



**Estudio de Antecedentes de Impacto Ecológico ante la
Introducción de Salmón del Pacífico en el Río Santa Cruz**

REPORTE FINAL

Documento 1 de 2

**Presentado a la Subsecretaría de Pesca y Actividades Portuarias de la
Provincia de Santa Cruz, febrero 1997**

Miguel A. Pascual

**Department of Zoology, Box 351800; University of Washington; Seattle, WA 98195-1800; USA;
Tel(206) 685-6893, Fax (206) 543-3041, e-mail: pascual@u.washington.edu**

Contenidos

SUMARIO EJECUTIVO	1
SECCION I. INTRODUCCION	3
BREVE DESCRIPCIÓN DE LA BIOLOGÍA DE LOS SALMONES DEL PACÍFICO	4
SECCION II. REVISION HISTORICA DE INTRODUCCIONES DE SALMON DEL PACIFICO..8	
INTRODUCCIÓN	8
MÉTODOS INVESTIGATIVOS	8
RESULTADOS	9
<i>Análisis histórico de introducciones de salmón del Pacífico.....</i>	<i>9</i>
<i>Posibles causas de los fracasos</i>	<i>11</i>
DISCUSIÓN.....	13
PARTE III. CARACTERISTICS FISICAS Y BIOLÓGICAS DEL AMBIENTE RECEPTOR.....14	
INTRODUCCIÓN	14
CARACTERÍSTICAS FÍSICAS DE LOS AMBIENTE RECEPTORES.....	14
<i>El Río Santa Cruz.</i>	<i>14</i>
<i>El litoral patagónico.....</i>	<i>15</i>
POTENCIALES ESPECIES INTERACTUANTES	19
<i>Desarrollo temprano en agua dulce</i>	<i>20</i>
<i>Vida juvenil estuarial.....</i>	<i>22</i>
<i>Efecto como predadores durante la fase oceánica</i>	<i>23</i>
<i>Efecto como competidor durante la fase oceánica</i>	<i>31</i>
<i>Retorno como desovantes</i>	<i>32</i>
DISCUSIÓN.....	33
PARTE IV. DESARROLLO DE UN MODELO POBLACIONAL DE SALMÓN DEL PACIFICO 35	
INTRODUCCIÓN.....	35
MODELO GENERAL	36
PARAMETRIZACIÓN DEL MODELO POBLACIONAL	38
<i>Residencia en ríos, océano y tasas de maduración</i>	<i>38</i>
<i>Crecimiento y fecundidad</i>	<i>41</i>
<i>Supervivencia en ríos y océano.</i>	<i>44</i>
<i>Tamaño de la población de desovantes</i>	<i>46</i>
<i>Historias de vida consideradas.....</i>	<i>46</i>
DISCUSIÓN.....	47

PARTE V. SIMULACIÓN DEL EFECTO DE LA INTRODUCCION DE UN SALMÓN DEL PACIFICO	49
INTRODUCCIÓN.....	49
ANÁLISIS DE FACTIBILIDAD	49
POTENCIALES EFECTOS DE LA INTRODUCCIÓN	53
<i>Como competidores en los ríos.....</i>	<i>53</i>
<i>Como competidores en el océano</i>	<i>57</i>
<i>Como predadores en el océano</i>	<i>61</i>
CONTROL DE LA POBLACIÓN INTRODUCIDA	65
DISCUSIÓN.....	68
PARTE VI. SUMARIO, RESULTADOS GENERALES Y DISCUSION	69
AGRADECIMIENTOS	74
REFERENCIAS	75

SUMARIO EJECUTIVO

- Este trabajo evalúa los beneficios y los riesgos asociados a la introducción de salmón chinook y coho en la cuenca del Río Santa Cruz.
- Se combina una extensa investigación bibliográfica de antecedentes, con información física y biológica referente al Río Santa Cruz y al Atlántico Sudoccidental y con modelos matemáticos para simular el establecimiento de poblaciones de salmón del Pacífico y su interacción con especies residentes.
- El análisis histórico de introducciones de salmón en distintas regiones del mundo muestra que es extremadamente difícil establecer poblaciones anádromas de salmón del Pacífico.
- Para cumplir con los objetivos de producción planteados por el programa de introducción (200 toneladas de captura/año) se requeriría establecer poblaciones de un tamaño sin precedentes en la historia de las introducciones de salmón.
- La simulación de escenarios optimistas acerca de las características de las poblaciones introducidas indica que se necesitarían entre 10 y 20 años para establecer poblaciones de las características deseadas..
- Se confeccionó una lista de especies que más probablemente interactuarían con un salmón del Pacífico en las distintas etapas de su ciclo biológico y se evaluó cuáles de ellas podrían ser afectadas significativamente por un salmón introducido.
- En los ríos, los estadios juveniles de salmón podrían competir más intensamente y desplazar a los juveniles de trucha marrón.
- Dado que sus hábitos alimenticios son semejantes a los de un salmón, la palometa podría competir intensamente con un salmón introducido en zonas costeras. Otra especie del litoral de Santa Cruz con distribución y hábitos alimenticios semejantes a los de un salmón del Pacífico es el pinguino de Magallanes.
- Los resultados de las simulaciones indican que el efecto de predación de los salmones sobre los juveniles de sardina fueguina y sobre las larvas de centolla podría ser significativo.

- Se evaluó el esfuerzo necesario para erradicar a la población introducida si ésta llegara a considerarse perjudicial. Se requerirían no menos de 5 años y hasta 20 años de remoción intensiva (90% de la población de reproductores por año) para erradicar poblaciones de tamaño y productividad considerados promedio.

SECCION I. INTRODUCCION

En virtud de su alto valor como alimento y como objeto de la pesca deportiva, los salmones del Pacífico del género *Oncorhynchus* han sido trasplantados a diversas partes del mundo. Estos intentos han tenido distintos fines, desde el establecimiento de poblaciones asilvestradas para desarrollar pesquerías deportivas y comerciales, hasta el desarrollo de la cría completa en cautiverio con fines comerciales. En el marco del convenio entre la Unión Europea y el Gobierno de la República Argentina, la provincia de Santa Cruz propuso considerar la introducción de alguna de las especies de salmón del Pacífico en la cuenca del Río Santa Cruz con el objetivo de establecer una población local de valor comercial. La provincia de Santa Cruz espera, a partir de esta introducción, desarrollar una pesquería costera que genere una captura de al menos 200 toneladas al año. Las especies de salmón del Pacífico que se han considerado son el salmón chinook o rey (*Oncorhynchus tshawytscha*) y el salmón coho o plateado (*Oncorhynchus kisutch*).

