



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y
OCEANOGRÁFICAS
BIOLOGÍA

Historia de colonización y dispersión del salmón Chinook
(*Oncorhynchus tshawytscha*) al norte y sur del Río Toltén mediante
aproximación computacional bayesiana (DIYABC) y polimorfismos de
nucleótido simple (SNPs)

Seminario de Título presentado a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la
Universidad de Concepción para optar al título profesional de Biólogo

Por: Leandro Vásquez Fernández
Profesor tutor: Dr. Daniel Gómez Uchida
Co-tutor: Selim Musleh Vega



Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento

Profesor tutor:

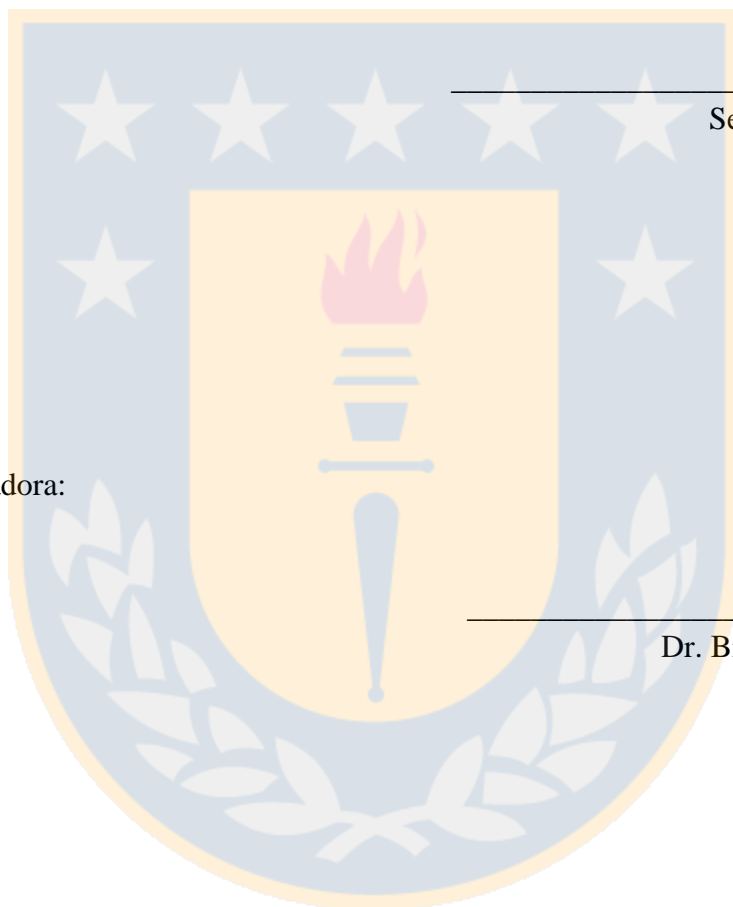
Dr. Daniel Gómez Uchida

Co-tutor:

Selim Musleh Vega

Comisión evaluadora:

Dr. Billy Ernst Elizalde



Dr. Cristian B. Canales Aguirre

DEDICATORIA

A mi familia, quienes fueron el pilar principal para que yo lograra todo esto. Todo lo que he conseguido se los debo a ellos, a su esfuerzo y sacrificio durante todos estos años.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera partir agradeciendo a mi profesor guía Daniel Gómez Uchida y a mi co-tutor Selim Musleh Vega, sin duda alguna su ayuda y apoyo fue fundamental en este proceso. Muchas gracias por la paciencia hacia mi persona durante todo este tiempo, gracias por enseñarme y motivarme siempre a mirar más allá de lo que tengo enfrente, a no cerrarme en una idea y pensar de otra forma las cosas. Finalmente, gracias por todas las reuniones en las que finalizaban con un “ánimo, vas bien encaminado, sigue así”, palabras que en los peores momentos hicieron mucho. Muchas gracias...

Al GEECLAB en general, especialmente a Diego Cañas, Carla Muñoz y Mauricio Cañas. Gracias por su ayuda en la extracción de ADN, información sobre algunos datos, con las dudas que me surgían en el camino y por siempre tener una buena disposición para ayudarme. Un gran grupo de trabajo del cual estoy feliz de haber conocido.

A mi familia, que hicieron lo imposible y mucho más por permitir que yo terminara mis estudios. Gracias por siempre estar presentes y ayudarme en todo lo que pudieran. Infinitas gracias para ellos.

A mis amigos, quienes siempre estuvieron pendiente de mi avance. Gracias por siempre preocuparse y preguntar cómo iban las cosas. Se agradece enormemente tener amigos de toda una vida y que demuestren su preocupación con uno. Muchas gracias a todos.

Finalmente, quisiera dar gracias a mí, por seguir adelante y no tirar la toalla cuando todo se veía oscuro. Gracias por siempre seguir trabajando y buscar soluciones a los problemas que en su momento parecían sin solución. De verdad, gracias.

CONTENIDOS

Resumen	8
Abstract	9
1. Introducción	10
1.1 Antecedentes históricos	12
1.2 Puntos de interés de estudio	17
2. Materiales y Métodos	19
2.1 Muestreo	19
2.2 Extracción de ADN y selección de SNPs.....	20
2.3 Distancia genética	21
2.4 Aproximación computacional Bayesiana (DIYABC)	21
2.5 Evaluación previa de escenarios	21
2.6 Evaluación de escenarios - Imperial segunda población	24
2.7 Evaluación final de escenarios	26
3. Resultados	27
3.1 Distancia genética	27
3.2 Evaluación previa de los escenarios	29
3.3 Evaluación de escenarios - Imperial segunda población	31
3.4 Evaluación final de escenarios	33
4. Discusión	35
4.1 Distancia genética	36
4.2 Evaluación previa de los escenarios	36
4.3 Evaluación de escenarios - Imperial segunda población	37
4.4 Evaluación final de escenarios	37
4.5 Dispersión del salmón Chinook	38
4.6 Extensión en la investigación	39
5. Conclusión	40
Bibliografía	41

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Figura 1. Expansión del rango de distribución del salmón Chinook en América del Sur.....	14
Figura 2. Ubicación geográfica de los haplotipos de la región de control de ADNmt de todos los rangos nativos, naturalizados e introducidos de salmón Chinook.....	15
Figura 3. Número de inmigrantes y sus poblaciones de origen identificados mediante la asignación individual bayesiana.....	16
Figura 4. Mapa ampliado de Chile en donde se pueden observar los distintos ríos utilizados en este trabajo.....	18
Figura 5. Escenarios construidos y evaluados en el software DIYABC (1-6) para la evaluación previa de escenarios.....	23
Figura 6. Escenarios construidos y evaluados en el software DIYABC (1-8) para la evaluación de escenarios - Imperial segunda población.....	25
Figura 7. Escenarios construidos y evaluados en el software DIYABC (1-3) para la evaluación final de escenarios.....	27
Figura 8. Análisis de coordenadas espaciales que representa espacialmente la relación o distancia genética entre las poblaciones.....	28
Figura 9. Probabilidad posterior de cada escenario presentados en una regresión logística de los datos para la evaluación previa de escenarios.....	30

Figura 10. Probabilidad posterior de cada escenario para la evaluación previa de escenarios, graficando su punto estimado y su intervalo de confianza (95%) según su ajuste al set de datos..... 31

Figura 11. Probabilidad posterior de cada uno de los escenarios presentados en una regresión logística de los datos para la evaluación de escenarios - Imperial segunda población..... 32

Figura 12. Probabilidad posterior de cada escenario para la evaluación de escenarios - Imperial segunda población, graficando su punto estimado y su intervalo de confianza (95%) según su ajuste al set de datos..... 33

Figura 13. Probabilidad posterior de cada escenario presentados en una regresión logística de los datos para la evaluación final de escenarios..... 34

Figura 14. Probabilidad posterior de cada escenario para la evaluación final de escenarios, graficando su punto estimado y su intervalo de confianza (95%) según su ajuste al set de datos.....35

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Sitios de estudio del salmón Chinook en Chile, periodo de muestreo, estado de vida del salmón en el momento en que fue muestreado y el número de individuos correspondiente al muestreo..... 20

Tabla 2. Resultados de la distancia genética entre las poblaciones, representados en una matriz de distancia genética de Nei de poblaciones por pares de poblaciones..... 28

RESUMEN

Estudiar los procesos de colonización y las rutas de dispersión natural de especies exóticas invasoras (EEI) es importante para desarrollar estrategias y planes de manejo para mitigar sus impactos, como la amenaza a especies nativas. El salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) migratorio es un ejemplo de EEI proveniente del hemisferio Norte y que fue introducida exitosamente en el hemisferio Sur. Esta especie ha sido capaz de colonizar y formar poblaciones asilvestradas en muchos ríos mediante dispersión natural en la zona costera. Se ha demostrado la dispersión a corta y larga distancia que esta especie realiza, sin embargo, aún falta información sobre la direccionalidad en la que ocurre esta dispersión. El objetivo de este trabajo fue investigar la historia de colonización y rutas de dispersión del salmón Chinook proveniente del Río Toltén combinando información genética de 135 polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs) y cálculos de aproximación computacional Bayesiana (DIYABC). Se analizó genotipos de salmón Chinook provenientes de los ríos Toltén, Imperial, Valdivia, Bueno y Petrohué en Chile. Se evaluó la distancia genética entre las poblaciones, la cual dio como resultado que las poblaciones de los ríos Imperial, Toltén, Valdivia y Bueno se encontraban mayormente emparentadas entre ellas a diferencia de las poblaciones de Petrohué las cuales presentaron una mayor distancia genética con el resto. La evaluación de la historia de colonización de estas poblaciones se realizó considerando un seguimiento total de 17 escenarios hipotéticos. Los resultados indicaron que las poblaciones del Río Toltén dieron origen en primer lugar a las del Río Imperial ubicado al norte, consistente con la cercanía geográfica de estas cuencas. Luego la dispersión ocurrió desde el Río Toltén hacia el sur, formando poblaciones en el Río Valdivia; salmones Chinook de este último río habrían originado las poblaciones en el Río Bueno. Estos resultados demuestran la dispersión del salmón Chinook hacia todas direcciones, siguiendo probablemente rutas que los lleven a hábitats apropiados para el desove y reproducción.

ABSTRACT

Studying the colonization processes and natural dispersal routes of invasive alien species (IAS) is important to develop strategies and management plans to mitigate their impacts, such as the threat to native species. Migratory Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) is an example of an IAS originating from the Northern Hemisphere that was successfully destroyed in the Southern Hemisphere. This species has been able to colonize and form feral populations in many rivers through natural dispersal in the coastal zone. The short and long distance dispersal that this species performs has been demonstrated, however, information on the direction in which this dispersal occurs is still lacking. The objective of this work was to investigate the colonization history and dispersal routes of Chinook salmon from the Río Toltén by combining genetic information from 135 single nucleotide polymorphisms (SNPs) and Bayesian computational approximation (DIYABC) calculations. Chinook salmon genotypes from the Toltén, Imperial, Valdivia, Bueno and Petrohué rivers in Chile were analyzed. The genetic distance between the populations was evaluated, which resulted in the populations of the Imperial, Toltén, Valdivia and Bueno rivers being mostly related to each other, unlike the populations of Petrohué, which presented a greater genetic distance with the rest. The evaluation of the colonization history of these populations was carried out considering a total follow-up of 17 hypothetical scenarios. The results indicated that the populations of the Río Toltén gave rise in the first place to those of the Río Imperial located to the north, consistent with the geographical proximity of these basins. Then the dispersion occurred from the Toltén River to the south, forming populations in the Valdivia River; Chinook salmon from the latter river would have originated the populations in the Río Bueno. These results demonstrate the dispersal of Chinook salmon in all directions, probably following routes that lead to habitats suitable for spawning and reproduction.

