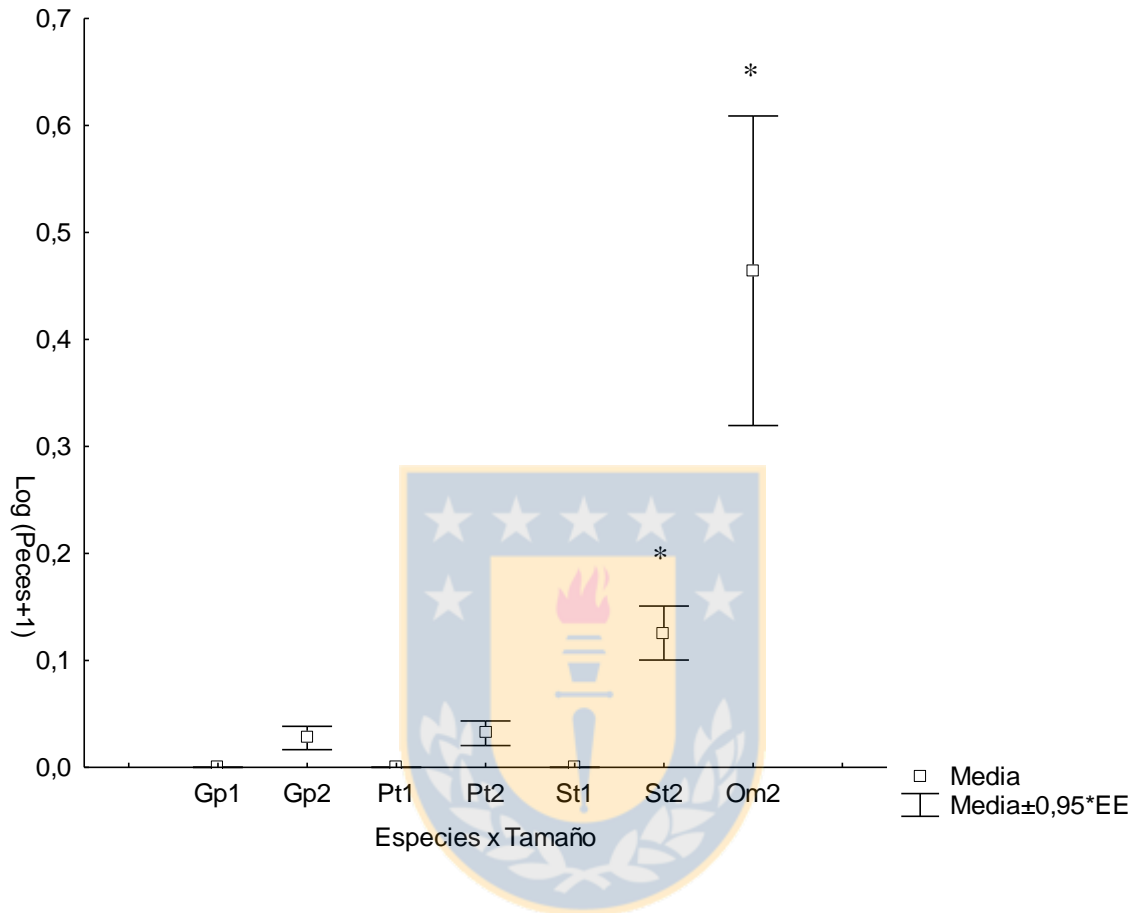


Figura 4. Piscivoría (número de peces por estómago) de todas las especies estudiadas en lagos invadidos (14). Especies: Gp= *Galaxias platei*, Pt= *Percichthys trucha*, St= *Salmo trutta*, Om= *Oncorhynchus mykiss*. Tamaño: 1= juveniles, 2= adultos. ANOVA, Especie x Tamaño  $F=19,25_{(0,81)}$ ;  $p<0,001$ .

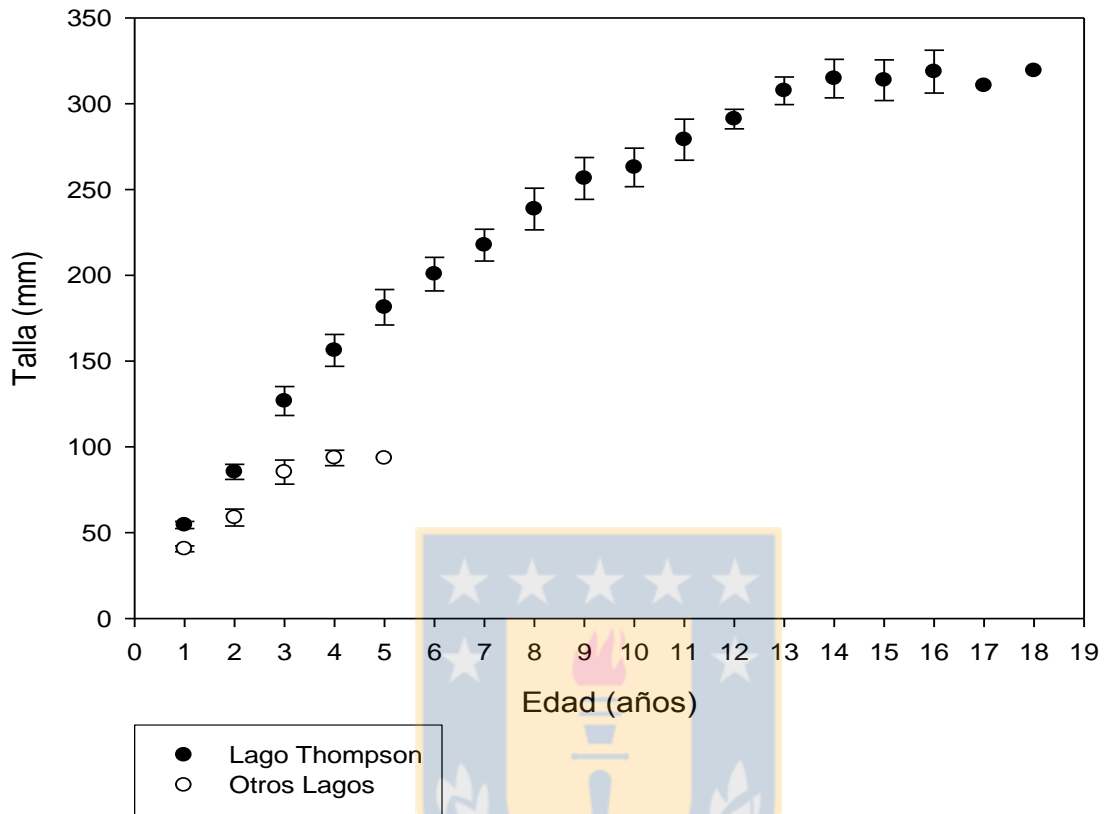


Figura 5. Tasas de crecimiento de *Galaxias platei* en un lago no invadido y lagos invadidos por salmónidos. ANOVA, Edad  $F=144,7_{(4,81)}$ ,  $p < 0,0001$ ; Tipo de Lago  $F=34,54_{(1,81)}$ ,  $p < 0,0001$ ; Interacción  $F=9,59_{(4,81)}$ ,  $p < 0,0001$ .