El objetivo principal de este trabajo es evaluar los riesgos asociados a la introducción de salmón chinook y coho en la cuenca del Río Santa Cruz. Para ello se combina una extensa investigación bibliográfica de antecedentes, con información física y biológica referente al Río Santa Cruz y al Atlántico Sudoccidental y con modelos matemáticos que permiten “simular” el establecimiento de poblaciones de salmón del Pacífico y su interacción con especies residentes. La decisión por parte de las autoridades provinciales de proceder con un emprendimiento de este tipo seguramente dependerá no sólo de los riesgos asociados a la introducción de salmón, sino también de los beneficios atribuidos a la misma. Por ello, este trabajo se desarrolla como un análisis de riesgo-beneficio, en el cual la información recopilada y las herramientas desarrolladas se utilizan no sólo para evaluar riesgos aparejados por la introducción, sino también para examinar la verosimilitud de los objetivos de producción propuestos.

El reporte está dividido en 5 secciones. En la segunda parte de esta SECCION se describen las características biológicas generales de los salmones del Pacífico. La SECCION II realiza una revisión histórica de introducciones de salmón del Pacífico en distintas partes del mundo. La SECCION III analiza las características físicas y

biológicas del Río Santa Cruz y del litoral patagónico a fin de evaluar la aptitud general de estos ambientes para el desarrollo de poblaciones de salmones chinook y coho. También identifica las especies marinas y de agua dulce que más probablemente competirían con o podrían ser predadas por un salmón introducido. La SECCION IV desarrolla un modelo poblacional para evaluar las características y los efectos potenciales de una población introducida de salmón. Este modelo poblacional se utiliza en la SECCION V para estimar la probabilidad de establecer una población de salmón del Pacífico en el Río Santa Cruz, para evaluar el potencial efecto del salmón sobre las especies interactuantes y para estimar el esfuerzo necesario para controlar una población establecida. La SECCION VI resume la información desarrollada en este trabajo y discute los riesgos y probables beneficios asociados al establecimiento de una población asilvestrada de salmón del Pacífico en el litoral patagónico. Aquellos lectores que deseen omitir los detalles técnicos de este trabajo, pueden proceder directamente a esa sección. Los Apéndices se incluyen en un documento anexo.

Breve descripción de la biología de los salmones del Pacífico

Los salmones del Pacífico (género *Oncorhynchus*) son originarios del Pacífico Norte, en una amplia zona de distribución que se extiende desde la Bahía de San Francisco en California, hasta el mar de Bering y el Ártico, y la costa asiática de Rusia, Japón y Corea (Groot y Margolis, 1991). Las siete especies de salmón del Pacífico son:

Salmón sockeye o rojo, *Oncorhynchus nerka*

Salmón rosado, *Oncorhynchus gorbuscha*

Salmón coho o plateado, *Oncorhynchus kisutch*

Salmón chinook o rey, *Oncorhynchus tshawytscha*

Salmón chum o perro, *Oncorhynchus keta*

Salmón masou, cereza o sakura, *Oncorhynchus masou*

Salmón amago, *Oncorhynchus rhodurus*

Los cinco primeros se encuentran a ambos lados del Pacífico Norte, mientras que las últimas dos especies son exclusivamente asiáticas. Los salmones del Pacífico se caracterizan por (Pearcy, 1992):

- Desovar en fondos de grava en ríos, arroyos y costas de lagos en el otoño
- Ser semélparos, es decir que mueren después de reproducirse
- Tener baja fecundidad (2,000-5,000) y huevos demersales grandes (6-8mm)
- Ser, generalmente, anádromos (migran al mar como juveniles y retornan a desovar al agua dulce)
- Desarrollar amplias migraciones oceánicas
- Tener altas tasas de crecimiento en el mar
- Retornar a desovar a sus ríos natales (comportamiento de “homing”)

Así como se distinguen por estas características generales, los salmones del Pacífico también muestran una gran plasticidad en muchos aspectos del ciclo de vida, tanto a nivel inter como intraespecífico. Para intentar anticipar el impacto que un salmón introducido puede tener sobre la comunidad receptora, es preciso considerar el posible desarrollo de sus características biológicas en los nuevos ambientes. Los patrones temporales y espaciales de desove, la fecundidad, el crecimiento, la mortalidad, la residencia en el agua dulce y la migración oceánica de un salmón introducido van a determinar no sólo el éxito de la introducción, sino también su capacidad para interactuar y afectar a las especies residentes. Por ejemplo, una residencia larga en agua dulce aumentará la posibilidad de que la especie introducida interactúe con las poblaciones de truchas residentes en el río. Los patrones de distribución oceánica determinarán el efecto que los salmones tendrán como predadores sobre distintas especies marinas y la capacidad colonizadora de otros ríos vecinos, como el Río Gallegos y el Río Grande.

La Figura 1 muestra un ciclo generalizado para un salmón de tipo chinook o coho. El desarrollo temporal de los primeros estadios (huevos, alevinos y “emergencia”) es bastante constante en estas especies, pero las etapas posteriores muestran una mayor diversidad (Groot y Margolis, 1991).

Figura 1: Ciclo generalizado de un salmón del Pacífico del tipo chinook o coho.

PERÍODO	AMBIENTE		
	Ríos	Estuarios	Océano
1 ^{er} otoño	Desove e incubación		
1 ^{er} invierno	Eclosión de huevos		
1 ^{er} invierno	Alevinos con saco vitelino en grava		
1 ^{era} primavera	"Emergencia" de la grava		
Días, 1 año ó 2 años completos	Parr		
1 ^{era} , 2 ^{da} ó 3 ^{era} primavera	Migración y smoltificación		
Pocos días hasta meses		Smolt-juvenil	
De 6 meses a 6 años			Crecimiento de juveniles y subadultos
Primavera, verano u otoño			Maduración y retorno
Primavera, verano u otoño	Entrada al agua dulce		
Otoño	Desove		

Por ejemplo, mientras el salmón chinook de tipo “oceánico” (característico de las poblaciones australes la costa Pacífica de Norte América; Healy, 1991) emigra del agua dulce hacia el mar poco después de la “emergencia”, el salmón chinook de tipo “fluvial” (característico del norte de la distribución) permanece todo otro año en agua dulce y emigra en la primavera de su segundo año de vida. El salmón coho permanece por uno o dos años en agua dulce antes de migrar al océano (Sandercock, 1991). Tanto el salmón coho como el chinook tienen comportamiento territorial en sus estadíos juveniles en el agua dulce, y defienden estos territorios agresivamente. Mientras el salmón coho

permanece sólo unos pocos días en zonas estuariales, los salmones chinook pueden permanecer meses (Pearcy, 1992).

En las etapas oceánicas, el tipo fluvial de chinook desarrolla enormes migraciones de miles de km., mientras que el tipo oceánico se mantiene más cerca de la costa y a distancias de menos de 1000km del río natal. El salmón coho puede migrar en el océano a miles de km. de su ríos natales. El tipo fluvial de chinook vuelve al agua dulce en la primavera y permanece hasta el desove de otoño en el río, mientras que el tipo oceánico regresa en el otoño, poco antes del desove. El salmón coho retorna al final del verano o principio del otoño.