1. INTRODUCCIÓN

Transportar especies fuera de su área nativa de distribución es una acción que los seres humanos han realizado históricamente, ya que distintos animales y plantas los han acompañado en sus distintos viajes, promoviendo la introducción de especies (Capdevila-Argüelles *et al.* 2013). Las introducciones pueden ser accidentales, como el transporte de ratas (*Rattus* sp) en barcos o especies acuáticas que viajan en agua de lastre de estos mismos; o deliberadas, como lo son el caso de mascotas como perros (*Canis familiaris*) y gatos (*Felis catus*) que han acompañado al humano a nuevas tierras (Ríos & Vargas 2003). La propagación de especies exóticas invasoras (EEIs) amenazan a la riqueza biológica natural de la Tierra (McNeely *et al.* 2001). Estas afectan a las especies nativas mediante diferentes mecanismos, entre los cuales destacan la competencia por alimento y espacio, la depredación, alteración del hábitat, la transferencia de patógenos y la introducción de parásitos y enfermedades (Mendoza Alfaro & Osorio 2014)

Al hablar de especies introducidas se distingue una especie exótica de una invasora, considerando a estas últimas como un subconjunto de las primeras. Se refiere como especies exóticas a todas aquellas que han sido introducidas, o que son ajenas a la zona geográfica nativa original; mientras que el concepto de EEI implica la capacidad para colonizar, al igual que para dispersarse en diferentes hábitats naturales (Ríos & Vargas 2003). Estas EEIs pueden competir, introducir patógenos e incluso mezclarse genéticamente con poblaciones nativas si no existe aislamiento reproductivo. Las EEIs se caracterizan por su capacidad de adaptación y colonización, lo que les permite una rápida dispersión y asentamiento en los hábitats ocupados (Montori *et al.* 2007). En este punto las aguas continentales son un buen escenario para las invasiones de especies exóticas, esto debido a que, en comparación con los sistemas terrestres, las aguas continentales son muy vulnerables a la introducción involuntaria o deliberada de especies y su posterior propagación. Esta vulnerabilidad es el efecto de los usos humanos intensivos y de los vínculos naturales entre arroyos y lagos, los efectos del flujo de agua y la

capacidad de dispersión de los organismos acuáticos (Gherardi 2008; Elvira 1997). Los peces son el grupo de animales acuáticos más introducidos en el mundo y las especies que presentan carácter invasor son cada vez más reconocidas como un importante contribuyente a la amenaza de extinción de otras especies nativas (Restrepo-Santamaría & Álvarez-León 2013).

La familia Salmonidae (salmónidos; salmones y truchas) son la principal familia de peces introducida a nivel mundial (Miloch 2016). Esta introducción es de ocurrencia común y en la mayoría de los casos es por motivos socioeconómicos y desarrollo de la pesca recreativa y artesanal (Miloch 2016; Restrepo-Santamaría & Álvarez-León 2013). Los salmones del Pacífico del género *Oncorhynchus* son originarios del Pacífico Norte y fueron propagados intensamente en aguas continentales chilenas, entre los cuales se encuentra el salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) introducido a través de iniciativas privadas e impulsadas por el gobierno para desarrollar la pesca recreativa y comercial, así como la acuicultura (Gomez-Uchida *et al.* 2018). Morfológicamente, el salmón Chinook se distingue del resto de las especies de *Oncorhynchus* por su gran tamaño, por presentar pequeñas manchas negras en ambos lóbulos de la aleta caudal y la zona superior de la línea lateral y por presentar pigmentación negra en la base de las encías (Pascual *et al.* 2003).

El salmón Chinook se introdujo en Chile a finales de la década del 1970 (Correa & Gross 2007). Hacia fines de la década del 1990, la propagación de salmónidos chilenos pasó completamente de la cría en mar abierto o “*sea-ranching*” a la acuicultura en balsas jaulas. Como resultado del “*sea-ranching*” miles de peces escaparon cada año y muchos de esos escapes estaban mal documentados (Correa & Moran 2017), por lo que además de las introducciones, se han originado muchas poblaciones a partir de propagación artificial documentada y naturalmente mediante dispersión (Gómez-Uchida *et al.* 2018; Astorga *et al.* 2008).

Los estudios genéticos moleculares proporcionan una buena oportunidad para entender estas relaciones, migraciones y evolución de las poblaciones naturales. Entre los años 1960 y 1970 se inicia la ecología molecular y desde entonces ha ido incorporando nuevas metodologías para el desarrollo de marcadores moleculares

(Seeb *et al.* 2011) entre los cuales se encuentran los polimorfismos de nucleótido simple (SNP), que son el tipo más abundante de marcador genético y su alta densidad los hace ideales para estudiar la herencia de regiones genómicas (Baird *et al.* 2008). Los SNPs tienen varias ventajas clave para los estudios genéticos lo que ha permitido que aumente su popularidad en los últimos años. Algunas de estas ventajas incluyen la alta abundancia a lo largo del genoma, ensayos simultáneos de miles de marcadores y presencia en las regiones codificantes y no codificantes (Yañez *et al.* 2014).

La disponibilidad de las técnicas moleculares, junto al aumento de la potencia informática, han promovido el desarrollo de métodos inferenciales, entre los cuales destaca el método de cálculo bayesiano aproximado (ABC) (Cornuet *et al.* 2014). Este método proporciona una aproximación de la distribución posterior de las probabilidades del modelo y / o valores de parámetros mediante la simulación de datos con parámetros extraídos de distribuciones a priori especificadas y reteniendo valores que producen conjuntos de datos similares a los datos observados (Robinson *et al.* 2014).

1.1 Antecedentes históricos

Después de muchos intentos fallidos de introducción y retorno (el primero en Santiago, 1886), el salmón Chinook fue introducido exitosamente en Chile en el año 1976 bajo un experimento comercial de “*sea-ranching*” en Chiloé (Correa & Gross 2007). En 1979 cientos de salmones Chinook adultos regresaron del océano demostrando por primera vez la viabilidad de esta especie en aguas del Pacífico sur (Fig. 1.A). Correa & Gross (2007) obtienen como resultado que el salmón Chinook, luego de establecerse en Curaco de Vélez (Chiloé), fue colonizando ríos cercanos a su punto de introducción. Los primeros avistamientos sobre salmón Chinook en otros ríos ocurrieron durante el año 1984 en los ríos Yelcho y Palena (Fig. 1.A), ríos los cuales su desembocadura está a no más de 200 km al sureste de la zona de introducción en Chiloé. En la década de 1990 se informó sobre la presencia de adultos de salmón Chinook en el Río Maullín y en una sección corta de un brazo del

Río Petrohué (Fig. 1.B) observando nuevamente la condición en la colonización de aproximadamente 200 km de distancia.

Un caso similar ocurrió con la introducción del salmón Chinook en Nueva Zelanda. Entre los años 1901 y 1907 fueron liberados aproximadamente 1,5 millones de juveniles de salmón Chinook en el Río Waitaki. Luego de 15 años la especie se había dispersado y colonizado naturalmente varios ríos hasta 230 km hacia el norte desde su punto de introducción (Correa & Gross 2007). Al igual que en Nueva Zelanda, luego de 15 años de iniciado el programa de introducción en Chile, el salmón Chinook se fue dispersando y estableciendo en cuencas geográficamente cercanas, avanzando en radios de aproximadamente 200 km, informando así avistamientos de individuos tanto al norte en los ríos Bueno y Toltén como hacia el sur llegando a encontrar individuos en el Río Serrano (Fig. 1.C). Para entonces, se deducía que el salmón Chinook colonizaba nuevas cuencas cercanas a su cuenca de origen, aproximadamente en un radio de 200km a través de una dispersión a corta distancia (Apoyado por la evidencia observada en Nueva Zelanda), con direccionalidad tanto norte como sur, por lo que con el tiempo esta especie sería capaz de colonizar gran parte de la costa del Pacífico sur (Fig. 1.D)

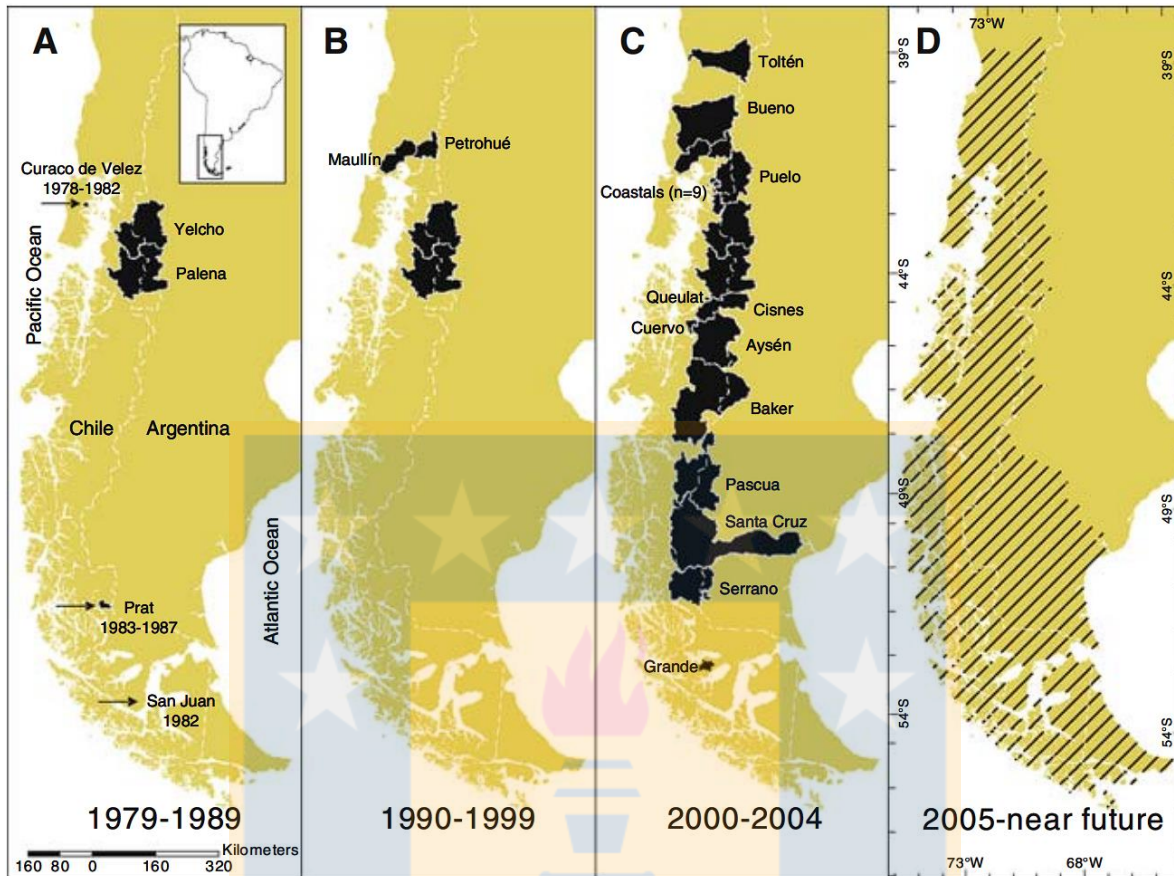


Figura 1: Expansión del rango de distribución del salmón Chinook en América del Sur. Ubicación y año de liberación de juveniles se señalan con flechas en el panel A. Áreas negras muestran las primeras colonizaciones del salmón Chinook luego de su introducción (A, B) e informaciones sobre avistamientos de nuevos individuos, estudios empíricos, entrevistas con pescadores y muestras de campo realizada por los autores (C). El panel D muestra el área general donde los autores sugieren la futura expansión de la especie durante las próximas generaciones. Imagen extraída de Correa & Gross (2007).

Luego gracias al trabajo realizado por Riva-Rossi y colaboradores (2012) se observa dispersión a larga distancia con ayuda de la detección de haplotipos en sitios muy distantes a su punto de introducción. Allí se observa el haplotipo TSA15 que se introdujo en la década del 1990 desde Nueva Zelanda (Fig. 2.B) a las poblaciones de Corcovado, ubicadas al norte de Chile (Fig. 2.C). Dicho haplotipo se encontraría por primera vez en los registros en el Río Vargas durante el año 2000, 700 km al sur de su punto de introducción (Fig. 2.C). Del mismo modo, los haplotipos TSA14 y TSA10.3 luego de su introducción al sur de Chile, en los ríos Ovando y Serrano

respectivamente, fueron encontrados con alta frecuencia a más de 1000 km al norte de su punto de introducción (Fig. 2.C). Contradictoriamente a la información entregada por Correa & Gross (2007), los haplotipos TSA14 y TSA10.3 no se encontraron en las poblaciones del Río Prat que era la población geográficamente más cercana, logrando que tome fuerza una hipótesis general sobre una dispersión no contigua de salmón Chinook.