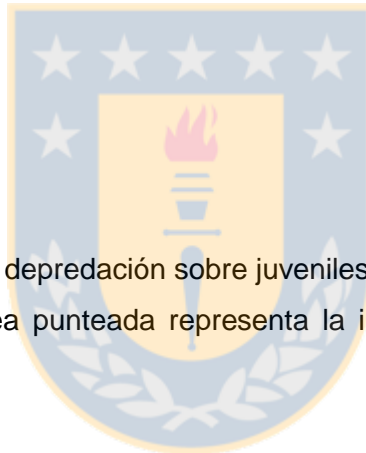
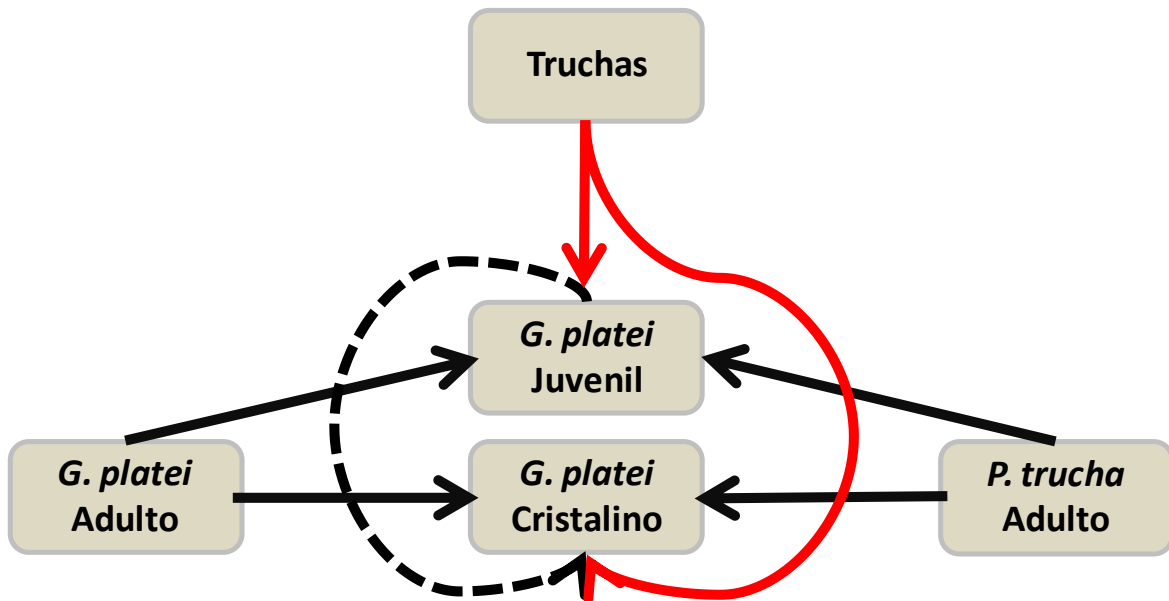


Figura 6. Esquema general de depredación sobre juveniles y cristalinos de *Galaxias platei* en lagos patagónicos. La línea punteada representa la interacción que ocurre sólo en ausencia de salmónidos.

# REFERENCIAS

- Aigo, J., Cussac, V., Peris, S., Ortubay, S., Gómez, S., López, H. Gross, M., Barriga J. P., Battini, M. 2008. Distribution of introduced and native fish in Patagonia (Argentina): patterns and changes in fish assemblages. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18: 387–408.
- Aigo, J., Latucca, M., Cussac, V., 2014. Susceptibility of native perca (*Percichthys trucha*) and exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) to high temperature in Patagonia: different physiological traits and distinctive responses. *Hydrobiologia* 736: 73–82.
- Alò, D., Correa, C., Arias, C., Cárdenas, L. 2013. Diversity of *Aplochiton* Fishes (Galaxiidea) and the Taxonomic Resurrection of *A. marinus*. *PLoS ONE* 8(8): e71577. doi:10.1371/journal.pone.0071577
- Arismendi, I., Soto, D., Penaluna, B., Jara, C., Leal, C. & León-Muñoz, J. 2009. Aquaculture, non-native salmonid invasions, and associated declines of native fishes in lakes of the northern Chilean Patagonia. *Freshwater Biology* 54:1135-1147.
- Arismendi, I., González, J., Soto, D., Penaluna, B. 2012. Piscivory and diet overlap between two non-native fishes in southern Chilean streams. *Austral Ecology* 37:346-354.
- Arismendi, I., Penaluna, B., Dunham, J.B., García de Leaniz, C., Soto, D., Fleming, I., Gomez-Uchida, D., Gajardo, G., Vargas, P.V., León-Muñoz, J. 2014. Differential invasion success of salmonids in southern Chile: patterns and hypotheses. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 24(3):919-941.
- Arratia, G., Chang, A., Menu-Marque, S., Rojas, G. 1978. About *Bullockia* gen. nov., *Trichomycterus mendozensis* n.sp. and revision of the family Trichomycteridae (Pisces, Siluriformes). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 13: 157-194.
- Arratia, G. 1997. Brazilian and Austral freshwater Fish faunas of South America. A contrast. En: H. Ulrich (eds.), *Tropical biodiversity and systematic. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical*

- Ecosystems*, pp. 179-187. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Alemania.
- Barriga, J. P., Battini, M. A., Macchi, P. J., Milano, D. Cussac, V. E. 2002. Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces: Galaxiidae) in a lake in the South American Andes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 36 (2): 345-359.
- Basulto, S. 2003. *El largo viaje de los salmones: una crónica olvidada, propagación y cultivo de especies acuáticas en Chile*. Editorial Maval, Santiago de Chile.
- Becker, L.A., Pascual, M.A., Basso, N.G. 2007. Colonization of the Southern Patagonia Ocean by Exotic Chinook Salmon. *Conservation Biology* 21(5):1347-1352.
- Behnke, R. 2002. *Trout and Salmon of North America*. Free Press. ISBN 0743222202.
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, J.R.U, Richarson, D.M. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 26, 333-339.
- Blanchet, S., Leprieur, F., Beauchard, O., Staes, J., Oberdorff, T., Brosse, S. 2009. Broad-scale determinants of non-native fish species richness are context-dependent. *Proceedings of the Royal Society London B* 276, 2385-2394.
- Britton, J., Davies, G., Harrod, C. 2010. Trophic interactions and consequent impacts of the invasive fish *Pseudorasbora parva* in a native aquatic foodweb: a field investigation in the UK. *Biological Invasions* 12, 1533–1542.
- Burress, E.D., Duarte, A., Serra, W.S., Gangloff, M.M., Siefferman, L. 2013. Species-specific ontogenetic diet shifts among Neotropical *Crenicichla*: using stable isotopes and tissue stoichiometry. *Journal of Fish Biology* 82(6): 1904-15. doi: 10.1111/jfb.12117
- Buschmann, A.H, Riquelme, V.A., Hernández-González, M.C., Varela, D., Jiménez, J.E., Henríquez, L.A., Vergara, P.A., Guiñez, R., Filun, L. 2006. A review of the impacts of salmon farming on marine coastal ecosystems in the southeast Pacific. *ICES Journal of Marine Science* 63:1338-1345.
- Campos, H. 1970. Introducción de especies exóticas y su relación con los peces de agua dulce de Chile. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 14 (162) : 6-9.
- Campos, H., Dazzarola, G., Dyer, B., Fuentes, L., Gavilán, J.F., Huaquín, L., Martínez, G., Meléndez, R., Pequeño, G., Ponce, F., Ruiz, V.H., Sielfeld, W., Soto, D., Vega,