SECCION II. REVISION HISTORICA DE INTRODUCCIONES DE SALMON DEL PACIFICO

Introducción

La forma más directa para evaluar la probabilidad de establecer una población de salmón del Pacífico en un nuevo ambiente es el análisis de antecedentes históricos. Afortunadamente, existe una buena documentación acerca de varios intentos de introducción de salmón del Pacífico en distintas regiones del mundo. Muchas de éstas contienen medidas del esfuerzo de introducción desarrollado y el desarrollo histórico de los intentos de introducción. Esta sección tiene por objetivo:

- Evaluar la factibilidad de introducir salmón del Pacífico en base a una reseña histórica de intentos desarrollados en otras partes del mundo
- Ponderar la magnitud del esfuerzo que podría requerirse para establecer poblaciones asilvestradas de salmón.

Métodos investigativos

Se desarrolló una búsqueda bibliográfica intensiva de trabajos que describen experiencias de introducciones de salmones del Pacífico. Para sistematizar la recopilación de trabajos se realizó una búsqueda con la ayuda de tres bases de datos bibliográficos:

1. Life Sciences Abstracts
2. Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA)
3. Base de datos de la biblioteca de la Universidad de Washington

El resultado de dicha búsqueda, la cual produjo información para ser utilizada en distintas partes de este proyecto, fue de cerca de 400 trabajos científicos y libros. Se encontraron 47 casos documentados de introducciones de salmón del Pacífico dentro del

Pacífico Norte, hacia la costa Atlántica de Norte América, hacia Europa y hacia el hemisferio sur. El Apéndice A describe el origen de los peces, el destino, los años en los que se desarrolló el programa de siembra, el esfuerzo de la introducción medido en número de huevos, alevinos, o juveniles trasladados, y el resultado. Dado que las iniciativas para introducir especies no son siempre reportadas, especialmente si no fueron exitosas, esta recopilación seguramente subestima el número de esfuerzos realizados. De todos modos, y dado el gran número de casos encontrados, los resultados de la búsqueda presentan un cuadro bastante detallado de la historia de introducciones de salmón del Pacífico.

Resultados

Análisis histórico de introducciones de salmón del Pacífico

Enormes esfuerzos han sido realizados en distintas regiones del mundo para introducir salmón del Pacífico. Los mismos han involucrado la importación de grandes cantidades de huevos y alevinos y muchos se desarrollaron en el transcurso de varios años (Apéndice A). En varios casos, la inversión ha incluido además la construcción de costosas instalaciones de cría (casos 11, 17-20, 29, 35, 41-42), ya sea para incubar los huevos importados o para incubar los huevos de las primeras generaciones que retornaran como adultos a los ríos en el nuevo ambiente. El porcentaje de éxito en establecer poblaciones auto-suficientes, sin embargo, ha sido bajísimo, limitado a unos pocos casos. La mayor parte de los intentos de introducción en el Apéndice A no produjeron ningún retorno de adultos. En algunos casos se detectaron retornos aislados (casos 7, 11, 13, 21, 22 y 47) y en otros casos se detectaron retornos abundantes (casos 10, 16, 17, 18 y 29), pero insuficientes para mantener una población (retornos menores que el número de progenitores). Se encontraron sólo 8 casos en los cuales se establecieron poblaciones auto-suficientes. De los mismos, 3 ocurrieron dentro del área de distribución del salmón del Pacífico (casos 1, 2 y 5) y consistieron principalmente en la eliminación de barreras geográficas que impedían el movimiento de los salmones. De los otros 5, cuatro consistieron en el establecimiento de poblaciones que desarrollan todo su ciclo en agua dulce, sin salir al océano (casos 15, 19, 20 y 34).

El único caso en el cual se estableció una población anádroma fuera del rango de distribución del salmón del Pacífico es aquel del salmón chinook introducido en la isla sur de Nueva Zelandia (caso 35). Estos esfuerzos comenzaron en 1902 y para 1910 ya existía una población establecida en el Río Waitaki. Hacia 1921, las poblaciones ya se habían extendido a otros siete ríos de la isla sur de Nueva Zelandia que desaguan en el Pacífico, sobre una longitud de costa de más de 600 km. Este es el rango actual de distribución del salmón chinook en Nueva Zelandia. Una pesquería comercial operó sobre estas poblaciones entre 1925-1952 pero no prosperó, en parte por la oposición de los pescadores deportivos (Flain, 1981). Entre 1951-1960 se permitió la captura de adultos que se concentraban aguas abajo de la represa de Highbank en el río Rakaia, con una captura máxima de 3,000 individuos en 1956. En la actualidad el salmón chinook en Nueva Zelandia es considerado un recurso exclusivamente deportivo (Waugh, 1980), con una captura anual de aproximadamente 20,000 individuos (la población total se estima en el orden de los 40,000-50,000 individuos).

Algunos autores han planteado que determinados fracasos para establecer poblaciones asilvestradas de salmón del Pacífico se debieron a que los esfuerzos de siembra fueron insuficientes (Anónimo 1990). Un análisis de esta recopilación histórica, sin embargo, indica que el éxito de los intentos de introducción no se correlaciona con la magnitud de los esfuerzos de siembra realizados (Figura 2). Dos casos extremos que ejemplifican lo fortuito del establecimiento de nuevas poblaciones son el desarrollo de una población de salmón rosado en los grandes lagos a partir de la introducción accidental de sólo 21.000 alevinos (caso 15), y el fracaso en establecer poblaciones de la misma especie en la península de Kola con un esfuerzo de 200 millones de alevinos (caso 29). Un caso más relevante para la Argentina, es aquel de los intentos de introducir salmón del Pacífico en la zona de Puerto Aysén por parte del SERNAP de Chile, en cooperación con la agencia de desarrollo del Japón (JICA; Anónimo 1990). A pesar de producir millones de ovas para siembra, con una inversión de más de 4 millones de dólares, no se obtuvieron retornos significativos de ninguna de las tres especies de salmón del Pacífico con las que se experimentó (casos 42, 46 y 47).