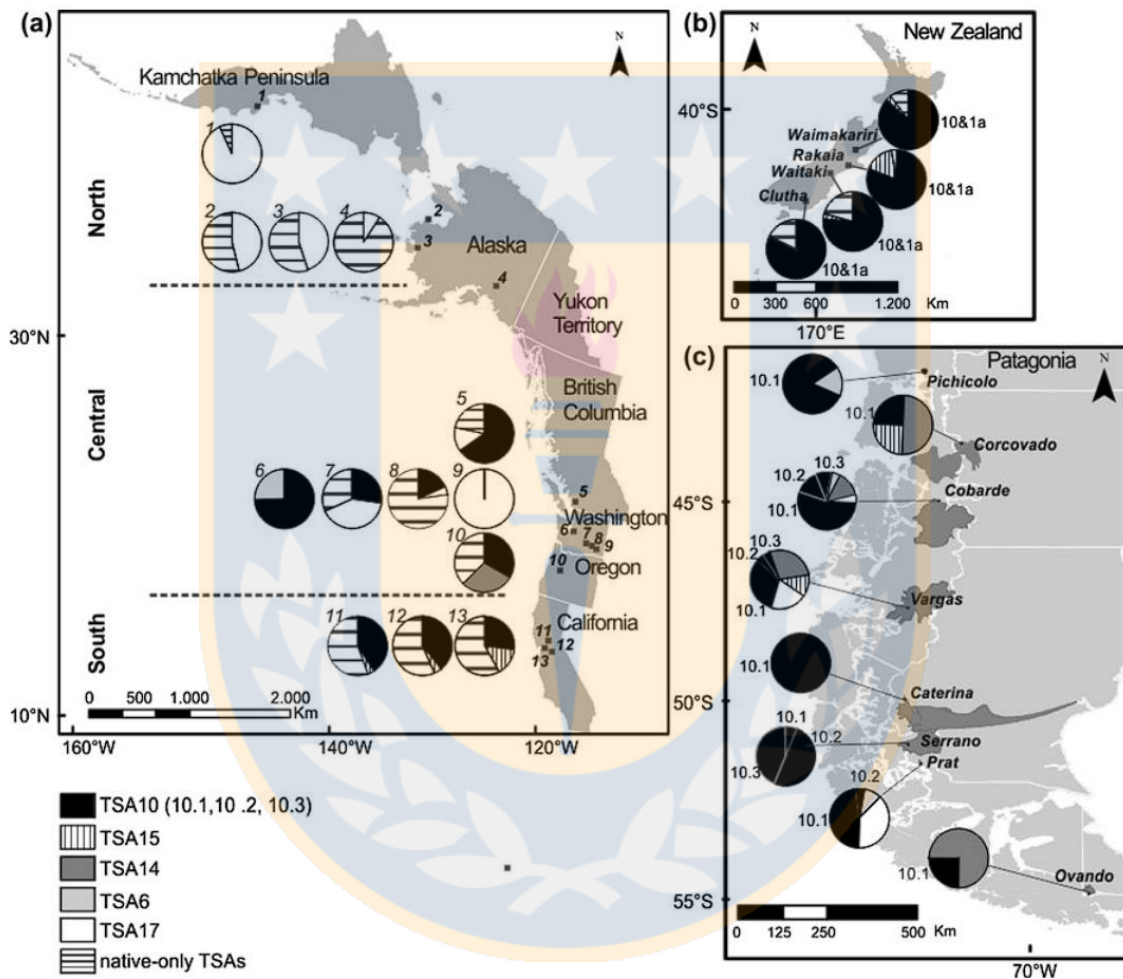


Figura 2: Ubicación geográfica de los haplotipos de la región de control de ADNmt de todos los rangos nativos (a), naturalizados (b) e introducidos (c) de salmón Chinook utilizados por Riva-Rossi *et al.* (2012). Se observa la distinta simbología de los haplotipos presentes en este estudio. En (a), el rango nativo de salmón Chinook fue dividido en tres regiones (norte, centro y sur). En (b), se agruparon los haplotipos TSA1a y 10. En (c), las distintas frecuencias de haplotipos y los lugares en donde se encuentran.

Más tarde, el trabajo realizado por Gomez-Uchida y colaboradores (2018) identifica dispersión tanto a corta como a larga distancia, confirmando dos propuestas anteriormente mencionadas. La detección de inmigrantes realizada dio como resultados que el flujo de genes ocurría de poblaciones artificiales a naturales (del Río Cobarde al Río Vargas) y de poblaciones naturales hacia artificiales (del Río Vargas al Río Prat) (Fig. 3). Del mismo modo se observó dispersión entre poblaciones naturales adyacentes (ríos Serrano y Vargas en Chile, Caterina y Santa Cruz en Argentina) indicando que la dispersión puede ocurrir en todas las direcciones posibles entre poblaciones adyacentes. La detección de inmigrantes también encontró evidencia de dispersión a larga distancia bidireccional entre los ríos Caterina en Argentina y Cobarde en Chile. Dicha dispersión ocurriría del Océano Pacífico al Atlántico y viceversa.

Immigrating to	Emigrating from								
	ALP	PIC	PET	COB	VAR	SER	PRA	SAC	CAT
ALP	-								
PIC		-							
PET		1	-						
COB				-					3
VAR				3	-				
SER					2	-			
PRA					2		-		
SAC								-	2
CAT				1					-

Figura 3: Número de inmigrantes y sus poblaciones de origen identificados mediante la asignación individual bayesiana. Los colores oscuros representan valores máximos. Presente en la imagen los ríos Allipén (ALP), Pichicolo (PIC) Petrohué (PET), Cobarde (COB), Vargas (VAR), Serrano (SER), Prat (PRA), Santa Cruz (SAC) y Caterina (CAT). Extracto de Gómez-Uchida *et al.* (2018).

1.2 Puntos de interés de estudio

En Chile, los ríos Imperial y Toltén de la región de la Araucanía, Valdivia y Bueno de la región de Los Ríos y Petrohué de la región de Los Lagos cuentan actualmente con poblaciones de salmón Chinook establecidas (Fig. 4). Las poblaciones de salmón Chinook pertenecientes a los ríos Toltén y Petrohué habrían sido formadas mediante dispersión artificial (Gomez-Uchida *et al.* 2018). Por otra parte, se introdujeron huevos fertilizados de salmón Chinook, provenientes de los Estados Unidos, en los ríos Bueno e Imperial; sin embargo, en ninguno de los ríos hubo individuos, en estado adulto, que hayan retornado para desovar (Correa & Gross 2007). El salmón Chinook es anádromo, lo que quiere decir que migra al mar como juveniles y luego retornan por *homing* a desovar en su etapa adulta (Pascual *et al.* 2003). Esta tendencia de los adultos a regresar a su área natal para desovar se conoce como *homing* (Quinn *et al.* 1991). En cuanto al Río Valdivia, no hay reportes sobre la introducción del salmón Chinook (Correa & Gross 2007). Como se mencionaba anteriormente, pese a todo esto, actualmente los ríos Bueno, Imperial y Valdivia cuentan con poblaciones de salmón Chinook, las cuales se podrían haber originado a partir de una dispersión natural de individuos proveniente de poblaciones formadas mediante dispersión artificial.

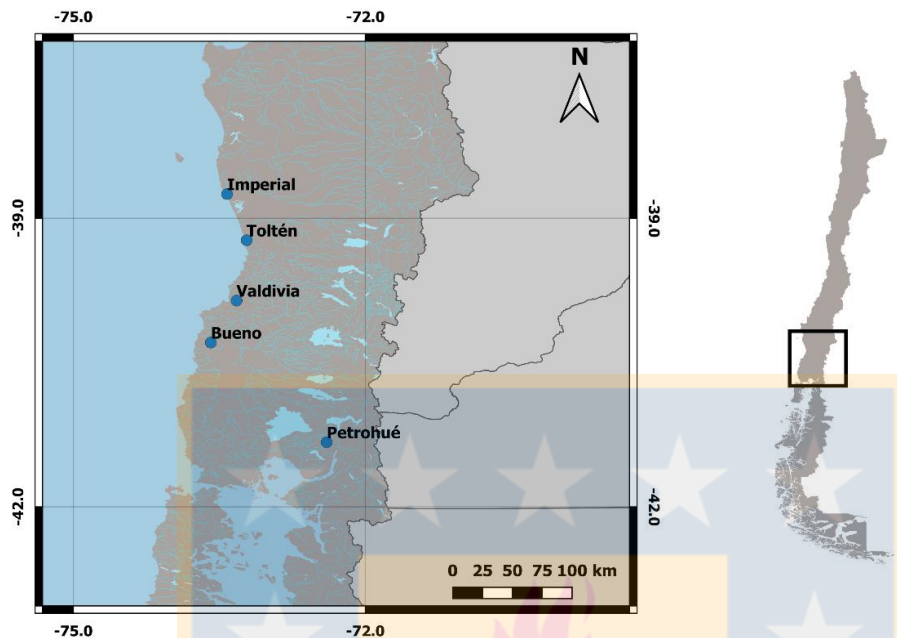


Figura 4: Mapa ampliado de Chile en donde se pueden observar los distintos ríos utilizados en este trabajo que cuentan con poblaciones de salmón Chinook. Con puntos azul y una leyenda se observa cada uno de los ríos. con gris oscuro se representa Chile y con gris claro el país de Argentina.

Se reconoce que durante el *homing* algunos peces se extravían y desovan en ríos no natales. Desviarse de los ríos natales forma parte esencial para la colonización de nuevos hábitats (Quinn *et al.* 1991). De las especies de salmónidos que habitan en el Pacífico, el salmón Chinook es quien alcanza el mayor tamaño y las más largas migraciones (Soto *et al.* 2007), lo que le permitiría llegar a muchos lugares tanto cercanos como lejanos. Los resultados obtenidos por Musleh *et al.* (2020), usando estructura genética, análisis de poblaciones mixtas y SNPs, demuestran que la mayoría de los adultos de salmón Chinook muestreados en dos zonas costeras en Chile, frente al Río Toltén y en el Golfo de Ancud, probablemente se habrían originado de las cuencas de agua dulce más cercanas. Teniendo esto último en cuenta es que se hipotetiza que el salmón Chinook se habría dispersado y colonizado los distintos ríos siguiendo un orden según la distancia geográfica que

presentan dichos ríos con su origen, colonizando en primer lugar el río más cercano geográficamente y así sucesivamente. Para abordar el tema es que nuestro objetivo consiste en estudiar y comprender el proceso de dispersión del salmón Chinook y la colonización de nuevas poblaciones originadas mediante dispersión natural en tres cuencas de la zona centro-sur de Chile.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Muestreo

Viajamos a Caleta La Barra ubicada en Toltén, región de la Araucanía, Chile. Allí se obtuvieron muestras del proceso axilar del salmón Chinook para su posterior extracción de ADN. Dicha actividad fue realizada durante los meses de diciembre y febrero del 2020 – 2021, meses en los cuales se permite la pesca de salmón Chinook (Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. 2018).

Las muestras para el resto de las poblaciones fueron facilitadas por el Laboratorio de Genómica en Ecología, Evolución y Conservación (GEECLAB) del Departamento de Zoología de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanografía de la Universidad de Concepción. Debido al trabajo que realizan todos los años muestreando salmones en distintos ríos de Chile es que aportaron con una colección de muestras que van desde el año 2013 hasta el 2021, obteniendo así 342 individuos pertenecientes a un total de 9 tributarios de 5 cuencas para evaluar (Tabla 1).

Tabla 1: Sitios de estudio del salmón Chinook en Chile, periodo de muestreo, estado de vida del salmón en el momento en que fue muestreado y el número de individuos correspondiente al muestreo. Se indica la heterocigosidad observada (Ho) y la heterocigosidad esperada (He) para cada cuenca principal.

Región	Cuenca principal	Río/Tributario	Periodo de muestreo	Estado de vida	Nº de individuos	Ho	He
Araucanía	Imperial	Imperial	2020 - 2021	Adultos	47	0.294	0.300
	Toltén	Allipén	2020	Juveniles	48	0.291	0.291
			2021	Cadáveres	23		
		Sahuelhue	2016, 2020	Juveniles	77	0.291	0.297
			2021	Cadáveres	4		
		La Barra	2016 - 2021	Adultos	50	0.300	0.301
Los Ríos	Valdivia	CuaCua	2016	Juveniles	14	0.285	0.280
	Bueno	Rininahue	2021	Cadáveres	10	0.303	0.291
Los Lagos	Petrohué	HuenuHuenu	2013	Cadáveres	18	0.297	0.283
		Los Patos	2013	Cadáveres	30	0.304	0.299
		Pata	2013	Cadáveres	21	0.302	0.286

2.2 Extracción de ADN y selección de SNPs

Se realizó la extracción de ADN utilizando el kit de extracción Macherey-Nagel NucleoSpin® Tissue siguiendo las instrucciones del fabricante. El panel total de SNPs fue filtrado y seleccionado sólo aquellos que presentaron un porcentaje de tipificación igual o mayor al 80%, lo que dejó 135 SNPs.