- R., Vila, I. 1998. Categorías de conservación de peces nativos de aguas continentales de Chile. *Boletín museo nacional de historia natural* 47:101-122.
- Case, J. 1990. Invasión resistance arises in strongly interacting specie-rich model competition communities. *Proc. Nat. Acad. Scie* 87: 9610-9614.
- Colautti, R., Maclsaac, J. 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* 10: 135-141.
- Consuegra, S., Phillips, N., Gajardo, G., Garcia de Leaniz, C. 2011. Winning the invasion roulette: escapes from fish farms increase admixture and facilitate establishment of non-native rainbow trout. *Evolutionary Applications* 4:660-671.
- Correa, C., Gross, M. 2007. Chinook salmon invade southern South America. *Biological Invasions* 10(5):615.
- Correa, C., Hendry, A.P. 2012. Invasive salmonids and lake order interact in the decline of puye grande *Galaxias platei* in western Patagonia lakes. *Ecological Applications* 22:828-842.
- Correa, C., Bravo, A.P., Hendry, A.P. 2012. Reciprocal trophic niche shifts in native and invasive fish: salmonids and galaxiids in Patagonian lakes. *Freshwater Biology* 57:1769-1781.
- Crawford, S.S., Muir, A.M. 2008. Global introductions of salmon and trout in the genus *Oncorhynchus*: 1870–2007. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18:313–344.
- Cronk, Q. B., Fuller J. L. 1995. Plant invaders. Chapman and Hall, London, UK.
- Crowl, T.A., Townsend C. R., McIntosh, A. 1992. The impact of introduced brown and rainbow trout on native fish: the case of Australasia. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 2: 217-41.
- Cucherousset, J., Olden J., 2011. The ecological impacts of nonnative freshwater fishes. *Fisheries* 36, 215-230.
- Cussac, V., Ortubay, S., Inglesias, G., Milano, D., Lattuca, M., Barriga, J.P., Battini, M., Gross, M. 2004. The distribution of south american galaxiid fishes: the role of biological traits and post-glacial history. *Journal of Biogeography* 31:103-121.
- Dyer, B. 2000. Sistematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos* 19:77-98.
- Ebner, B., Broadhurst, B., Lintermans, M., Jekabsons, M. 2007. A possible false negative: lack of evidence for trout predation on a remnant population of the endangered Macquarie perch, *Macquaria australasica*, in Cotter Reservoir, Australia. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 41, 231–7.



- Eby, L., Roach W. J., Crowder L. B., Stanform J. A. 2006. Effects of stocking-up freshwater food webs. *Trends in Ecology & Evolution* 21 (10): 576-584.
- Edge, K.-A., Townsend, C.R., Crowl, T.A. 1993. Investigating anti-predator behaviour in three genetically differentiated populations of non-migratory galaxiid fishes in a New Zealand river. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 27, 357–363.
- Elgueta, A., Gonzalez, J., Ruzzante, D.E, Walde, S.J, Habit, E. 2013. Trophic interference by *Salmotrutta* on *Aplochiton zebra* and *Aplochiton taeniatus* in southern Patagonian lakes. *Journal of Fish Biology* 82:430–443.
- Elliott, J.M. 1994. *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. Oxford University Press, New York, Estados Unidos.
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen & Co., London.
- Flecker, A. S., Townsend C. R. 1994. Community-wide consequences of trout introduction in New Zealand Streams. *Ecological Applications* 4 (4): 798-807.
- Fridley et al. 2007
- García de Leaniz, C., Gajardo, G., Consuegra, S. 2010. From best to pest: changing perspectives on the impact of exotic salmonids in the southern hemisphere. *Systematics and Biodiversity* 8: 447-459.
- González, J. 2012. *Distribución, estructura comunitaria y poblacional de Galáxidos en Patagonia: aspectos determinantes históricos y actuales amenazas para su conservación*. Tesis Doctoral, Universidad de Concepción, Chile.
- Habit, E., Dyer, B., Vila, I. 2006. Estado de conocimiento de los peces dulceacuícolas de Chile. *Gayana* 70(1):100-112.
- Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D., Walde, S., Belk, M., Cussac, V., Gonzalez, J. & Colin, N. 2010. Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography* 19:697–710.
- Habit, E., Gonzalez, J., Ruzzante, D., Walde S. 2012. Native and introduced fish species richness in Chilean Patagonian lakes: Inferences on invasion mechanisms using salmonid-free lakes. *Diversity and Distributions* 18:1153–1165.
- Ibarra, J., Habit, E., Barra, R., Solís, K. 2011. Juveniles de salmón chinook (*Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum, 1792) en ríos y lagos de la patagonia chilena. *Gayana* 75:17-25.

- Iriarte, J.A., Lobos, G.A., Jaksic, F.M. 2005. Invasive vertebrate species in Chile and their control and monitoring by governmental agencies. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:143-154.
- Jonsson, N., Naesje, T.F., Jonsson, B., Saksgard, R., Sandlund, O.T. 1999. The influence of piscivory on life history traits of brown trout. *Journal of Fish Biology* 55, 1129–1141.
- Juncos, R., Beauchamp, D., Vigliano, P., 2013. Modeling Prey Consumption by Native and Nonnative Piscivorous Fishes: Implications for Competition and Impacts on Shared Prey in an Ultraoligotrophic Lake in Patagonia. *Transactions of the American Fisheries Society* 142, 268-281.
- Lattuca, M., Battini, M., Macchi, P. 2008. Trophic interactions among native and introduced fishes in a northern Patagonian oligotrophic lake. *Journal of Fish Biology* 72:1306–1320.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., Brosse, S. 2008. Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biology* 6: e28.
- Leprieur, F., Brosse, S., García-Berthou, E., Oberdorff, T., Olden, J.D., Townsend, C.R. 2009 Scientific uncertainty and the assessment of risks posed by non-native freshwater fishes. *Fish and Fisheries* 10: 88–97
- Levine, J.M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288, 852–854.
- Lewin, W., Okun, N., Mehner, T. 2004. Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area of a shallow lake. *Freshwater Biology* 49: 410-424.
- Light, T., Marchetti, M.P. 2007. Distinguishing between invasions and habitat changes as drivers of diversity loss among California's freshwater fishes. *Conservation Biology* 21(2):434-446.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjeleasm, S., De Poorter, M. 2004. *100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo*. Una selección del Global Invasive Species Database. Grupo Especialista de Especies Invasoras (CSE-IUCN), Auckland, New Zealand.
- Macchi, P.J., Cussac, V., Alonso, M., Denegri, M. 1999. Predation relationships between salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in northern Patagonia. *Ecology of Freshwater Fish* 8:227-236.