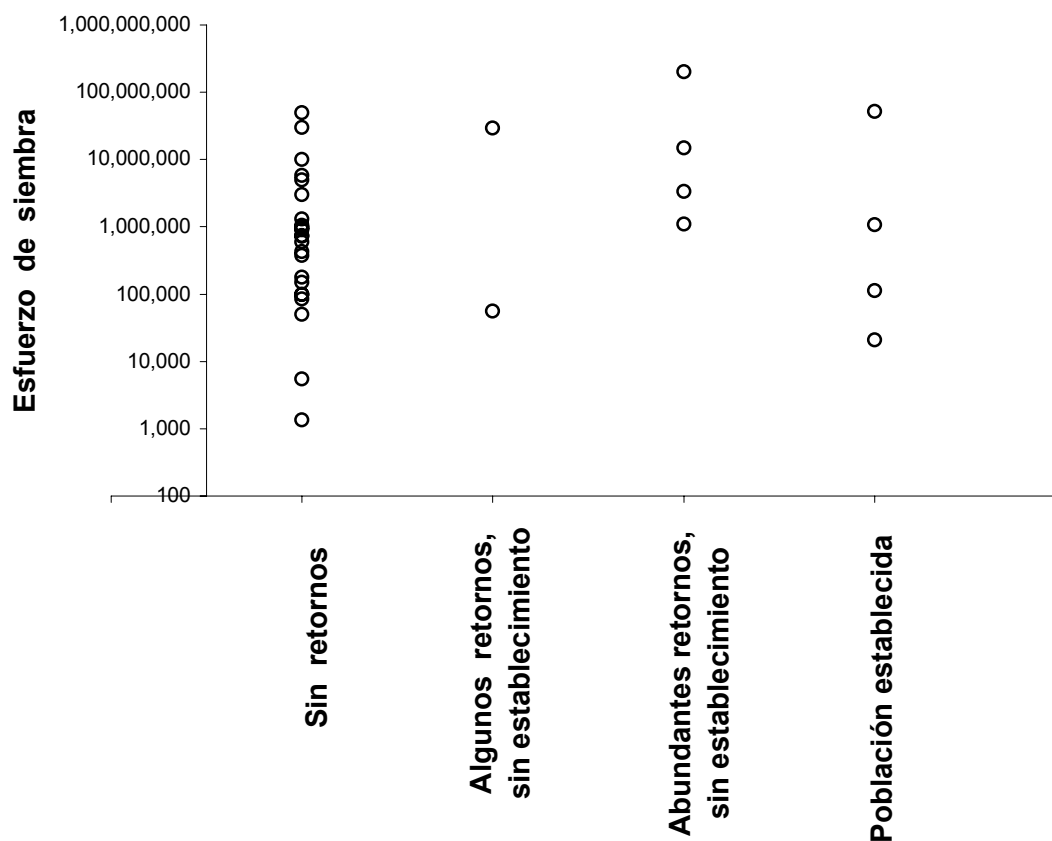


Figura 2. Relación entre el esfuerzo de siembra (medido en número de huevos o alevinos transplantados) y el resultado de introducciones de salmón del Pacífico. Se incluyen aquellos casos del Apéndice A para los cuales existen datos cuantitativos del esfuerzo de siembra.

Posibles causas de los fracasos

Cabe preguntarse cuáles podrían ser las causas de tales fracasos. Establecer una población autosuficiente implica lograr que, en promedio, regrese a desovar un número de adultos mayor que el número de progenitores que les dieron origen. Este “reemplazo” es el que permite que la población se perpetúe. Alternativamente, si la producción promedio está por debajo de los niveles de reemplazo, la población declina irremediablemente. Dado que el ciclo de vida de un salmón anádromo es muy complejo, hay varias instancias en las que la población introducida podría sufrir pérdidas lo suficientemente altas como para comprometer ese reemplazo. Los períodos críticos en este ciclo comprenden la incubación de huevos y el desarrollo de juveniles en el agua dulce, la vida en el ambiente marino y el retorno de los adultos a desovar al agua dulce (Tabla 1).

Tabla 1. Aspectos críticos para el establecimiento de una población de salmón del Pacífico. Extraído y sumariado de Ricker (1954), Stewart (1980) y Harache (1992).

A. ¿Es la supervivencia en el los ríos apropiada?
i. Supervivencia de huevos y alevines
ii. Supervivencia de parr
iii. Supervivencia de smolts hasta salida al mar
B. ¿Es la supervivencia en el ambiente marino apropiada?
i. ¿Existen zonas apropiadas (temperatura, salinidad, alimento, carga de predadores) a su alcance?
ii. ¿Encuentran estas zonas dado su “bagaje genético”?
C. ¿Regresan los adultos exitosamente a desovar a los ríos?
i. ¿Existen fondos de desove apropiados (temperatura, caudal, tamaño de la grava)?
ii. ¿Encuentran estas zonas en números suficientes?

El desarrollo de poblaciones de salmónidos no-anádromos (“truchas”) introducidos en ríos de todo el mundo, sugiere que las condiciones para los juveniles (Tabla 1, A) y para el desove (Tabla 1, C.i.) no han constituido las limitantes más importantes para el establecimiento de poblaciones. En nuestro país, por ejemplo, los ríos de Patagonia han probado ser óptimos para el desarrollo de salmónidos no-anádromos. Esto sugiere que el fracaso de muchas de las introducciones de salmónes estaría vinculado al desarrollo en el medio marino (Tabla 1, B) o a una dificultad de los salmónes de volver a los ríos en un número suficientemente alto para poder establecer una población de desovantes (Tabla 1, C.ii.). Es importante reconocer que estas dos características no dependen simplemente de la disponibilidad de recursos “al alcance” de los salmónes (Tabla 1, B.i. y C.i.), sino de la capacidad de los mismos de encontrar dichos recursos. Existen fuertes evidencias que sugieren que la migración marina, tanto en los juveniles que salen al mar como en los adultos que vuelven a desovar, tiene una fuerte componente genética (Brannon, 1984; Pascual y Quinn, 1994). Si los patrones temporales y espaciales de migración en el océano tienen una base hereditaria, los salmónes introducidos podrían estar “mal adaptados” a las nuevas condiciones (Ricker, 1954). Esta falta de adaptación puede

afectar el éxito de los individuos introducidos para encontrar zonas óptimas de alimentación en el océano o para regresar a los ríos natales.

La falta de adaptación genética a las nuevas condiciones oceánicas presenta una interpretación satisfactoria, ya que permite explicar el fuerte contraste entre la gran adaptabilidad de variedades no-anádromas de salmónidos y los rotundos fracasos que han caracterizado a la mayoría de los intentos por introducir poblaciones anádromas. La recurrencia de casos en los cuales especies típicamente anádromas han desarrollado poblaciones “encerradas” en nuevos ambientes (casos 15, 19, 20 y 34) también respalda la hipótesis de la baja adaptabilidad de especies anádromas a nuevas condiciones oceánicas.

Discusión

El análisis bibliográfico muestra que es extremadamente difícil establecer poblaciones anádromas de salmónes. A pesar de los enormes esfuerzos que se han desarrollado para introducir poblaciones de salmón del Pacífico, son contados los casos en los que éstas han prosperado. De 47 esfuerzos de introducción documentados, muchos de ellos basados en la importación de millones de huevos y alevinos, sólo uno logró establecer una población anádroma de salmón del Pacífico fuera del rango de distribución de la especie. Las chances de éxito no han estado correlacionadas con la cantidad de huevos o alevinos que se han importado.