2.3 Distancia genética

Medimos la distancia genética entre las distintas poblaciones utilizando GenAlex ver. 6.5 (Peakall & Smouse 2006) para poder postular una única población artificial como el punto de origen del resto de las poblaciones formadas naturalmente.

2.4 Aproximación computacional Bayesiana (DIYABC)

DIYABC es un software que permite realizar análisis completo de la historia de la población, eventos de divergencia, eventos de mezcla y cambios en los tamaños poblacionales mediante el cálculo bayesiano aproximado con datos de polimorfismo de un solo nucleótido (SNP) o Microsatélites. DIYABC se puede utilizar para comparar escenarios evolutivos competitivos, cuantificar su soporte relativo y estimar parámetros para los distintos escenarios (Cornuet *et al.* 2014). Los escenarios utilizados en este trabajo se construyen a modo de hipótesis sobre lo que pudo haber ocurrido con la historia de las poblaciones. Para todos los escenarios presentados posteriormente, se utilizó el panel total de 135 SNPs, las 4 grandes poblaciones pertenecientes a los distintos ríos evaluados (Imperial, Toltén, Valdivia y Bueno), el tamaño efectivo de la población (definido con límites entre 10 y 1000) y el tiempo presentado en generaciones (definido con límites entre 1 y 100). Se les otorgó tanto al tamaño efectivo de la población como al tiempo un intervalo amplio para evitar cometer el error de limitar los resultados a los valores ajustados que pudiésemos establecer.

2.5 Evaluación previa de escenarios

Abordamos la dispersión del salmón Chinook de una manera jerárquica, evaluando en primer lugar la población que se habría formado primero gracias a aportes directos del Río Toltén. Luego se evaluó la posición del resto de las poblaciones en esta historia de colonización y ruta de dispersión. Finalmente, se hizo un último análisis en el cual se presenta el escenario seleccionado por las evaluaciones anteriores y dos escenarios que reflejan nuestra hipótesis propuesta sobre una dispersión hacia las cuencas más cercanas geográficamente.

Se utilizó el software DIYABC para evaluar la historia de colonización y ruta de dispersión del salmón Chinook. Evaluamos un total de 6 escenarios con la finalidad de descubrir la población que se formó siguiente al Toltén (Fig. 5). Esto con la finalidad de obtener una gama de escenarios a evaluar más acotada y que sean realmente probables. Los distintos escenarios contemplan a cada una de las poblaciones (Imperial, Bueno y Valdivia) como la segunda población formada mediante dispersión proveniente del Río Toltén. Lo que se traduce en dos escenarios con Imperial como segunda población formada por las poblaciones del Río Toltén (Fig. 5 - Escenario 1 & 2), dos escenarios con Bueno como segunda población (Fig. 5 - Escenario 3 & 4) y dos escenarios con Valdivia como segunda población (Fig. 5 - Escenarios 5 & 6).



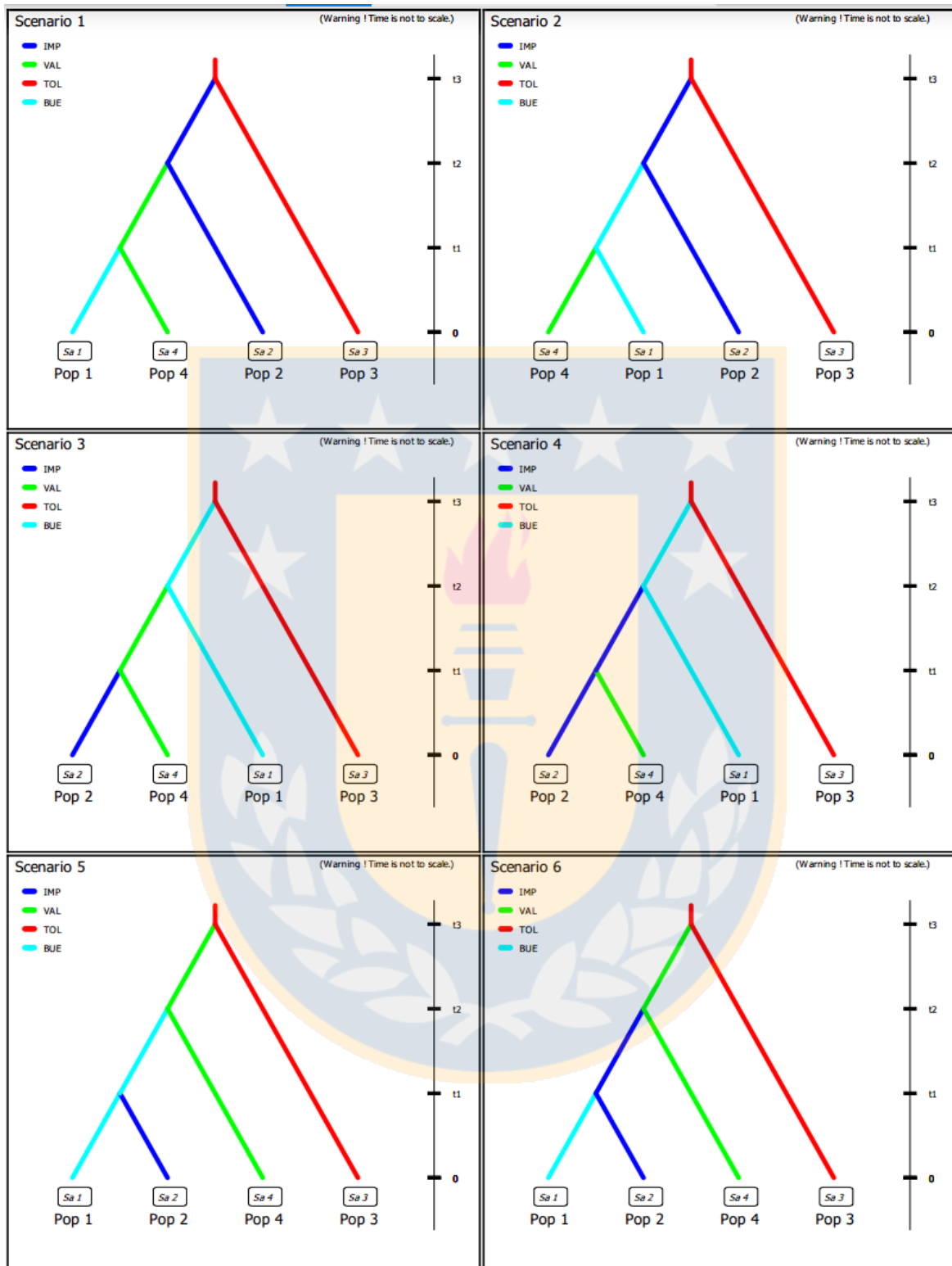
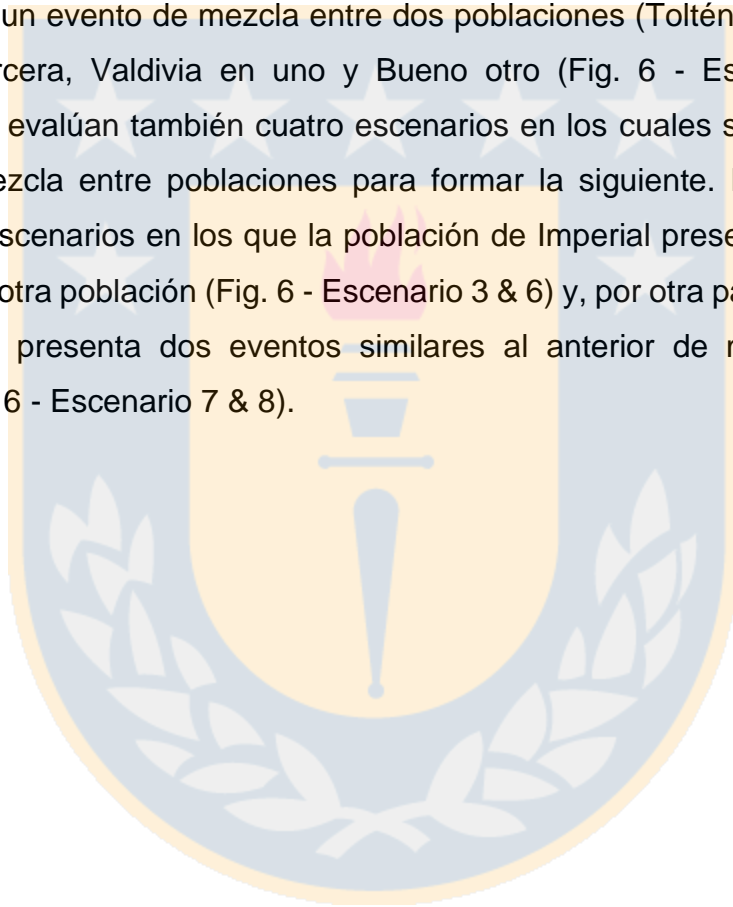
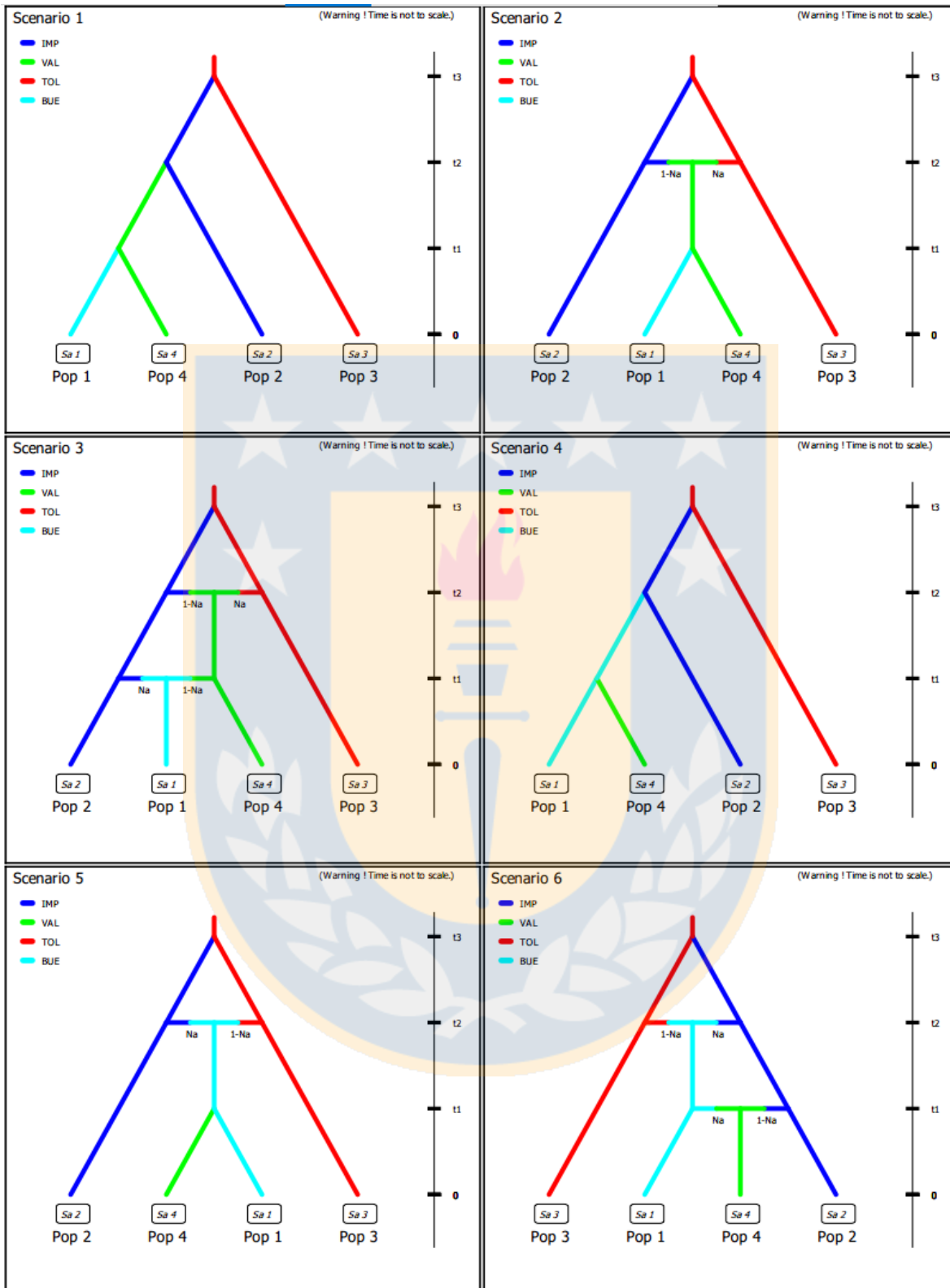


Figura 5: Escenarios construidos y evaluados en el software DIYABC (1-6). Los escenarios presentan a cada una de las distintas poblaciones en la posición siguiente al Río Toltén. Poblaciones: Toltén (Rojo), Imperial (Azul), Valdivia (Verde), Bueno (Calipso).