- Macchi, P.J., Pascual, M.A., Vigliano, P.H. 2007. Differential piscivory of the native *Percichthys trucha* and exotic salmonids upon the native forage fish *Galaxias maculatus* in Patagonian Andean lakes. *Limnologica* 37:76–87.
- Marr, S.M., Marchetti, M.P., Olden, J.D., Morgan, D.L., García-Berthou, E., Arismendi, I., Day, J.A., Griffiths, C.L., Skelton, P.H., 2010. Freshwater fish introductions in mediterranean-climate regions: are there commonalities in the conservation problem?. *Diversity and Distributions* 16: 606-619.
- Marr, S.M., Olden, J.D., Leprieur, F., Arismendi, I., Caleta, M., Morgan, D.L., Nocita, A., Šanda, R., Tarkan, A.S., García-Berthou, E. 2013. A global assessment of freshwater fish introductions in mediterranean-climate regions. *Hydrobiologia* 719:317-329.
- Martínez-Harms, M.J., Gajardo, R. 2008. Ecosystem value in the Western Patagonia protected areas. *Journal for Nature Conservation* 16: 72-87.
- McDowall, R.M. 2006. Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 16(3-4): 233-422.
- McHugh, P., Budy, P., Thiede, G., VanDyke, E. 2007. Trophic relationships of nonnative brown trout, *Salmo trutta*, and native Bonneville cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii utah*, in a northern Utah, USA, river. *Environmental Biology of Fishes* 81, 63–75.
- McIntosh, A. R., Townsend, C. R., Crowl, T. A. 1992. Competition for space between introduced brown trout (*Salmo trutta*) and a native galaxiid (*Galaxias vulgaris stokell*) in a New Zealand stream. *Journal of Fish Biology* 41 (1): 63-81.
- McIntosh, A.R., Crowl, T.A., Townsend, C.R. 1994. Size-related impacts of introduced brown trout on the distribution of native common river galaxias. *New Zealand Journal of Marine & Freshwater Research* 28:135-44.
- McIntosh, A.R. 2000. Habitat- and size-related variations in exotic trout impacts on native galaxiid fishes in New Zealand streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:2140-2151.
- Milano, D., Cussac, V. E., Macchi, P. J., Ruzzante, D. E., Alonso, M. F. Vigliano, P. H., Denegri, M. A. 2002. Predator associated morphology in *Galaxias platei* in Patagonian lakes. *Journal of Fish Biology* 61 (1): 138-156.
- Milano, D., Ruzzante, D. E., Cussac, V. E., Macchi, P. J., Ferriz, R. A., Barriga, J. P., Aigo, J. C. Lattuca, M. E., Walde, S. J. 2006. Latitudinal and ecological correlates

- of morphological variation in *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society* 87 (1): 69-82.
- Mittelbach, G., Persson, L. 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:1454-1465.
- Moyle, P.B., Light T. 1996. Biological invasions of freshwater: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* 78, 149–161.
- Niklitschek, E., Aedo, E. 2002. *Estudio del ciclo reproductivo de las principales especies objetivo de la pesca deportiva en la XI región*. Fondo de Investigación Pesquera, Universidad Austral de Chile, Chile.
- Niklitschek, E.J., Soto, D., Lafon, A., Molinet, C., Toledo, P. 2013. Southward expansion of the Chilean salmon industry in the Patagonian Fjords: main environmental challenges. *Reviews in Aquaculture* 4:1-24.
- Orians, G. H. 1995. Thought for the morrow. *Environment* 37 6-13.
- Ortubay, S. G., Semenas, L. G., Ubeda, C. A., Quaggiotto, A. E., Viozzi, G. P. 1994. Catálogo de peces dulceacuícolas de la Patagonia Argentina y sus parásitos metazoos. Viedma, Provincia de Río Negro: Dirección de Pesca Subsecretaría de Recursos Naturales.
- Pascual, M., Macchi, P., Urbanski, J., Marcos, F., Riva Rossi, C., Novara, M., Dell'Arciprete, P. 2002. Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence-absence data. *Biological Invasions* 4:101-113.
- Pascual, M.A., Cussac, V., Dyer, B., Soto, D., Vigliano, P., Ortubay, S., Macchi, P. 2007. Freshwater fishes of Patagonia in the 21st Century after a hundred years of human settlement, species introductions, and environmental change. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 10(2):212-227.
- Pascual, M.A., Lancelotti, J.L., Ernst, B., Ciancio, J.E., Aedo, E., Garcia-Asorey, M. 2009. Scale, connectivity, and incentives in the introduction and management of non-native species: the case of exotic salmonids in Patagonia. *Frontiers in Ecology and Environment*. 7:533-540.
- Pauchard, A., Villarroel, P. 2002. Protected areas in Chile, history, current status and challenges. *Natural Areas Journal* 22:318-330.
- Perry, B.J. 2007. *Effects of non-native salmonids on native fish fauna in Chile and the Falkland Islands*. MSc thesis, University of Wales Swansea U.K. Summary available at [http://biodiversity.cl/panel/library/arch/e8783\\_Ben%20Perry.pdf](http://biodiversity.cl/panel/library/arch/e8783_Ben%20Perry.pdf).

- Post D.M. (2003) Individual variation in the timing of ontogenetic niche shifts in largemouth bass. *Ecology* 84, 1298–1310.
- Rader, R. B., Belish, T., Young, M. K. Rothlisberger, J. 2007. The scotopic visual sensitivity of four species of trout: a comparative study. *Western North American Naturalist* 67: 524–37.
- Rodriguez-Cabal, M.A., Nuñez, M.A., Martinez, A.S. 2008. Quantity versus quality, Endemism and protected areas in the temperate forest of South America. *Austral Ecology* 33:730-736.
- Ruiz, V.H. 1993. Ictiofauna del río Andalién (Concepción, Chile). *Gayana Zoología* 57(2):109-278.
- Ruiz, V.H., Marchant, M. 2004. Ictiofauna de aguas continentales chilenas. Universidad de Concepción, Chile.
- Ruzzante, D., Walde, S., Cussac, V., Macchi, P., Alonso, M., Battini, M., 2003. Resource polymorphism in a Patagonian fish *Percichthys trucha* (Percichthyidae): phenotypic evidence for interlake pattern variation. *Biological Journal Linnean Society* 78, 497–515.
- Ruzzante, D., Walde, S., Cussac, V., Dalebout, M., Seibert, J., Ortubay, S., Habit, E. 2006. Phylogeography of the Percichthyidae (Pisces) in Patagonia: roles of orogeny, glaciation, and volcanism. *Molecular Ecology* 15: 2949-2968.
- Ruzzante, D.E., Walde, S.J., Gosse, J.C., Cussac, V.C., Habit, E., Zemlak, T.S., Adams, E.D.M. 2008. Climate control on ancestral population dynamics, insight from patagonian fish phylogeography. *Molecular Ecology* 17:2234-2244.
- Ruzzante, D.E., Walde, S.J., Macchi, P.J., Alonso, M., Barriga, J.P. 2011. Phylogeography and phenotypic diversification in the Patagonian fish *Percichthys trucha*: the roles of Quaternary glacial cycles and natural selection. *Biological Journal of the Linnean Society* 103:514-529.
- Savino, J., Stein, R. 1989. Behavioural interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. *Animal Behaviour* 37: 311-321.
- Sepulveda A. J., Colyer W. T., Lowe W. H. & Vinson M. R. 2009. Using nitrogen stable isotopes to detect long-distance movement in a threatened cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii utah*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66: 672–82.