La explicación más satisfactoria para el gran número de fracasos de introducción es que los salmónidos anádromos están fuertemente adaptados a las condiciones oceánicas en su rango original. Según esta hipótesis, esta adaptación les permite “optimizar” su distribución oceánica y retornar efectivamente a sus ríos natales, pero se transformaría en un obstáculo en un nuevo ambiente con condiciones distintas. Establecer una población anádroma de salmón debería entonces requerir un gran esfuerzo de selección, basado en la cría y siembra de varias generaciones, con huevos obtenidos de adultos que regresen al nuevo ambiente.

PARTE III. CARACTERÍSTICAS FÍSICAS Y BIOLÓGICAS DEL AMBIENTE RECEPTOR

Introducción

Un prerequisite para el establecimiento de una población de salmón es que las características físicas y biológicas del ambiente receptor sean apropiadas para la especie introducida. La primera parte de esta sección analiza las características físicas de los ambientes receptores y su aparente aptitud para el desarrollo de poblaciones asilvestradas de salmones. Dada la complejidad del ciclo biológico del salmón, la posibilidad de interactuar con especies residentes en agua dulce y en el océano, como predator, competidor o presa, son múltiples (Harache, 1992; Willson y Halupka, 1995). La segunda parte de esta sección identifica aquellas especies de los ríos de la provincia de Santa Cruz y del litoral marítimo patagónico que podrían interactuar y ser afectadas por el eventual establecimiento de una población de salmón del Pacífico. En la sección V se realiza un análisis cuantitativo de los potenciales efectos de poblaciones hipotéticas de salmón sobre estas distintas especies.

Características físicas de los ambiente receptores

El Río Santa Cruz.

El Río Santa Cruz se extiende de oeste a este por 382 km, entre el Lago Argentino, el cual le da origen, y su desembocadura en una extensa ría (6km de en su parte más ancha. La latitud es 50oS, equivalente a Isla de Vancouver en la Columbia Británica de Canadá, en el centro de la distribución natural del salmón del Pacífico en el Hemisferio Norte. El río tiene una pendiente media moderada (0,53m/km), con una primera parte bravía y una segunda parte meandrosa. Tiene un caudal medio de 690m³/seg, con máximo caudal en verano (febrero; máximo observado 1955-80: 2000m³/seg) y mínimo caudal en invierno (agosto; mínimo observado 1955-80: 150m³/seg). La cuenca imbrífera del Santa Cruz comprende 24.519km², de los cuales 5.000km² se encuentran en la zona de nieves permanentes. Las máximas temperaturas

del agua se registran durante el verano (media enero 1995 en Isla Pavón: 15oC) y las mínimas en julio (media julio 1995 en Isla Pavón: 3oC).

Las condiciones físicas generales del río parecen apropiadas para el desarrollo de poblaciones de salmón del Pacífico. Las temperaturas del agua se encuentran en el rango óptimo de las especies consideradas y el efecto moderador del Lago Argentino reduce las probabilidades de variaciones abruptas en el caudal del río, las cuales pueden afectar el desarrollo de huevos y alevinos de salmónidos. Un aspecto crítico para el desarrollo de una población de salmónidos es la composición sedimentológica del río. La calidad del desove y la supervivencia de los huevos dependerá de la existencia de grava de tamaño apropiado en los fondos de desove y de una baja concentración de partículas finas, las cuales pueden asfixiar a huevos y alevinos. Estas dos características del Río Santa Cruz no pudieron ser evaluadas por falta de información. La presencia de otros salmónidos en la cuenca (trucha marrón y arco iris) indicaría la existencia de fondos de desove apropiados. El río acarrea abundante material glaciario, evidente por el color lechoso de sus aguas. Dado que no se dispone de mediciones sedimentológicas de la concentración de partículas finas, no es posible realizar una evaluación más detallada de la aptitud del río para la cría de salmónidos en lo que respecta a esta característica.

El litoral patagónico

La distribución de salmónes en el océano es influenciada por la temperatura, las características oceanográficas y la disponibilidad de alimento (Pearcy 1992). La plataforma patagónica se caracteriza por aguas fértiles, las cuales sostienen algunas de las pesquerías más activas del mundo. Esta disponibilidad de alimento está condicionada por las características oceanográficas de la región, la cual presenta varios frentes oceánicos al oeste del talud continental.

Figura 3: La distribución de las aguas superficiales en el Atlántico sudoccidental con temperaturas preferidas (7°-10° C) y toleradas (2°-13°C) por el salmón chinook en distintos meses.

Figura 4: La distribución de las aguas superficiales en el Atlántico sudoccidental con temperaturas preferidas (7°-12°C) y toleradas (5°-15°C) por el salmón coho en distintos meses.

Figura 5: La distribución de las aguas superficiales en la plataforma argentina con las temperaturas preferidas y toleradas por el salmón chinook (paneles superiores) y por el salmón coho (paneles inferiores) en verano (paneles de la izquierda) y en invierno (paneles de la derecha).

El rango preferido de temperatura para el salmón chinook durante los estadíos oceánicos es 7°-10° C (2°-13° tolerado) y para el salmón coho es 7°-12°C (5°-15° tolerado) (Manzer *et al.*, 1965). Welch *et al.* (1995) analizaron las distribuciones marinas de salmónes del Pacífico y determinaron la temperatura crítica superior (aquella a la que las densidades se reducen en un 50%) para el salmón coho en 9.4°C, lo cual coincide con los datos anteriores. Los rangos de temperatura mencionados son característicos de la región subártica del Pacífico Norte. En el Atlántico sur, estas temperaturas corresponden a las aguas subantárticas asociadas a la corriente de Malvinas. Las Figuras 3 y 4 muestran la distribución de tales aguas en superficie en distintos meses del año. La Figura 5 muestra información semejante para el período de invierno y verano a una escala espacial más detallada. Las aguas de entre 7 y 12°C se encuentran en prácticamente todo el litoral patagónico en distintas épocas del año, en el norte de Santa Cruz y el norte de Patagonia en invierno y en el sur de Santa Cruz y Tierra del Fuego en verano.

Las características físicas de la plataforma patagónica concuerdan con los requerimientos generales de los salmónes chinook y coho. Las temperaturas en las medias estaciones en el litoral marítimo frente al río Santa Cruz se mantienen en el rango preferido por los salmónes chinook y coho, indicando que no existiría una barrera térmica para los smolts saliendo al mar en primavera y los adultos retornantes en el otoño. Se cree que la existencia de este tipo de barreras ha sido la causa de los fracasos en la introducción de salmón del Pacífico en el Atlántico Norte (Harache, 1992).

Potenciales especies interactuantes

Si bien varios autores han reportado los potenciales efectos de salmónes introducidos sobre las especies residentes como una fuente de preocupación (Fausch, 1988; McDowall, 1990; Krueger y May, 1991), son muy pocos los trabajos que han tratado en forma práctica con las interacciones entre salmónes y especies residentes. Esto se debe, en parte, a que han sido muy pocos los casos de introducciones exitosas, pero también resulta de la dificultad de estudiar este tipo de fenómenos. Los trabajos existentes, como se demuestra más tarde, están basados en información circunstancial o en experimentos de pequeña escala, los cuales han podido demostrar la existencia de

interacciones, pero no han podido evaluar los efectos de la interacción sobre el bienestar de las especies interactuantes.