2.6 Evaluación de escenarios - Imperial segunda población

Se construyeron y evaluaron 8 escenarios en los que se muestran distintas rutas de dispersión y en distintas direcciones a partir de la población del Río Toltén como un único punto de origen y con el Río Imperial como segunda población (Fig. 6). Dentro de los escenarios evaluamos dos que presentan una dispersión lineal simple, en el que tanto las poblaciones de Valdivia y Bueno se ubican en tercera posición, originadas por Imperial (Fig. 6 - Escenario 1 & 4). Luego tenemos dos escenarios que presentan un evento de mezcla entre dos poblaciones (Toltén e Imperial) para formar una tercera, Valdivia en uno y Bueno otro (Fig. 6 - Escenario 2 & 5). Finalmente, se evalúan también cuatro escenarios en los cuales se presentan dos eventos de mezcla entre poblaciones para formar la siguiente. En primer lugar, tenemos dos escenarios en los que la población de Imperial presenta dos eventos de mezcla con otra población (Fig. 6 - Escenario 3 & 6) y, por otra parte, la población de Toltén que presenta dos eventos similares al anterior de mezcla con otra población (Fig. 6 - Escenario 7 & 8).





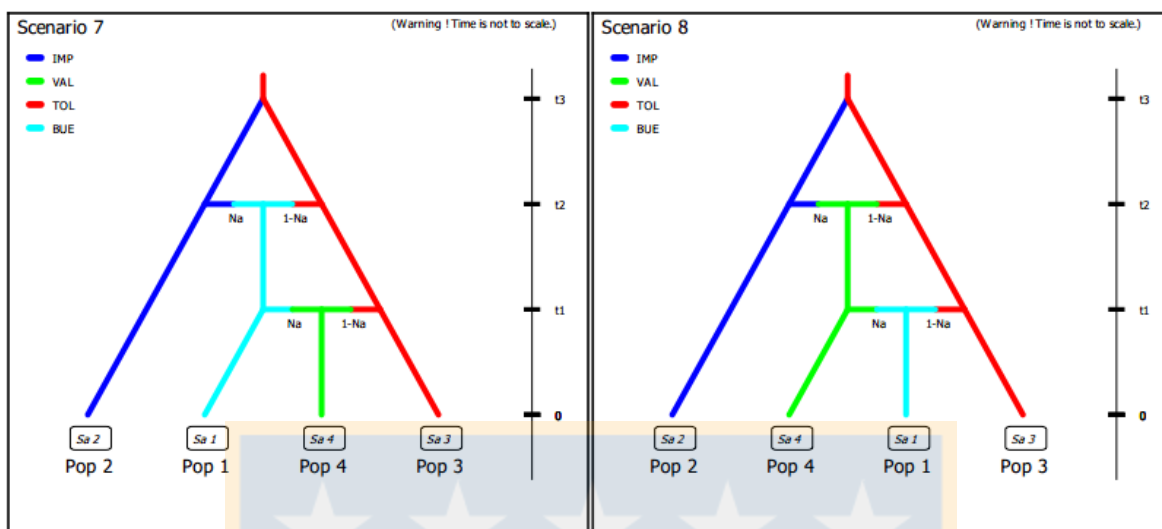


Figura 6: Escenarios construidos y evaluados en el software DIYABC (1-8). Cada escenario cuenta con distintas posibilidades sobre la ruta de dispersión del salmón Chinook partiendo de Toltén como población de origen e Imperial como segunda población formada por Toltén. Poblaciones: Toltén (Rojo), Imperial (Azul), Valdivia (Verde), Bueno (Calipso).

2.7 Evaluación final de escenarios

Finalmente, se evaluaron 3 escenarios (Fig. 7). Dentro de los escenarios se encuentra el escenario con mayor probabilidad después de los análisis previamente descritos (Fig. 7 - Escenario 1) y dos escenarios que representan y ponen a prueba nuestra hipótesis propuesta sobre una dispersión hacia las cuencas geográficamente más cercanas (Fig. 7 - Escenario 2 & 3).

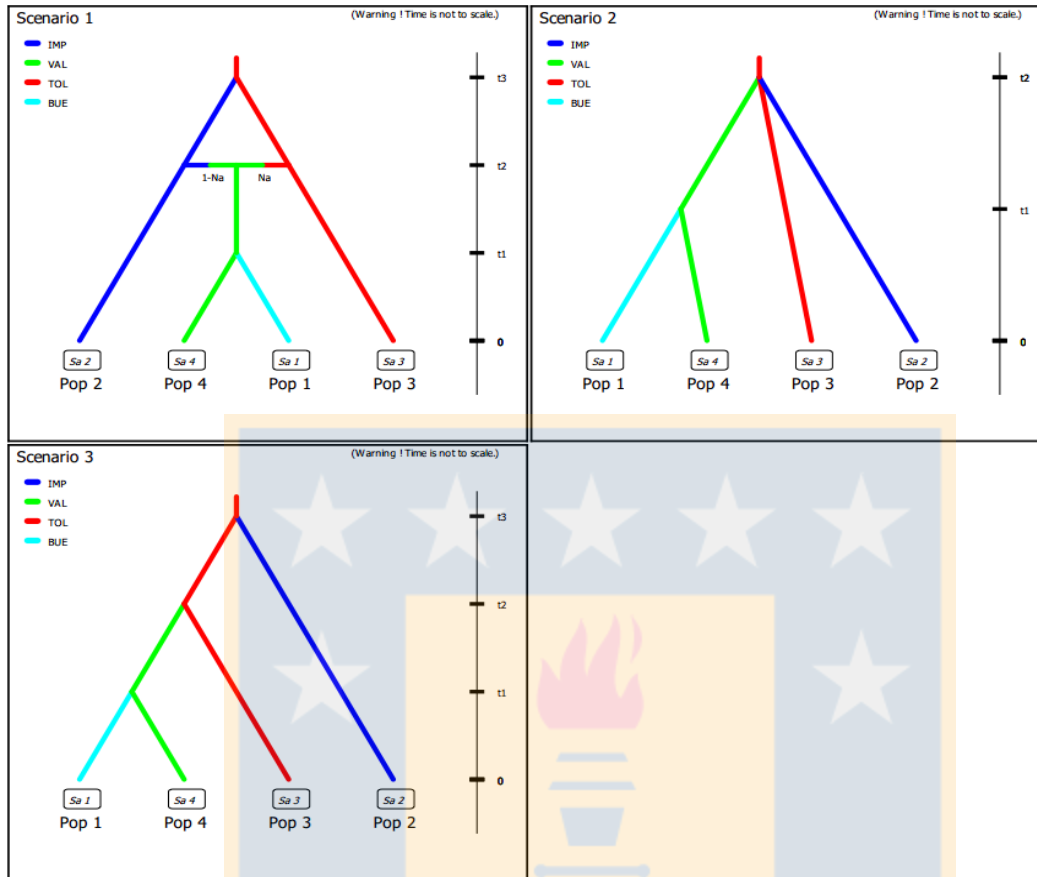


Figura 7: Escenarios construidos y evaluados en el software DIYABC (1-3). El escenario 1 es el que obtuvo una mayor probabilidad en análisis anteriores. Escenario 2 & 3 representan la misma ruta de dispersión, con diferencia en el tiempo en el que se dio dicha dispersión. Poblaciones: Toltén (Rojo), Imperial (Azul), Valdivia (Verde), Bueno (Calipso).

3. RESULTADOS

3.1 Distancia genética

Los resultados obtenidos en cuanto a la distancia genética demuestran que las poblaciones asociadas a Petrohué (HuenuHuenu, Los Patos y Pata) presentan una mayor distancia genética con el resto de las poblaciones (Tabla 2), distancia que se observa gráficamente en un análisis de coordenadas principales (Fig. 8). Esta distancia nos permite descartar, en este trabajo, a las poblaciones de Petrohué como potencial punto de origen, ya que el resto de las poblaciones se ven mayormente emparentadas con las poblaciones de Toltén.

Tabla 2: Matriz de distancia genética de Nei de poblaciones por pares.

Allipén	CuaCua	HuenuHuenu	La Barra	Los Patos	Pata	Pto Saavedra	Rininahue	Sahuelhue	
0,000									Allipén
0,030	0,000								CuaCua
0,083	0,099	0,000							HuenuHuenu
0,004	0,026	0,073	0,000						La Barra
0,079	0,100	0,012	0,069	0,000					Los Patos
0,082	0,105	0,012	0,075	0,010	0,000				Pata
0,006	0,032	0,073	0,005	0,070	0,073	0,000			Pto Saavedra
0,025	0,024	0,081	0,020	0,080	0,083	0,021	0,000		Rininahue
0,003	0,031	0,083	0,005	0,078	0,082	0,006	0,027	0,000	Sahuelhue

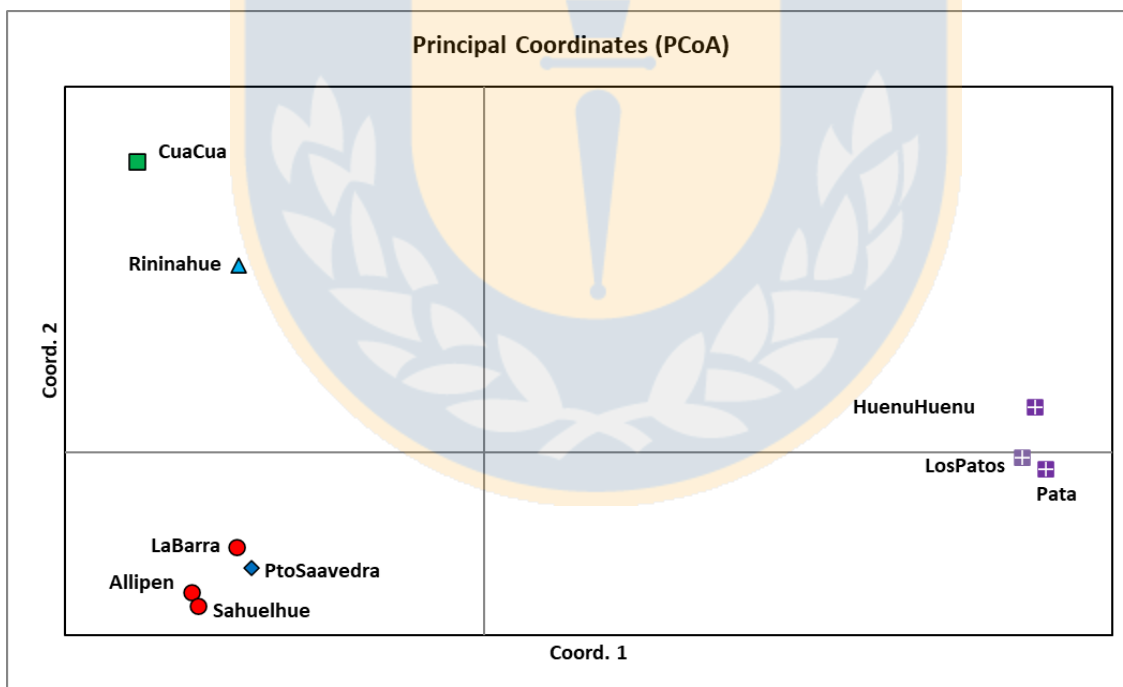


Figura 8: Análisis de coordenadas espaciales que representa espacialmente la relación o distancia genética entre las poblaciones (X: 72,12%. Y: 12,91%). Formas y colores iguales representan a una cuenca geográfica formada por uno o más tributarios. Toltén: círculos rojos, Imperial: rombos azules, Valdivia: cuadrados verdes, Bueno: triángulos calipsos, Petrohué: cuadrados morados con cruz blanca.