- Sepúlveda, M., Arismendi, I., Soto, D., Jara, F., Farias, F. 2013. Escaped farmed salmon and trout in Chile: incidence, impacts, and the need for an ecosystem view. *Aquaculture Environment Interactions* 4:273-283.
- Simon, K.S., Townsend, C. 2003. The impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organization, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology* 48: 982-994.
- Simonetti, J., Armesto, J.J. 1991. Conservation of Temperate Ecosystems in Chile, Coarse vs. Fine Filter Approaches. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:615-626.
- Sobenes, C. 2013. *Patrones de uso de microhábitat de la especie nativa Galaxias platei e interferencias de la especie invasora Salmo trutta en lagos de la Patagonia: bases para la conservación de G. platei*. Tesis de doctorado, Universidad de Concepción, Chile.
- Soto, D., Jara, F., Moreno, C. 2001. Escaped Salmon in the Inner Seas, Southern Chile: Facing Ecological and Social Conflicts. *Ecological Applications* 11(6):1750-1762.
- Soto, D., Arismendi, I., González, J., Sanzana, J., Jara, F., Jara, C., Guzmán, E., Lara, A. 2006. Sur de Chile, país de truchas y salmones: patrones de invasión y amenazas para las especies nativas. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 97-117.
- Soto, D., Arismendi, I., Di Prinzio, C., Jara, F. 2007. Establishment of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Pacific basins of southern South America and its potential ecosystem implications. *Revista Chilena de Historia Natural* 80(1):81-98.
- Taylor, B.W., Irwin, R.E. 2004. Linking economic activities to the distribution of exotic plants. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 101: 17725–17730.
- Tognelli, M.F., Ramírez de Arellano, P.I., Marquet, P.A. 2008. How well do the existing and proposed reserve networks represent vertebrate species in Chile? *Diversity and Distributions* 14:148:158.
- Townsend, C. R. 2003. Individual, population, community, and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. *Conservation Biology* 17 (1): 38-47.
- Townsend, C. R., Crowl, T. A. 1991. Fragmented population-structure in a native New Zealand fish: an effect of introduced brown trout? *Oikos* 61 (3): 347-354.

- Vander Zander, M., Casselman, J., Rasmussen, J. 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* 401: 464-467.
- Vigliano, P.H., Beauchamp, D.A., Milano, D., Macchi, P.J., Alonso, M.F., García Asorey, M.I., Denegri, M.A., Ciancio, J.E., Lippolt, G., Rechencq, M., Barriga, J.P. 2009. Quantifying Predation on Galaxiids and Other Native Organisms by Introduced Rainbow Trout in an Ultraoligotrophic Lake in Northern Patagonia, Argentina: A Bioenergetics Modeling Approach. *Transactions of the American Fisheries Society* 138(6):1405-1419.
- Vila, I., Pardo, R., Dyer, B., Habit, E. 2006. Peces límnicos: diversidad, origen y estado de conservación. En: Vila, I., Veloso, A., Schlatter, R., Ramírez, C. (eds.), *Macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile*, pp. 73-102. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Vila, I., Habit, E. En prensa. Current situation of the fish fauna in the Mediterranean región of Andean river systems in Chile. *Fishes in Mediterranean Environments*.
- Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S. 2011. Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:18003-18008.
- Welcomme, R.L. 1988. *International introductions of inland aquatic species*. FAO Fisheries Technical Paper 294, Food and Agriculture Organisation of the United Nations, Rome, Italia.
- Werner, E.E., Gilliam, J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:393-425.
- Wetzel, R. 1975. *Limnology*. Philadelphia, PA: W. B. Saunders Company.
- Young, K., Dunham, J., Stephenson, J., Terreau, A., Thailly, A., Gajardo, G., García de Leaniz, C. 2010. A trial of two trouts: comparing the impacts of rainbow and brown trout on a native galaxiid. *Animal Conservation* 13: 399-410.
- Zattara, E. E., Premoli, A. C. 2005. Genetic structuring in Andean landlocked populations of *Galaxias maculatus*: effects of biogeographic history. *Journal of Biogeography* 32 (1): 5-14.
- Zemlak, T.S., Habit, E.M., Walde, S.J., Battini, M.A., Adams, E., Ruzzante, D.E. 2008. Across the southern Andes on fin, glacial refugia, drainage reversals and a secondary contact zone revealed by the phylogeographic signal of *Galaxias platei* in Patagonia. *Molecular Ecology* 17:5049-5061.

Zemlak, T.S., Habit, E.M., Walde, S.J., Carrea, C., Ruzzante, D.E. 2010. Surviving historical Patagonian landscapes and climate, molecular insights from *Galaxias maculatus*. *BMC Evolutionary Biology* 10: 67.

Zemlak, T., Walde, S., Habit, E., Ruzzante, D. 2011. Climate induced changes to the ancestral population size of two Patagonian galaxiids: the influence of glacial cycling. *Molecular Ecology* 20(24):5280-5294





# CAPÍTULO ANEXO

**FINDING OF *GORDIUS AUSTRINUS* DE VILLALOBOS, ZANCA & IBARRA-VIDAL, 2005 (GORDIIDA, NEMATOMORPHA) IN THE STOMACH OF *SALMO TRUTTA* (SALMONIFORMES) IN PATAGONIA**

**HALLAZGO DE *GORDIUS AUSTRINUS* DE VILLALOBOS, ZANCA & IBARRA-VIDAL, 2005 (GORDIIDA NEMATOMORPHA) EN LA DIETA DE *SALMO TRUTTA* (SALMONIFORMES) EN PATAGONIA**

Cristina De Villalobos<sup>1</sup>, **Juan J. Ortiz-Sandoval**<sup>2</sup> & Evelyn Habit<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Paseo del Bosque S/N 1900 La Plata Argentina.

<sup>2</sup>Unidad de Sistemas Acuáticos, Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

e-mail for correspondence: villalo@fcnym.unlp.edu.ar



de Villalobos, Cristina, **Ortiz-Sandoval, Juan J**, & Habit, Evelyn. 2008. Finding of *Gordius austrinus* de Villalobos, Zanca & Ibarra-Vidal, 2005 (Gordiida, Nematomorpha) in the stomach of *Salmo trutta* (Salmoniformes) in Patagonia. *Gayana*. 72(1), 31-35. doi: 10.4067/S0717-65382008000100005.

## ABSTRACT

Field observations revealed, for the first time, cases of predation on *Gordius austrinus* by *Salmo trutta* in Risopatrón Lake, Aysén Region, Chile. Reinvestigation by SEM of the specimens of horsehair worms collected inside the stomach of brown trout showed that in some specimens the cuticle of mid body and terminal end presented structural alterations, due to the action of the digestive juices of the fish. This finding implies the extension of the distribution range of *G. austrinus*.

**Key words:** Nematomorpha, predation, *Salmo trutta*, Patagonian Lakes.

## RESUMEN

En trabajos de campo se pudo observar, por primera vez, casos de depredación de *Salmo trutta* sobre *Gordius austrinus* en el Lago Risopatrón, Región de Aysén, Chile. El análisis ultraestructural (MEB) de los especímenes de gordiidos colectados dentro de estómagos de la trucha café, mostró que en algunos especímenes la cutícula de la región media del cuerpo y el extremo posterior presentaban alteraciones en su estructura, probablemente debidas a la acción de los jugos digestivos del pez. Este hallazgo implica la ampliación del rango de distribución de *G. austrinus*.

**Palabras clave:** Nematomorpha, depredación, *Salmo trutta*, Lagos Patagónicos

## INTRODUCTION

Gordiida or horsehair worms, as they are commonly called, are worm-like organisms free-living in streams and other freshwater environments as adults, where they copulate and lay their eggs. The preparasitic larvae hatch from eggs in water. Part of the life cycle is parasitic, in which larvae infect host that are usually arth

Previous studies reported several cases of predation on gordiids by freshwater fish (Cochran et al. 1999, Poinar 2001, Kinziger et al. 2002, Ruiz & Figueroa 2005). In this paper we report, for the first time, cases of predation on adult of *Gordius austrinus* (De Villalobos, Zanca & Ibarra-Vidal, 2006) in Chile and show by SEM the damage caused by the digestive juices of the fish on the cuticle of this species of horsehair worms. Also, this paper implies the extension of the distribution range of the species.