A continuación se analizan las potenciales interacciones entre salmón y las especies residentes en Patagonia durante las distintas etapas de su ciclo biológico.

Desarrollo temprano en agua dulce

Dadas las historias de vida de las etapas juveniles, los salmones coho y chinook podrían interactuar más intensamente con la trucha marrón (*Salmo trutta*). Los juveniles de estas especies son semejantes morfológicamente y ecológicamente, y tienen preferencias alimenticias y de hábitat semejantes (Glova y Field-Dodgson, 1995). Las tres especies desovan en el otoño y los juveniles se alimentan activamente en los ríos en la primera primavera y verano, preferentemente de insectos (*e.g.*, Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera). En el caso del salmón coho, la trucha marrón y el tipo fluvial de chinook, los juveniles permanecen en los ríos por al menos todo otro año, aumentando las oportunidades de competencia y predación entre peces de distintas edades. Las tres especies prefieren ambientes fluviales de piletas y pelean activamente por territorios de alimentación. Dado que la trucha marrón es de origen europeo no existe superposición natural en su rango de distribución con salmones del Pacífico. Coexisten solamente en ambientes donde uno de ellos o los dos han sido introducidos. Tal es el caso de Nueva Zelanda, donde salmón chinook y truchas marrones, ambos introducidos, coexisten (Glova y Field-Dodgson, 1995). En Nueva Zelanda, el desove del salmón chinook (fines de verano, otoño) ocurre antes que el de la trucha marrón (fines de otoño), por lo cual los juveniles del primero son más grandes en los primeros meses de vida. Experimentos en canales artificiales en Nueva Zelanda han demostrado que los juveniles de chinook son capaces de desplazar a los juveniles de trucha marrón de los mejores territorios en el río durante la primavera (Glova y Field-Dodgson, 1995). Los juveniles de trucha marrón, sin embargo, crecen más rápido en sus primeros meses y hacia el verano son capaces de desplazar a los juveniles de chinook. Glova y Field-Dodgson (1995) no detectaron predación de las marrones de un año de edad sobre los juveniles del año de chinook en el canal artificial.

En un experimento semejante al anteriormente descrito, Fausch y White (1986) encontraron que los juveniles de salmón coho desplazaban agresivamente a los juveniles de marrón que nacen más tarde en los ríos de Michigan y tienen un tamaño relativamente menor. Estos autores, al igual que Gibson (1981), encontraron que el salmón coho también era capaz de desplazar a los juveniles de trucha de arroyo (*Salvelinus fontinalis*) de las mejores posiciones en el lecho del río (Figura 6).

Los resultados presentados sugieren que chinook y coho pueden competir por alimento y desplazar a las truchas marrón y de arroyo. Pero también sugieren que la dominancia relativa dependerá, en definitiva, del desarrollo temporal del desove y las tasas de crecimiento relativo de las especies competidoras.

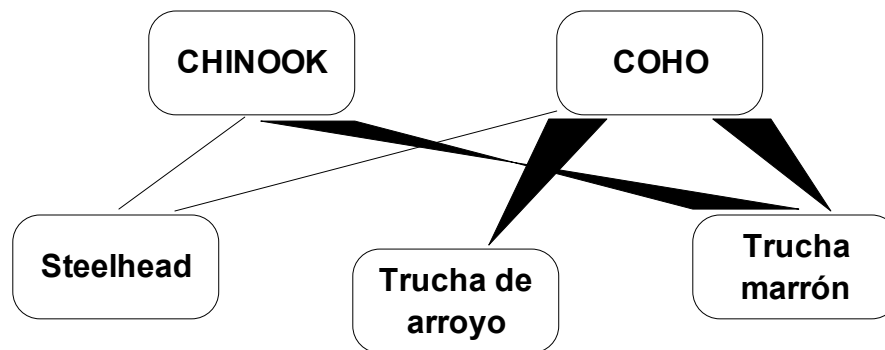


Figura 6. Posibles interacciones entre estadios juveniles de salmónes del Pacífico y otras especies de salmónidos residentes en los ríos de la Patagonia austral. El ancho y dirección de las flechas representa la modalidad esperada de las interacciones en cuanto a la intensidad de la interacción y a la dirección del efecto adverso.

Los trabajos que han estudiado la interacción entre trucha steelhead y salmónes chinook y coho concluyen que estas especies tienen una baja intensidad de competencia durante los estadios juveniles, ya que reúnen características biológicas significativamente distintas (Hartman, 1965; Gibson, 1981; Roper et al., 1994). Esto no es sorprendente, ya que estas especies cohabitan naturalmente los ríos del Pacífico norte y han tenido oportunidades para coevolucionar. Mientras la steelhead desova en primavera y los juveniles prefieren zonas del río con corrientes rápidas, tanto el salmón chinook como el coho desovan en otoño y los juveniles favorecen zonas de piletas.

Las dominancias sugeridas en la Figura 6 se basan en los pocos experimentos existentes, pero es necesario tener en cuenta que la dominancia estará modulada por una serie de condiciones locales, como la temperatura y la cantidad de alimento disponible en el río. Además, aquellas especies que residan en agua dulce por más de un año serán potenciales predadores de los juveniles del año de las otras especies. Llama la atención que todos los trabajos revisados se han concentrado en el fenómeno de competencia y no han tratado con la predación entre las especies residentes e introducidas.

Los salmones introducidos podrían competir con o consumir a los juveniles de algunas de las especies autóctonas. La falta absoluta de información referente a dichas especies en los ríos de Santa Cruz imposibilita aventurar si es probable que un salmón interactúe con las mismas o especular acerca del resultado de potenciales interacciones. Tampoco se encontraron trabajos referidos a Nueva Zelandia donde se estudiara la interacción entre salmones anádromos y la fauna autóctona de peces, la cual es semejante a la de los ríos patagónicos (e.g., galáxidos, haplochitonidos, percichthydos). Los únicos trabajos de este tipo existentes se refieren al efecto de las truchas marrón y arco iris, especialmente los adultos, sobre algunas de las especies nativas (ver McDowall, 1990).

Vida juvenil estuarial

En su vida estuarial, los salmónidos tienen hábitos alimenticios oportunistas, consumiendo una variedad grande de presas de acuerdo a su disponibilidad (Pearcy, 1992). Esto se ve reflejado en el hecho que una especie de salmónido puede encontrarse consumiendo especies totalmente distintas en distintos estuarios, incluyendo crustáceos y algas bentónicas y zooplancton pelágico. La misma variabilidad se encuentra en las dietas de salmones juveniles en un mismo ambiente en distintos años.