3.2 Evaluación previa de escenarios

Los resultados obtenidos por la evaluación en la que se buscaba a la primera población formada directamente por el Río Toltén demostraron que los escenarios 1 y 2 presentan una mayor probabilidad posterior respecto al resto de los escenarios (Fig. 9). Dichos escenarios presentan a la población del Río Imperial como la primera población formada por la población del Río Toltén mediante el proceso de dispersión. Por otra parte, cabe destacar que los otros cuatro escenarios presentan una probabilidad posterior prácticamente nula, en los cuales los valores del intervalo de confianza incluyen al 0 (Fig. 10), por lo que la población del Río Imperial sería la primera población en recibir aportes directamente de las poblaciones del Río Toltén para su posterior fundación.



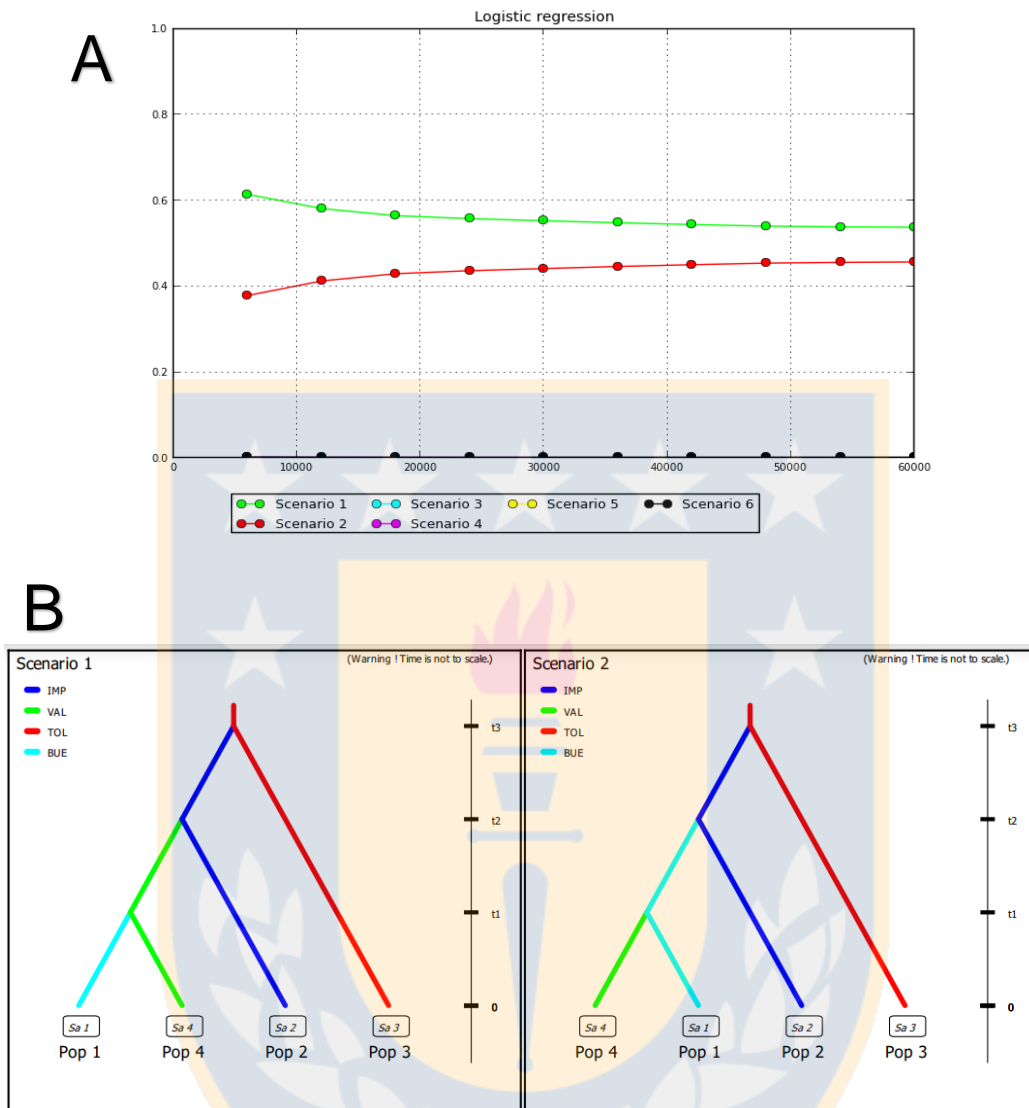


Figura 9: Probabilidad posterior de cada escenario presentados en una regresión logística de los datos. Cada escenario presenta una simbología de color adjunta en la imagen (A). Escenarios seleccionados por los resultados (B)

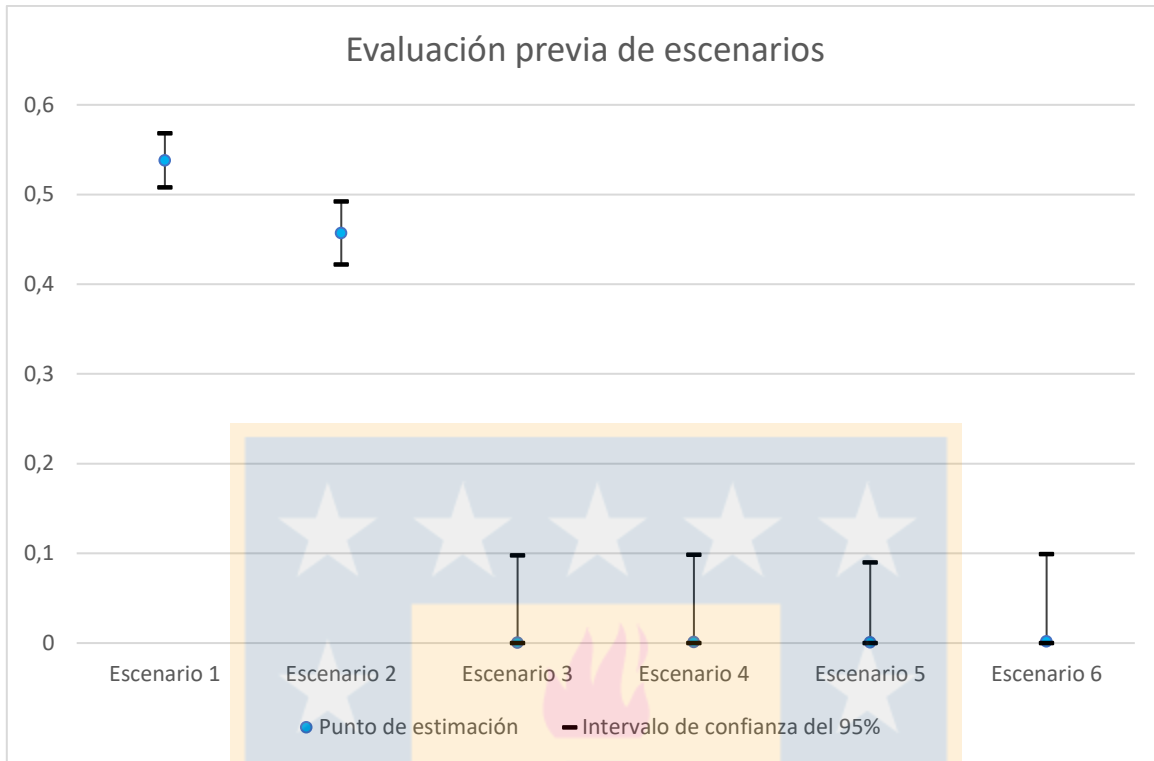


Figura 10: Probabilidad posterior de cada escenario, graficando su punto estimado y su intervalo de confianza (95%) según su ajuste al set de datos.

3.3 Evaluación de escenarios - Imperial segunda población

Los resultados demostraron que el escenario 2 es el que presenta una mayor probabilidad posterior de ser seleccionado de acuerdo al set de datos (Fig. 11). El escenario seleccionado muestra cómo las poblaciones del Río Toltén habrían formado a las del Río Imperial, luego ambos habrían aportado a la formación de las poblaciones en el Río Valdivia para que finalmente este último originara a las poblaciones en el Río Bueno.

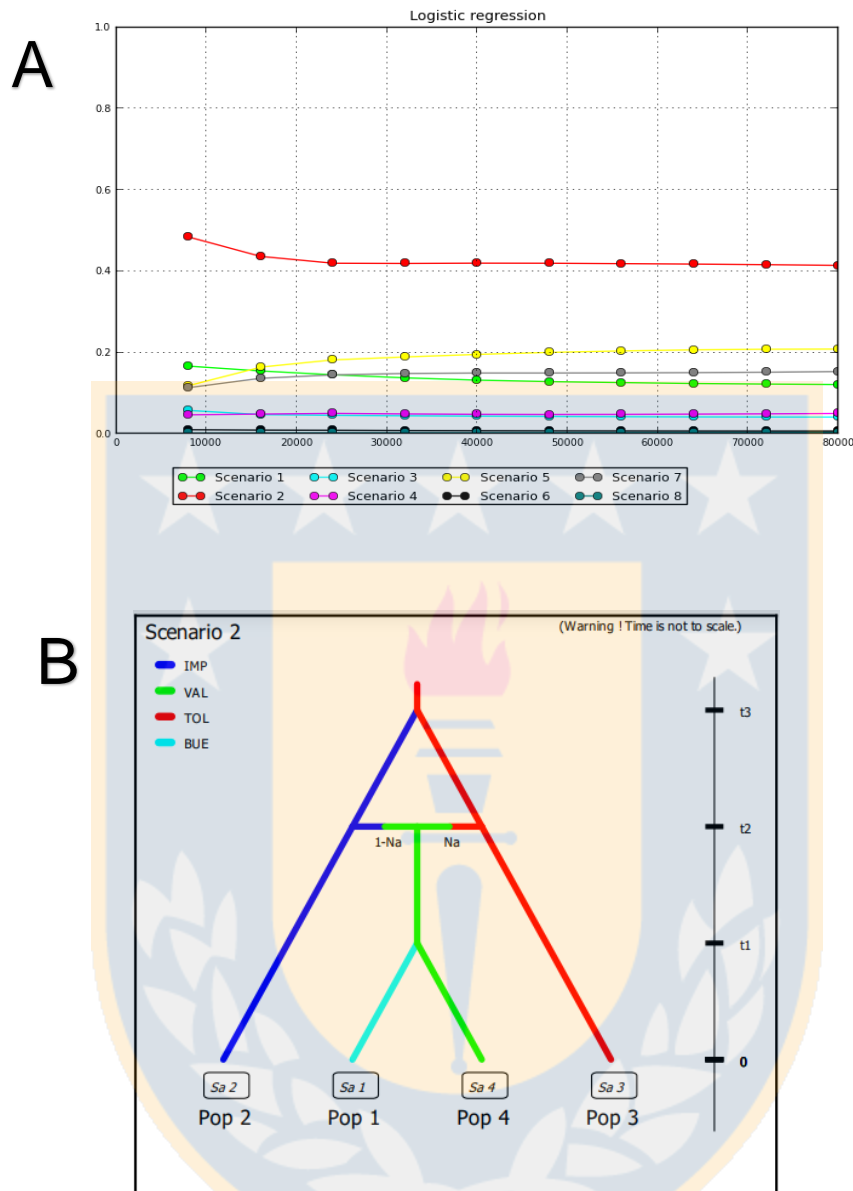


Figura 11: Probabilidad posterior de cada uno de los escenarios presentados en una regresión logística de los datos. Cada escenario presenta una simbología de color detallada en la imagen (A). Escenario seleccionado por los resultados (B).

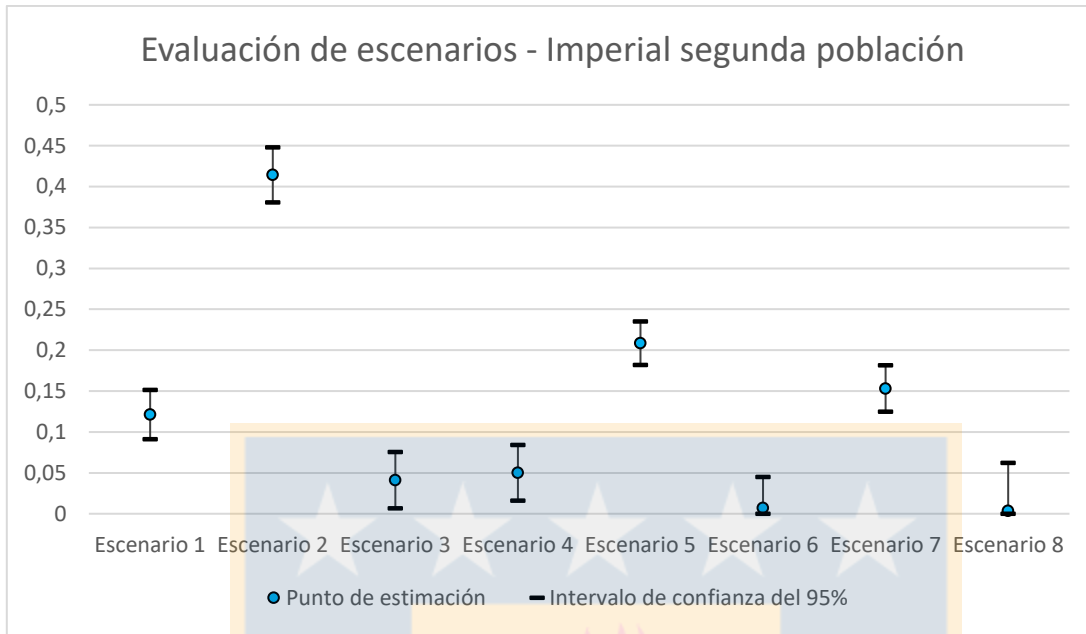


Figura 12: Probabilidad posterior de cada escenario, graficando su punto estimado y su intervalo de confianza (95%) según su ajuste al set de datos.