## MATERIAL AND METHODS

During summer 2006, 81 specimens of *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) were collected using gillnets of different mesh size (15, 20, 30, 50, 60, 70 and 120 mm bar mesh size) placed at different depth in six lakes of South Chile, Aysén Region. From north to south: Risopatrón Lake (44° 15'39"S -72° 31'12"W, Palena River basin), Las Torres Lake (44°45'04''S – 72°12'22''W, Cisnes River basin), Thompson Lake (45°38'18''S – 71°47'15''W, Aysén River basin), La Paloma Lake (45°52'40''S – 72°04'14''W, Aysén River basin), Riesco Lake (45°29'56''S – 72°40'40''W, Aysén River basin) and Tranquilo Lake (46°37'49''S – 72°47'13''W, Baker River basin). Stomach contents were preserved in formalin 10% and then analyzed under stereomicroscope. Samples of nematomorphs were preserved for scanning electron microscopy.

To examine specimens by scanning electron microscopy (SEM), fragments of worms (mid-body and posterior end) were washed with distilled water, dehydrated in an increasing ethanol series prior to their study. They were critical point dried, mounted on bronze blocks and gold-sputter coated. Observations were performed using a JEOL JSM 6360 LV scanning electron microscope. Body measurements were made with outstretched worms using a ruler. Diameters were measured under dissecting microscope using a calliper ruler.

Material investigated by SEM was mid body and posterior end: 4 males (MZUC 33137, MZUC 33138, MZUC 33139, MZUC 33140) (inside stomach of *S. trutta*) from Risopatrón Lake in Aysen, Chile.

## RESULTS

Only fishes collected in the Risopatrón Lake had nematomorphs in their stomachs. In three of the seven brown trout specimens (2 females, 37.6 and 38.6 cm total length; 1 male, 48.6 cm total length) collected in this lake, 4 whole specimens of nematomorphs belonging to *Gordius austrinus*, were found in the stomach contents (Figs. 1-3). *G. austrinus* was described in 2006 by de Villalobos et al. (2006), being type locality Agüita de la Perdiz, Pozo de Vertiente, Concepción, Chile. Holotype of the species is a male from the type locality (MZUC 26286a). Host of *G. austrinus* is unknown.

*Description of the material investigated:* Body color dark brown. In the anterior end a white cap is absent. The Posterior end is bilobed. Lobes vary between 515.7  $\mu\text{m}$  to 557.8 $\mu\text{m}$  long and 210.5  $\mu\text{m}$  to 252.6  $\mu\text{m}$  wide. They are moderately long and not diverging (Figs. 1A, 3A). The apex of the lobes forms a spoon shaped cavity. Posterior of the cloacal opening is a semicircular postcloacal crescent. Anterior to the post cloacal crescent there is a depression with a central cuticular protuberance where the cloacal opening lies (Figs. 1A, 3A). The cuticle in this depression is smooth. In the precloacal region there is a parabolic intergumentary ledge which bounds the cloacal depression. The cuticle of the terminal end and the body cuticle in three of the four specimens collected, showed modifications due to the action of the digestive juices of the predator (1A, 1B). The epicuticle is partially destroyed although the alternating layers of the fibres of the endocuticle can be observed (Fig. 2A) (De Villalobos & Restelli 2001). Likewise, some mucus secretion can be seen on the cuticle which possibly corresponds to the digestive of *S. trutta* (Fig. 2B). In the fourth specimen (223mm length/1.3mm wide) the cuticle of the body and posterior end (Figs. 3A, 3B) maintain the normal characteristics for this species (de Villalobos et al. 2006) and show transverse oriented slender folds with scattered minutes bristles. This specimen had possibly been swallowed close to the moment of the fish capture and therefore the action of the digestive juices had not yet affected it. Dimensions: 41mm, 125mm, 223mm, 260mm in length and 0.4mm, 0.51mm, 1.3mm and 1.51mm in diameter respectively.

*Remarks:* Although possibly by the action of the digestive juices, the distribution patterns of the bristles at the posterior end are not so evident, the analysis of the characteristics of the posterior end and of the cuticle allow us to assign the specimens collected in the stomach of *S. trutta* to the species *Gordius austrinus*.

Finding of *G. austrinus* in Risopatrón Lake, Chilean Patagonia, implies the extension of its distribution range. Previous record indicated a distribution range between 20° 21' to 41° 67' S and 70° 16' to 72° 30' W. Now, we extended its latitudinal distribution until 44° 27' S in Chile.

## DISCUSSION

The amount of fish collected in different freshwater environments in Chile is high in comparison with the scarce incidence of gordiids as part of their diet (Ruiz & Figueroa 2005). This could be explained because gordiids are generally found rolled in the lower part of the aquatic vegetation or with vegetal debris (leaves, sticks, etc) at the bottom of streams, places where they can easily camouflage and be protected from predators (De Villalobos personal observation). However, there are times when horsehair worms are highly vulnerable to a predator like a fish: 1) when the gordiids adults emerge, in aquatic environments, from their insect host which they previously induced to suicide (Thomas et al. 2002, Ponton et al. 2006), 2) when they form the “Gordian knots” in order to reproduce (McLennan & MacMillan 1984, Cochran et al. 1999) or 3) when in calm waters gordiids swim with slow movements being easily detected by a predator (De Villalobos personal observation).

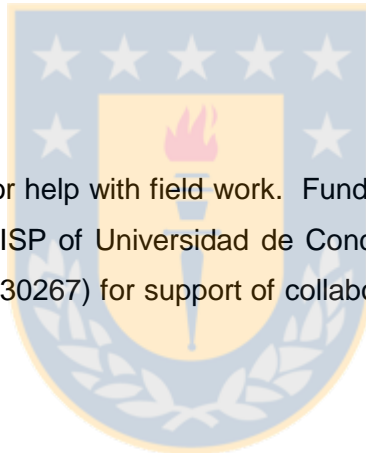
There are previous reports on the predation of horsehair worms by *Salmo trutta*, in different countries, for the United States of America (Clemens 1928, Cochran et al. 1999, Kinzinger et al. 2002), for Canada (Scott & Crossman 1964) and for New Zealand (McLennan & MacMillan 1984). For South America, Ruiz & Figueroa (2005) point out the presence of a specimen of nematomorph, not determined, inside the stomach of a brown trout in Chile, and also in native fishes like *Basilichthys australis* Eigenmann, 1928 and *Percichthys trucha* (Valenciennes, 1833). Common result for all these reports is that predation on horsehair occurs in oligotrophic aquatic systems. Salmonids we found with

*Gordius austrinus* in their stomachs correspond to adults samples that have been described as highly piscivorous (Jonsson et al. 1999, Machii et al. 1999). It is probable that *Gordius* is not an optimal prey since its biomass is low comparable to fishes or other prey items like decapods. The finding of *G. austrinus* only in 3 of 81 *S. trutta* analyzed, and only in one of 5 lakes studied, indicates trout are probably not selecting gordiids as prey, or maybe they are not abundant in the other analysed lakes (Risopatrón Lake, Las Torres Lake, Thompson Lake, Riesco Lake, Tranquilo Lake).

The results of our studies show that *G. austrinus* is part of the diet of the brown trout from Chile. Also we showed by SEM, that within the stomach of the fishes due to the digestive juices the cuticle of the horsehair worms was damaged or altered. The presence of *G. austrinus* in Risopatrón Lake allows extending its distribution for Chile (De Villalobos et al. 2006).