El tiempo de residencia en estuarios depende de las especies (Groot y Margolis, 1991). Por ejemplo, el salmón coho y el tipo fluvial de chinook llegan a los estuarios con un tamaño grande y residen en ellos por un tiempo corto. Es por ello que estas variedades presentan un muy bajo potencial para competir con o preda sobre especies estuariales. El

chinook de tipo oceánico, por otra parte, llega a los estuarios con un tamaño pequeño y permanece en ellos por un período de desarrollo más largo, de varias semanas o meses.

Efecto como predadores durante la fase oceánica

El impacto más importante que podría tener un salmón del Pacífico en la plataforma patagónica es su efecto como predador. Para evaluar este efecto es necesario identificar cuales son las especies del litoral patagónico que podrían ser consumidas por un salmón de tipo chinook o coho.

Mientras existe buena información acerca de la dieta de salmón chinook y coho en zonas costeras, se conoce bastante menos acerca de la alimentación en zonas oceánicas. Ambas especies tienen dietas similares: son oportunistas, alimentándose en la columna de agua, eminentemente de peces pelágicos. Algunos invertebrados, especialmente eufásidos, pterópodos, larvas de crustáceos decápodos (megalopas) y cefalópodos pueden constituir una parte importante de la dieta en épocas del año en las que son abundantes (Pearcy, 1992).

El Apéndice B presenta los resultados del estudio más detallado sobre la alimentación de salmón chinook y coho en zonas costeras (56 km de la costa) de Norte América. Resultados para chinook en la Columbia Británica confirman esta composición general (Healy, 1991), pero con larvas megalopas de crustáceos decápodos siendo más importantes en determinadas épocas del año (hasta el 46.4%).

La Tabla 2 presenta un resumen de la importancia relativa en peso de distintas presas en la dieta de ambas especies en distintos estadios de la residencia marina en el rango original de las especies. En general, el salmón chinook parece ser la especie de salmón del Pacífico más piscívora. La limitada información acerca de los estadios oceánicos muestra un incremento significativo en el volumen de cefalópodos ingerido por los estadios pelágicos de ambas especies. Durante los mismos, los salmones coho, y posiblemente también el salmón chinook, consumirían principalmente Eufásidos durante la noche en aguas superficiales y calamar durante las horas del día en aguas más profundas (más de 150m; Brodeur, 1990).

Tabla 2. Descripción cualitativa de las preferencias alimenticias de los salmones chinook y coho en distintas etapas de su ciclo marino. Reconstruido a partir de Brodeur (1990).

Item	Coho			Chinook		
	Juveniles en costa	Madurando en océano	Maduros en costa	Juveniles en costa	Madurando en océano	Maduros en costa
Peces	++++	++++	++++	++++	++	++++
Eufásidos	++	++	+++	++	++	++
Decápodos	++		++	+		+
Amfípodos	+	+	+	+		
Pterópodos	++	+		+		
Copépodos	+			+		
Insectos	+			+		
Cefalópodos	+	++++	+	+	++++	++

La información más relevante para evaluar el efecto de una supuesta introducción en Argentina lo constituye el único estudio disponible acerca de la dieta de salmón chinook en Nueva Zelandia (Tabla 3). Al igual que en la costa oeste de Norte América, los chinook en Nueva Zelandia se alimentan primariamente de peces (80%), especialmente sardinas del género *Sprattus*. El segundo item alimentario lo constituyen los bogavantes del género *Munida* (18% en peso), seguidos de juveniles de “hoki” o merluza de cola (*Macruronus novaezelandia*). Menos importantes en la dieta fueron la anchoíta (*Engraulis australis*) y los juveniles de abadejo (*Genypterus blacodes*).

El litoral patagónico alberga a algunas de las mismas especies o especies cercanamente emparentadas a aquellas encontradas en Nueva Zelandia (Tabla 3). Si bien los datos referidos al chinook introducido en Nueva Zelandia constituyen la información más relevante para un salmón introducido en Patagonia, esta no debe tomarse como una predicción exacta de lo que consumiría un salmón introducido en la costa patagónica. Es necesario considerar que esta información se refiere a un área costera restringida cercana a los ríos natales. Se cree que los salmones introducidos en Nueva Zelandia desarrollan una corta migración, manteniéndose en áreas de agua fría cercanas a la costa (Waugh 1980). Sin embargo, las especies de salmones consideradas pueden migrar a cientos de kilómetros de la costa, accediendo a recursos menos costeros. Las investigaciones de Nueva Zelandia sugieren que la sardina fueguina, *Sprattus fueguensis*, podría ser la presa más importante de un salmón introducido en la costa argentina. En zonas costeras de la

Patagonia austral, un salmón introducido podría además consumir larvas de crustáceos decápodos (*e.g.*, zoeas de centolla), las cuales constituyen un importante ítem de la dieta de los salmones chinook y coho en el Pacífico Norte. Si por otra parte la distribución fuera menos costera o más extendida a lo largo de la costa, los salmones accederían a otros recursos, tales como la anchoíta, *Engraulis anchoíta* (Hansen, 1994), el langostino (*Pleosticus muelleri*) o el stock patagónico del calamar (*Illex argentinus*).

Tabla 3: Dieta de salmón chinook adulto capturados en la costa de Canterbury, Nueva Zelanda. Adaptado de James y Unwin (1996).

Especie	% ocurrencia	% peso	Especie semejante en costa patagónica
<i>Sprattus muelleri</i>	54.4	63.0	Sardina fueguina <i>Sprattus fueguensis</i>
<i>Sprattus antipodum</i>	0.3	0.1	“
<i>Macruronus novaezelandiae</i>	7.2	4.6	Merluza de cola <i>Macruronus magellanicus</i>
<i>Engraulis australis</i>	0.2	0.1	Anchoíta <i>Engraulis anchoita</i>
<i>Genypterus blacodes</i>	0.2	0.1	Abadejo <i>Genypterus blacodes</i>
<i>Grahamichthys radiata</i>	0.2	0.1	? ?
<i>Neophrynichthys sp.</i>	0.2	0.1	? ?
<i>Pseudophycis bachus</i>	0.2	0.2	? ?
<i>Munida gregaria</i>	16.8	18.0	<i>Munida</i> sp (krill)
<i>Squilla armata</i>	0.2	0.1	? ?
Peces no identificados	39.1	13.7	

La superposición con potenciales presas dependerá también de las profundidades de la distribución del salmón. En general, los salmones se encuentran en las capas superficiales (menos de 50m). Brodeur et al (1992) encontraron que los juveniles en zonas costeras de Washington y Oregon pasan la mayor parte del tiempo en los 20m superiores. Las distribuciones verticales en las zonas costeras alrededor de la Isla de Vancouver, sin embargo, muestran una gran variabilidad y mayores profundidades

(Figura 7). De la misma forma, Brodeur (1990) reporta que los adultos de salmón coho madurando en zonas pelágicas de Norte América se alimentan de calamares durante el día a grandes profundidades (más de 150m de profundidad). En resumen, si bien los salmones chinook y coho tienen una distribución fundamentalmente superficial, pueden alimentarse a más de 100m de profundidad.