3.4 Evaluación final de escenarios

La evaluación del escenario seleccionado en el caso anterior y los dos escenarios que se ajustan a la hipótesis de una dispersión a cuencas geográficas cercanas dio como resultado que el escenario 3 es el que presentó una probabilidad mayor de ser seleccionado (Fig. 13) mostrando como las poblaciones del Río Toltén habrían originado, mediante dispersión natural con dirección hacia el norte, en primer lugar, a las poblaciones del Río Imperial. Luego este mismo proceso habría ocurrido desde el Toltén, pero con direccionalidad hacia el sur, formando a las poblaciones en el Río Valdivia. Finalmente, las poblaciones en el Río Valdivia habrían continuado dispersando hacia el sur para formar a las poblaciones en Río Bueno.

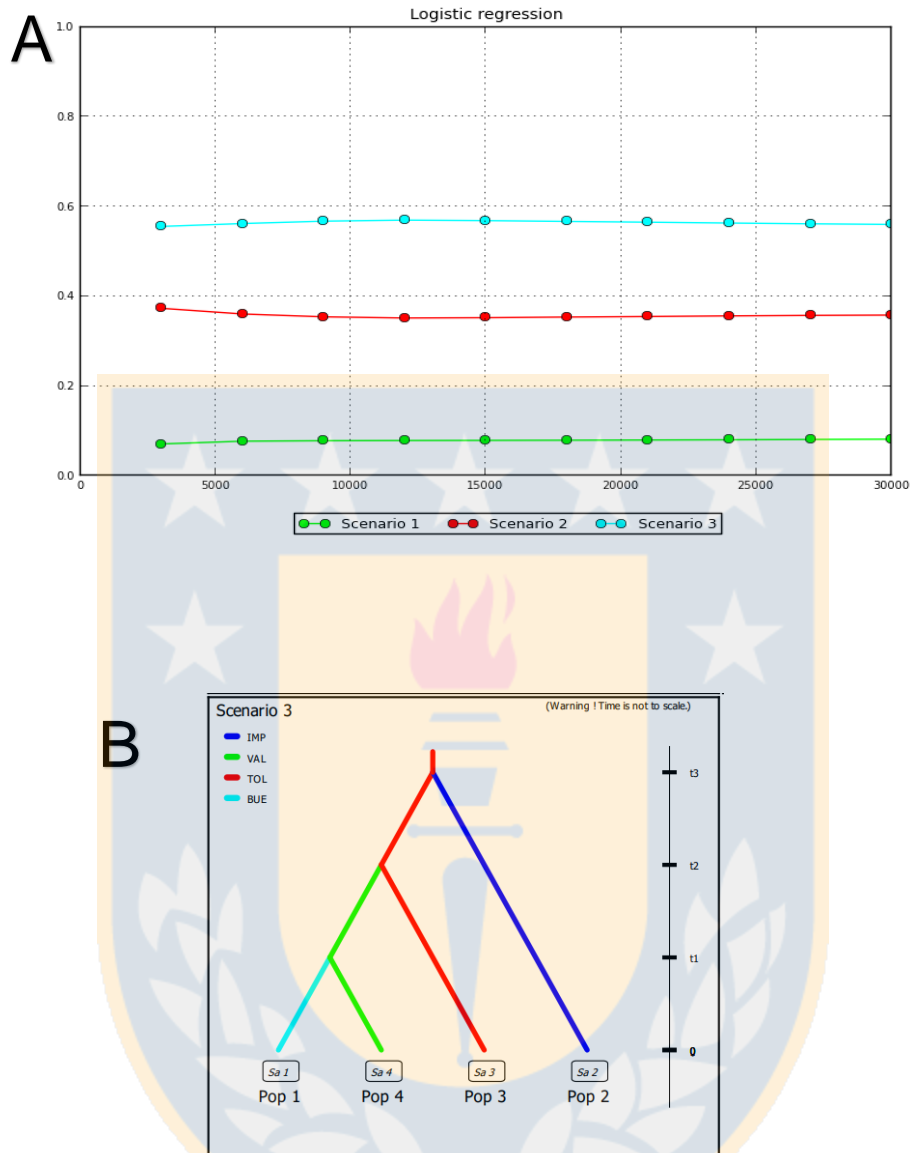


Figura 13: Probabilidad posterior de cada escenario presentados en una regresión logística de los datos. Se observa que el escenario 3 (calipso) es el que obtiene una mayor probabilidad de selección. Cada escenario presenta una simbología de color adjunta en la imagen (A). Escenario seleccionado por los resultados (B).

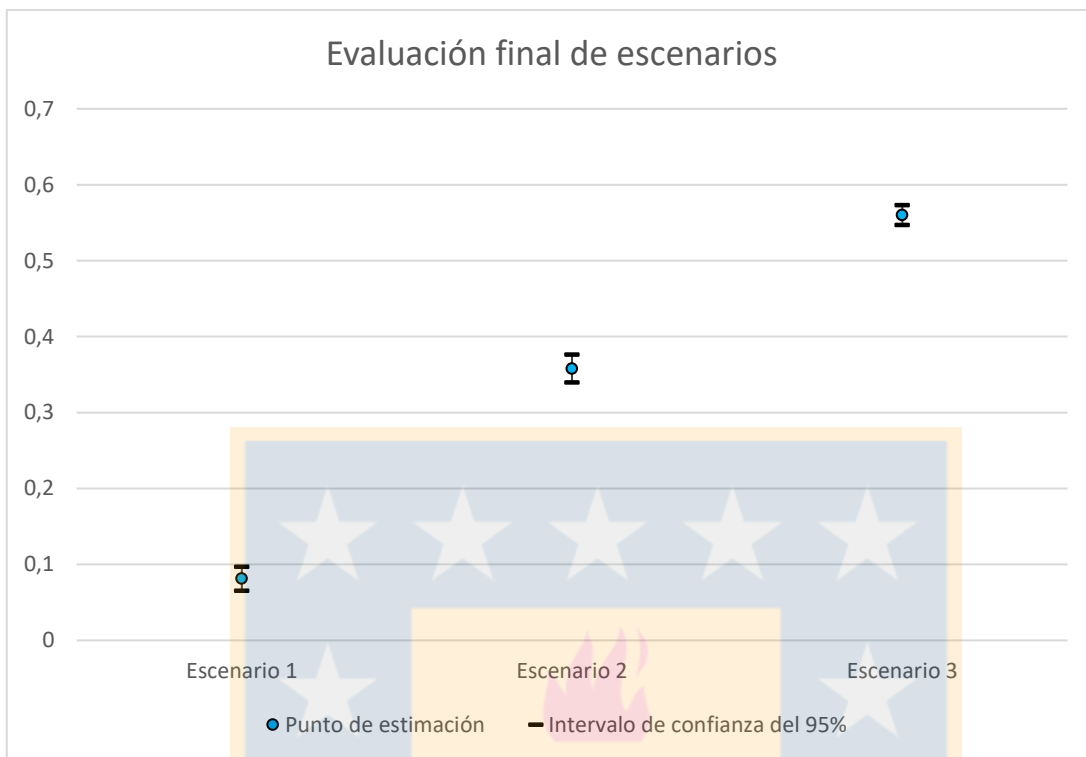


Figura 14: Probabilidad posterior de cada escenario, graficando su punto estimado y su intervalo de confianza (95%) según su ajuste al set de datos.

4. DISCUSIÓN

Evaluamos la historia de colonización y la ruta de dispersión del salmón Chinook al norte y sur del Río Toltén utilizando un set de 135 SNPs y 342 individuos para evaluar tres casos con escenarios distintos que contemplan distintas opciones de dispersión y direccionalidad que el salmón Chinook realizó para colonizar distintos ríos, específicamente los ríos Imperial, Valdivia y Bueno. A continuación, discutimos cada uno de los casos analizados en este trabajo y como nuestros hallazgos establecen una ruta de colonización y dispersión en el tiempo a partir de una población ancestral, como lo es en este caso, la población del Río Toltén.

4.1 Distancia genética

El resultado de la distancia genética en este trabajo nos permite observar que se forman grupos entre las distintas poblaciones pertenecientes a cada tributario (Fig. 8). Un grupo interesante estaría formado por las poblaciones de Allipén, Sahuelhue, La Barra (Toltén) y Pto. Saavedra (Imperial). La baja distancia genética entre ambas poblaciones nos orienta a que dichas poblaciones son muy similares entre sí. También se observa que las poblaciones pertenecientes a Petrohué se encuentran en un grupo aparte del resto de las poblaciones, motivo por el cual decidí excluir de los análisis posteriores a Petrohué y postular a las poblaciones de Toltén como punto de origen del resto de las poblaciones que se formaron naturalmente mediante dispersión. Esto se sustenta al observar el análisis de coordenadas principales (Fig. 8) en el que el 72,12% de la información se muestra en el eje X, por lo que se observa a todas las poblaciones juntas a un lado del eje X y a las de Petrohué aparte. También que geográficamente Petrohué presenta una mayor distancia con el resto de las poblaciones (350 km de distancia con la población más cercana, Río Bueno) que Toltén (58 km de distancia con la población más cercana, Río Imperial).

4.2 Evaluación previa de escenarios

Los dos escenarios seleccionados entre los seis escenarios puestos a prueba coinciden en que presentan a la población de Imperial como la primera población directamente originada por las poblaciones de Toltén (Fig. 5 - Escenario 1 & 2; Fig. 9). Esto resulta consistente con lo postulado por Correa y Gross (2007) en donde se evidencia la dispersión desde una cuenca a otra geográficamente cercana. Nuestros resultados en la distancia genética también respaldan esta elección de Imperial como la segunda población siguiente a Toltén, ya que al observar lo cercana que están ambas poblaciones, había una alta probabilidad de que las poblaciones en Imperial estuvieran mayormente emparentadas con las poblaciones en el Río Toltén.

4.3 Evaluación de escenarios - Imperial segunda población.

Los análisis dieron como resultado que la dispersión del salmón Chinook, partiendo del Río Toltén, se dio hacia el norte, poblando en primer lugar el Río Imperial. Luego individuos tanto del Imperial como del Toltén se dispersaron hacia el sur para formar poblaciones en el Río Valdivia. Finalmente, las poblaciones del Río Valdivia habrían formado a las poblaciones en Río Bueno siguiendo la direccionalidad hacia el sur. Obtenemos que tanto las poblaciones del Río Toltén e Imperial aportaron en la formación de las poblaciones en Río Valdivia. Sin embargo, si observamos los resultados obtenidos por la evaluación previa de escenarios (Fig. 9) notamos que es muy poco probable que Toltén haya formado poblaciones en Valdivia antes que en Imperial, por lo que la interrogante es, ¿cómo interpretamos esto? Los resultados de este análisis se contradicen en parte con los resultados de la evaluación previa de escenarios. En esta última son muy improbables los escenarios en donde aparece que las poblaciones de Toltén habrían formado directamente a las poblaciones hacia el sur, como lo son Valdivia y Bueno. Esto puede deberse a que en dichos escenarios la población del Río Imperial se origina después en el tiempo que Valdivia o Bueno, lo cual haría de estos escenarios algo improbable y nos indicaría de cierto modo que la población del Río Imperial fue originada primero y de aportes directos de las poblaciones del Río Toltén. Luego en esta ruta observamos la formación de las poblaciones del Río Valdivia gracias al aporte de las poblaciones de Toltén e Imperial. En este punto ocurre una dispersión hacia el sur antecedida por una con direccionalidad norte (de Toltén a Imperial), lo cual no es raro de ver ya que Gomez-Uchida *et al.* (2018) identificó y demostró que la dispersión entre poblaciones existía en todas direcciones.