#### **ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank Waldo San Martín for help with field work. Funding was provided under project DIUC-Patagonia 205.310.042-ISP of Universidad de Concepción. We also acknowledge an NSF-PIRE award (OISE 0530267) for support of collaborative research on Patagonian Biodiversity.



## BIBLIOGRAPHY

- Clemens, W.A. 1928. The food of trout from the streams of Oneida County, New York State. *Trans. Amer. Fish Soc.* 58: 183-197.
- Cochran P.A, A. Kinziger & W.J. Poly. 1999. Predation on horsehair worms (Phylum Nematomorpha). *J. Fres. Ecol.* 14: 211-218.
- De Villalobos C. & M. Restelli. 2001. Ultrastructural study of cuticle and epidermis in *Pseudochordodes bedriagae* (Nematomorpha ,Gordidae). *Cell & Tiss. Res.* 305: 129-134.
- De Villalobos C., G. Ramírez, S. Chavarría & F. Zanca. 2000. Cuticular ultrastructure of *Paragordius esavianus* Carvalho and *P. varius* (Leidy) (Nematomorpha: Chordodidae: Paragordinae). *Proc. Acad. Nat. Scien. Philadelphia.* 150: 135-144.
- De Villalobos C., A. Ruml, V. Núñez, A. Schmidt-Rhaesa & F. Zanca. 2003. Paratenic hosts: larval survival strategy in *Paragordius varius* (Leidy,1851) (Gordiida, Nematomorpha). *Act. Parasitol.* 48: 98-102.
- De Villalobos C., F. Zanca & H. Ibarra-Vidal. 2006. Redescription and new records of freshwater Nematomorpha (Gordiida) from Chile, with the description of two new species. *Rev. Chil. Hist. Nat..* 78: 673-686.
- Hanelt B. & J. Janovy. 1999. The life cycle of a horsehair worm, *Gordius robustus* (Gordioidea: Nematomorpha). *J. Parasitol.* 85: 139-141.
- Hanelt B, F. Thomas & A. Schmidt-Rhaesa. 2005. Biology of the Phylum Nematomorpha. *Advan. Parasitol.* 59: 243-305.
- Jonsson N., T.F. Næsje, B. Jonsson, R. Saksgård & O. Sandlund. 1999. The influence of piscivory on life history traits of Brown trout. *J. Fish Biol.* 55:1129-1141.
- Kinziger A.P., P. Cochran & J. Cochran. 2002. Additional cases of predation on horsehair worms (Phylum Nematomorpha), with a recent record for Missouri. *Trans. Miss. Acad. Scien. Bull.* 36:11-13.
- Macchi P.J., V. Cussac, M. Alonso & M. Denegri. 1999. Predation relationships between salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in northern Patagonia. *Ecol. Fresh. Fish.* 8:227-236.
- Mclennan J.A. & B. Macmillan. 1984. The food of rainbow and brown trout in Mahaka and other rivers of Hawke's Bay, New Zealand. *New Zealand J. Marine Fresh. Res.* 18:143-158.

- Poinar G.O. Jr. 2001. Nematoda and Nematomorpha. In: Thorp JH & AP Covich (eds) Ecology and classification of North American freshwater invertebrates: 255-295. San Diego: Academic Press.
- Ponton F., C. Lebarbenchon, T. Lefébre, F. Thomas, D. Duneau, L. Marché, L. Renault, D. Hughes & D. Biron. 2006. Hairworm anti-predator strategy: a study of causes and consequences. *Parasitol.* 133:631-638.
- Ruiz V. & R. Figueroa. 2005. Primer registro de Nematomorpha Gordiida en contenidos estomacales de peces de ríos chilenos. *Bol. Soc. Biol. Concepción.* 76: 57-60.
- Schmidt-Rhaesa A. 1997. Nematomorpha. In: Scwoerbel J and P Zwick (eds) *Süßwasserfauna Mitteleuropas*: 1-124. Stuttgart: Gustav Fischer.
- Scott W. & E. Crossman. 1964. Fish occurring in fresh waters of insular Newfoundland. Queen's Printer, Ottawa Canada 124 pp.
- Thomas F., A. Schmidt-Rhaesa, G. Martin, C. Manu, P. Durand & F. Renaud. 2002. Do hairworms (Nematomorpha) manipulate the water seeking behaviour of terrestrial hosts?. *J. Evol. Biol.* 15:356-361.





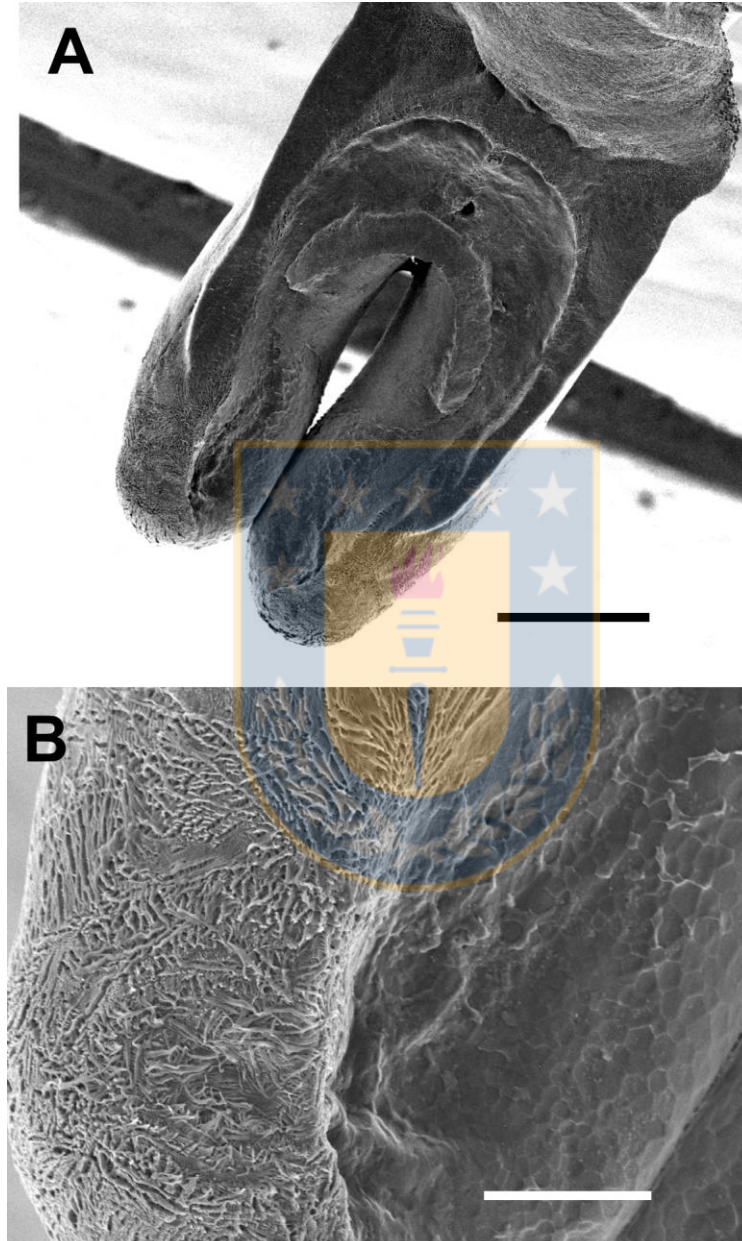


Figure 1. *Gordius austrinus*. Ventral view of the posterior end. (A) Lobes and semicircular postcloacal crescent; scale: 200 $\mu$ m. (B) Detail of one lobe showing the cuticle partially modified; scale: 50 $\mu$ m.