4.4 Evaluación final de escenarios

En este punto se evaluó el escenario seleccionado en el caso anterior y otros dos escenarios que ponían a prueba nuestra hipótesis sobre dispersión a cuencas geográficas cercanas. Se obtuvo que es menos probable que las poblaciones del Río Imperial influyeran en la formación de las poblaciones en el Río Valdivia a que

solo lo hicieran las poblaciones del Río Toltén. Esto puede deberse a que, durante el extravío de individuos, estos tomaran diferentes rutas de dispersión (hacia el norte y el sur) partiendo desde el Río Toltén. El origen de la población en el Río Imperial se mantiene firme como la primera formada a partir del Río Toltén, por lo que, en este desvío hacia norte y sur, habría sido la dirección hacia el Río Imperial la primera realizada por los salmones extraviados. El escenario final seleccionado se ajusta a nuestra hipótesis de que el salmón Chinook se habría dispersado y colonizado las cuencas geográficas cercanas a su punto de origen.

4.5 Dispersión del salmón Chinook

La ruta de dispersión del salmón Chinook parte en las poblaciones del Río Toltén. Estas habrían formado a las poblaciones del Río Imperial hacia el norte y luego, con una dispersión hacia el sur, a las poblaciones del Río Valdivia. Finalmente, las poblaciones del Río Valdivia continuaron con su dispersión hacia el sur para formar a las poblaciones del Río Bueno. Observando esto, podemos decir que la direccionalidad en la que el salmón Chinook se dispersa y coloniza nuevos lugares se da en todas direcciones y no hay una preferencia clara. Ejemplos de este actuar se encuentran en los trabajos de Riva-Rossi *et al.* (2012) observando en el norte de Chile a individuos pertenecientes al sur y viceversa; y Gomez-Uchida *et al.* (2018) obteniendo como resultado que la colonización se daba hacia todas direcciones entre poblaciones naturales y artificiales, incluso entre el Océano Pacífico (Río Cobarde, Chile) al Océano Atlántico (Río Caterina, Argentina) y viceversa, presentando además dispersión a larga distancia.

Si bien la direccionalidad en la que los salmones se dispersan se da en todas direcciones posibles, es muy probable que esto se vea influenciado por algún factor externo más que solo ser un proceso estocástico. Correa y Gross (2007) destacan las similares características (aguas óptimas, procesos oceanográficos y su influencia sobre el clima y la biota, etc.) que presentan el Río Toltén en Chile y los ríos Sacramento y San Joaquín en América del Norte. En dichos ríos el salmón Chinook se ha establecido formando poblaciones a través de los años. En su extravío, el salmón Chinook se sentiría atraído por lugares que presenten

características similares a su lugar de origen. Esta idea es respaldada por Correa y Gross (2007) quienes postulan que la dispersión y establecimiento del salmón Chinook hacia el norte del Toltén se vería afectado negativamente por factores como climas más cálidos, aguas subóptimas y la intervención humana, ya sea como densidad poblacional o construcción de represas (que aumentan considerablemente en dirección a Santiago de Chile), por lo que la direccionalidad y establecimiento del salmón Chinook podría estar fuertemente ligado con características bióticas del entorno. Parte de esta idea la presenta Correa Gross (2007) donde explican que la dispersión del salmón Chinook se habría dificultado hacia el norte, acercándose a la región ecuatorial, producto de la presencia de aguas más cálidas y Riva-Rossi *et al.* (2012) donde concluyen que las aguas frías presentes en América del Sur, principalmente por la Deriva de los vientos del Oeste que fluye hacia el Oeste y la corriente del Cabo de Hornos que fluye hacia el sur, facilitarían la dispersión del salmón Chinook hacia el sur, desde lugares chilenos hacia la Antártida.

4.6 Extensión en la investigación

Pese a la ruta de dispersión propuesta en este trabajo, esta no se asume como la ruta definitiva. Esta ruta de dispersión nos aporta indicios sobre la historia de colonización y formación de nuevas poblaciones de salmón Chinook. No es raro observar dispersión a larga distancia en esta especie. Correa y Gross (2007) informan de que los primeros avistamientos de salmón Chinook en el océano Atlántico, específicamente en el Río Santa Cruz de Argentina, tendrían su origen en los programas de “sea-ranching” en la región de Magallanes, al sur de Chile. También el trabajo realizado por Gomez-Uchida *et al.* (2018) demuestra la dispersión a larga distancia entre una población del Océano Pacífico y una del Océano Atlántico. Con esto último se sugiere expandir los estudios de tal forma que se contemplen los aportes de poblaciones establecidas sobre la formación de nuevas poblaciones, independientemente de lo distante que estas se encuentren. Para ello creemos que sería interesante recrear los análisis con nuevos escenarios que contemplen la dispersión a larga distancia entre las poblaciones e incorporar a

los futuros análisis nuevas poblaciones para observar la ruta de dispersión resultante y como el salmón Chinook ha ido colonizando nuevas cuencas formando poblaciones a partir de su extravío al retornar a su río natal.

Otro punto importante a evaluar es realizar un estudio comparativo de la ecología y el ambiente de los ríos, para observar las características en común que presentan y ver cómo estas pueden ser factores determinantes que influyan en la reproducción exitosa de salmón Chinook en un río determinado. Poner a prueba esto permitiría observar otros ríos en donde esta especie no se encuentra y evaluar su potencial llegada a través de la observación de las características que el río presenta. Esto permitiría idear estrategias de conservación para las especies potencialmente amenazadas que habitan allí y planes en el manejo de esta especie invasora.

5. Conclusión

Los resultados se ajustan a nuestra hipótesis propuesta sobre una dispersión hacia las cuencas geográficas más cercanas. En este punto vemos que esta dispersión no tendría una dirección establecida, ya que ocurre en todas direcciones y posiblemente serían los factores ambientales externos los que influyan en la ruta y posterior llegada del salmón Chinook a un determinado lugar, ya que buscarían ambientes con características bióticas y abióticas similares a su río de origen. Aguas frías y la baja presencia de intervención humana serían potencialmente los principales factores que permitirían al salmón Chinook llegar a un río que presente tales características. Sin embargo, creemos que dichos factores no deben ser los únicos que participan, por lo que evaluar si otros factores bióticos y abióticos influyen en la llegada del salmón Chinook a nuevos ríos permitiría generar eventuales medidas de protección y control tanto para las especies amenazadas como para esta especie invasora, respectivamente.

Bibliografía

Astorga, M. P., Valenzuela, C., Arismendi, I., & Iriarte, J. L. (2008). Naturalized Chinook salmon in the northern Chilean Patagonia: Do they originate from salmon farming?. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(3), 669-674.

Baird, N. A., Etter, P. D., Atwood, T. S., Currey, M. C., Shiver, A. L., Lewis, Z. A., & Johnson, E. A. (2008). Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PloS one*, 3(10), e3376.

Capdevila-Argüelles, L., Zilletti, B., & Suárez-Álvarez, V. Á. (2013). Causas de la pérdida de biodiversidad: Especies Exóticas Invasoras. *Memorias Real Sociedad Española de Historia Natural. 2a. época*, 10.

Correa, C., & Gross, M. R. (2007). Chinook salmon invade southern South America. *Biological Invasions*, 10(5), 615-639.

Correa, C., & Moran, P. (2017). Polyphyletic ancestry of expanding Patagonian Chinook salmon populations. *Sci Rep*, 7(1), 14338. doi:10.1038/s41598-017-14465-y

Cornuet, J.-M., Pudlo, P., Veyssier, J., Dehne-Garcia, A., Gautier, M., Leblois, R., Estoup, A. (2014). DIYABC v2. 0: a software to make approximate Bayesian computation inferences about population history using single nucleotide polymorphism, DNA sequence and microsatellite data. *Bioinformatics*, 30(8), 1187-1189.

Elvira, B. (1997). Impacto y control de los peces exóticos introducidos en España. *Conservación, recuperación y gestión de la ictiofauna continental ibérica, Estación de Ecología Acuática, Sevilla*.

Gherardi, F., Bertolino, S., Bodon, M., Casellato, S., Cianfanelli, S., Ferraguti, M.,

& Tricarico, E. (2008). Animal xenodiversity in Italian inland waters: distribution, modes of arrival, and pathways. *Biological Invasions*, 10(4), 435-454.

Gomez-Uchida, D., Cañas-Rojas, D., Riva-Rossi, C. M., Ciancio, J. E., Pascual, M. A., Ernst, B., ... & Seeb, L. W. (2018). Genetic signals of artificial and natural dispersal linked to colonization of South America by non-native Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Ecology and evolution*, 8(12), 6192-6209.

McNeely, J.A., H.A. Mooney, L.E. Neville, P. Schei, y J.K. Waage (editores.) 2001 Estrategia mundial sobre especies exóticas invasoras, UICN Gland (Suiza) y Cambridge (Reino Unido), X + 50 págs.

Mendoza Alfaro, R. E., & Osorio, K. (2014). *Especies acuáticas invasoras en México* (No. 578.620972 E8).

Miloch, D. (2016). *El impacto de la introducción de Salmónidos sobre los anfibios de los pastizales de altura de Sierras Grandes (Córdoba, Argentina)* (Bachelor's thesis).

Montori, A., Llorente, G. A., Richter-Boix, A., Villero, D., Franch, M., & Garriga, N. (2007). Colonización y efectos potenciales de la especie invasora *Discoglossus pictus* sobre las especies nativas. *Munibe*, 25, 14-27.

Musleh, S. S., Seeb, L. W., Seeb, J. E., Ernst, B., Neira, S., Harrod, C., & Gomez-Uchida, D. (2020). Mixed-stock analyses of migratory, non-native Chinook salmon at sea and assignment to natal sites in fresh water at their introduced range in South America. *Biological Invasions*, 22(11), 3175-3182.

Nei, M. (1972). Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, 106(949), 283-292.

Pascual, M. A., Ciancio, J., & Lancelotti, J. (2003). Presencia de salmón chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) en el Río Caterina, Estancia la Cristina, Parque Nacional los Glaciares.

Peakall, R., & Smouse, P. E. (2006). GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6(1), 288-295.

Quinn, T. P., Nemeth, R. S., & McIsaac, D. O. (1991). HOMING AND STRAYING PATTERNS OF FALL CHINOOK SALMON IN THE LOWER COLUMBIA RIVER. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120(2), 150-156.

Restrepo-Santamaría, D., & Álvarez-León, R. (2013). Algunos aspectos sobre la introducción de especies, y estado del conocimiento sobre los peces introducidos en el departamento de Caldas, Colombia. *Revista Luna Azul*, (37), 268-281.

Ríos, H., & Vargas, O. (2003). Ecología de las especies invasoras. *Pérez Arbelaezia*, 14, 119-148.

Robinson, J. D., Bunnefeld, L., Hearn, J., Stone, G. N., & Hickerson, M. J. (2014). ABC inference of multi-population divergence with admixture from unphased population genomic data. *Molecular Ecology*, 23(18), 4458-4471.

Seeb, J., Carvalho, G., Hauser, L., Naish, K., Roberts, S., & Seeb, L. (2011). Single-nucleotide polymorphism (SNP) discovery and applications of SNP genotyping in nonmodel organisms. *Molecular Ecology Resources*, 11, 1-8.

Soto, D., Arismendi, I., González, J., Sanzana, J., Jara, F., Jara, C., ... & Lara, A. (2006). Southern Chile, trout and salmon country: invasion patterns and threats for native species. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79(1), 97-117.

Soto, D., Arismendi, I., Di Prinzio, C. Y., & Jara, F. (2007). Establishment of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Pacific basins of southern South America and its potential ecosystem implications.

Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SUBPESCA). 2018. D.S. N° 124-2018 Modifica Dec. Ex. N° 88-2017 Autoriza Actividades Pesqueras Extractivas en el Estuario del Río Toltén, IX Región. (Publicado en Página Web 20-12-2018) (F.D.O. 26-12-2018). URL: <https://www.subpesca.cl/portal/615/w3-article-102683.html> Publicado: 20-dic-2018.

Yáñez, J. M., Houston, R. D., & Newman, S. (2014). Genetics and genomics of disease resistance in salmonid species. *Frontiers in genetics*, 5, 415.

Wright, S. (1965). The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 395-420