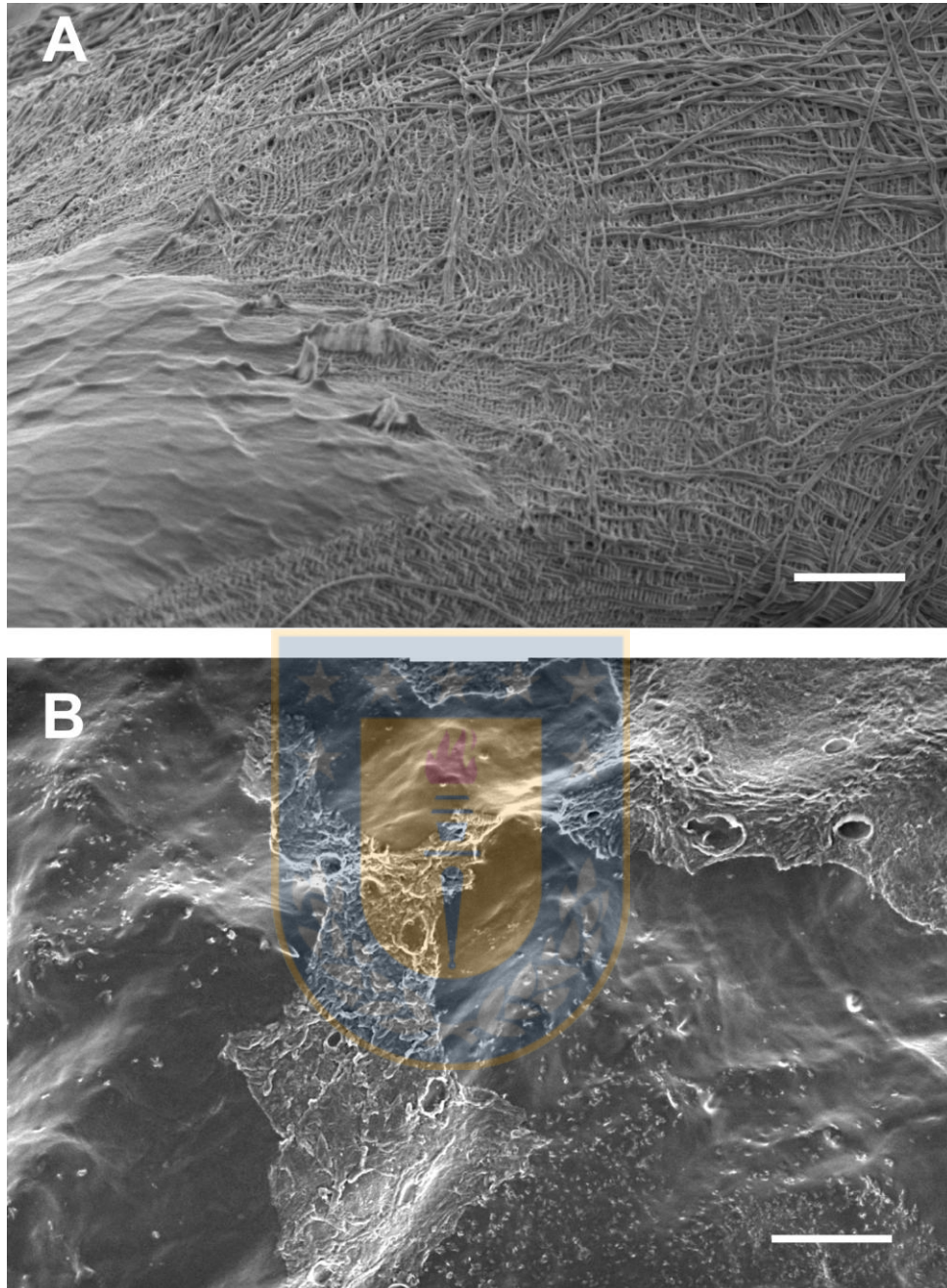


Figure 2. *Gordius austrinus*. (A) Cuticle of the medial region of the body showing the epicuticle partially destroyed; scale: 20 $\mu$ m. (B) Mid body cuticle with some mucus secretion; scale: 20 $\mu$ m.

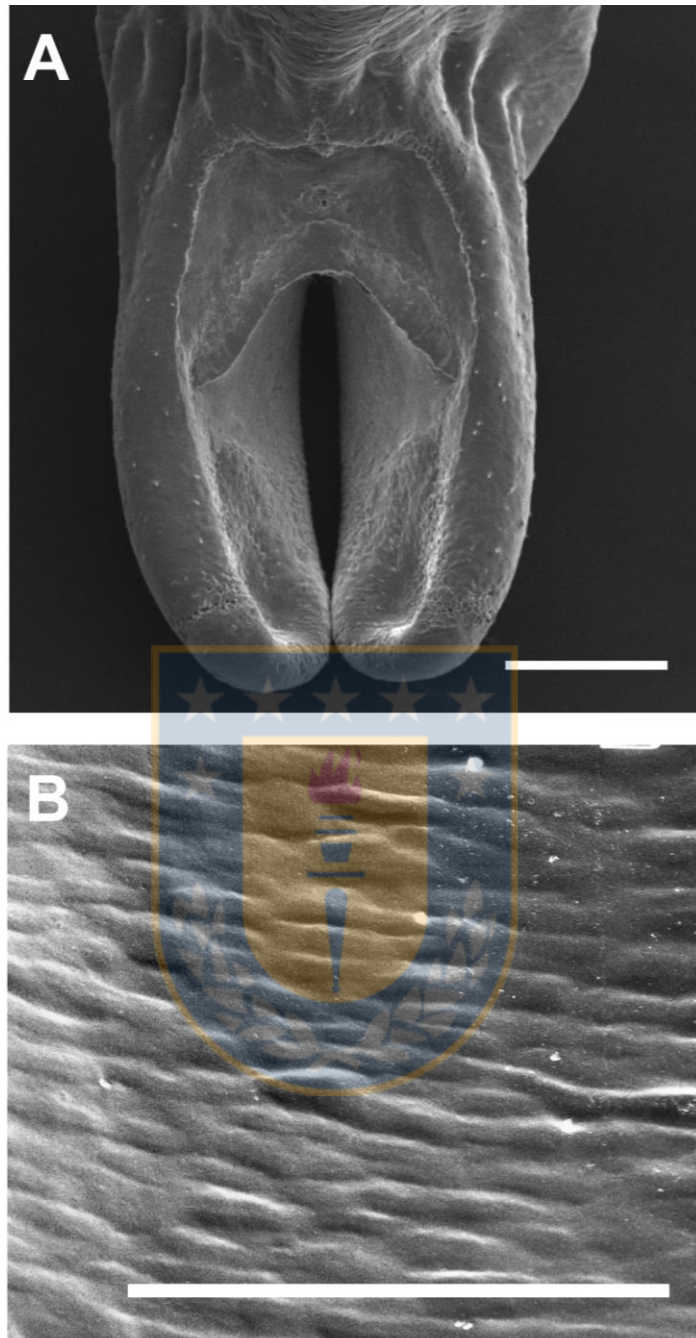


Figure 3. *Gordius austrinus*. (A) Ventral view of the posterior end showing at the apex of the lobes a spoon shaped cavity and the semicircular postcloacal crescent; scale: 200 $\mu$ m. (B) Mid body cuticle without damage; scale: 100 $\mu$ m.