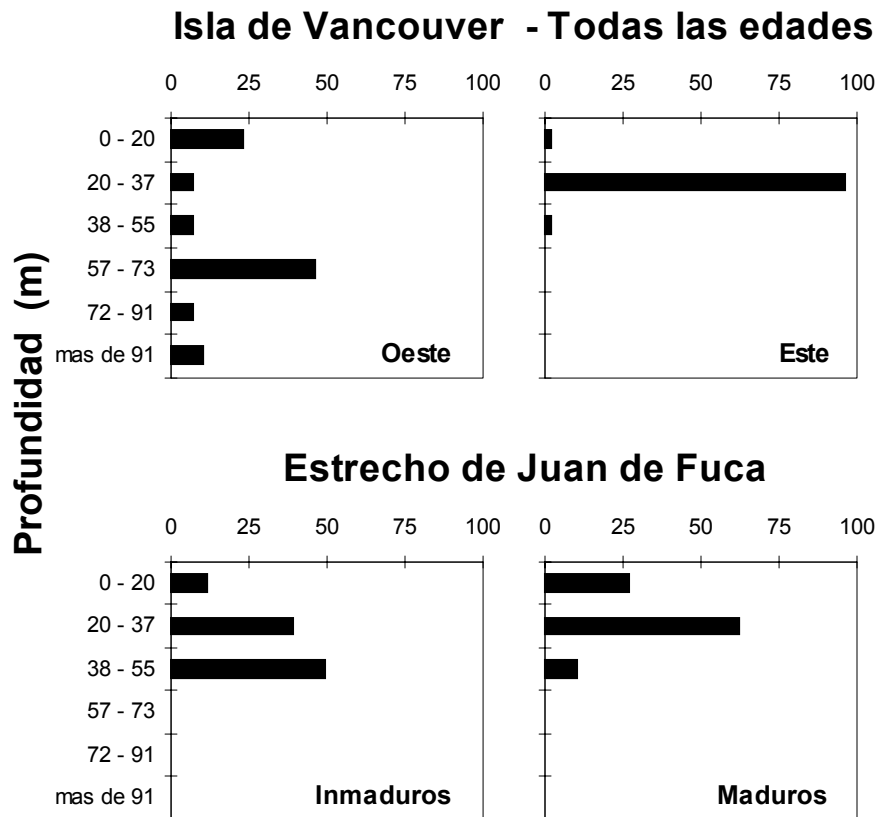


Figura 7: Patrones de distribución vertical de salmón chinook en zonas costeras de la Columbia Británica. Los datos fueron extraídos de Healy (1991).

A partir de los patrones de distribución vertical de los salmones del Pacífico, sus preferencias alimenticias y la distribución estacional de aguas apropiadas para estas especies (Figuras 3 a 5) se analiza a continuación la posible superposición espacial y temporal de un salmón introducido y varias especies de potenciales presas en el litoral patagónico.

Sardina fueguina. El ítem más importante en la dieta del salmón chinook en la costa de Nueva Zelandia en el verano es la sardina *Sprattus muelleri*, muy similar a la sardina fueguina, *Sprattus fuegensis*. Las mayores concentraciones de larvas (6-18mm), post-larvas (18-27mm) y juveniles (27-48mm) de la especie patagónica se encuentra entre octubre y marzo frente a la costa de Santa Cruz y Tierra del Fuego, en aguas de entre 9° y 12°C (Sánchez *et al.*, 1995) y a profundidades de menos de 60m. Los individuos chicos ocupan toda la columna de agua durante la noche y una fina capa contra el fondo en el día. Los juveniles más grandes se concentran en los 5m superficiales durante la noche y se dispersan en pequeños grupos a más profundidad durante el día. Sánchez *et al.* (1995) estimaron que el desove ocurriría entre octubre y enero, posiblemente en los canales fueguinos. La distribución de *Sprattus* tiene una gran superposición con las áreas delimitadas por las temperaturas preferidas de salmón chinook y coho. Dada su profundidad preferida y dado que una especie emparentada es el ítem más importante de la dieta de chinooks de Nueva Zelandia, esta especie es el principal candidato a ser consumido por un salmón introducido en el Santa Cruz. Las larvas, post-larvas y juveniles (menos de 5cm) constituirían un ítem alimentario particularmente apropiado para los salmones juveniles durante su primera primavera y verano en el mar. La biomasa de post-larvas y juveniles fue estimada 423 ton (Sánchez *et al.*, 1995). El tamaño de los adultos (40-160mm) es comparable al de los *Sprattus* consumidos por chinook en Nueva Zelandia (37-123mm) y su zona de distribución coincide exactamente con las temperaturas preferidas por salmón chinook y coho. Para este informe no se poseyeron estimaciones de la población de adultos, pero el hecho de que esta especie es un ítem conspicuo en la dieta de varias especies abundantes del mar argentino (polaca, *Micromesistius australis*, merluza de cola, *Macruronus magellanicus*, merluza negra, *Dissostichus eleginoides*), sugiere que su abundancia es alta.

Anchoíta. Dadas sus características pelágicas, su distribución vertical y la predominancia de especies semejantes en la dieta de los salmones en el Pacífico Norte, la anchoíta (*Engraulis anchoita*) es otra especie que podría ser consumida por un salmón del Pacífico en Patagonia. El stock patagónico de la anchoíta es pescado a profundidades de 46-85m, entre 41° y 45°30'S (Hansen y Madirolas, 1996) y no parece haber concentraciones

importantes en el Golfo San Jorge. Las temperaturas de las aguas que habita el stock patagónico de la anchoíta en noviembre y diciembre (12.5o y 13.5 frente a Península Valdés y frente a la Bahía de Camarones; Hansen y Madirolas, 1996) son más cálidas que aquellas óptimas para el salmón, pero se encuentran dentro del rango de temperaturas toleradas. En general, el área de distribución del stock patagónico de anchoíta se superpone con las temperaturas óptimas para el salmón entre los meses de mayo y octubre. La abundancia del stock patagónico de anchoíta fue estimada en 740,000ton (Hansen y Madirolas, 1996).

Munida. Los bogavantes del género *Munida* son un ítem muy importante en la dieta de los salmones chinook de Nueva Zelandia. Estos crustáceos son muy abundantes en la costa argentina, donde se encuentran tres especies: *Munida gregaria* (la misma que en Nueva Zelandia), *M. subrugosa* (la más abundante) y *M. spinosa* (Boschi *et al.*, 1981). Tanto los adultos como los estadíos juveniles *Munida* constituyen un alimento muy importante de varias especies del litoral patagónico (Sánchez y Prenski, 1995) y se encuentran en el rango de temperaturas favorecido por las especies de salmones (5,2°-8,2°C; Boschi *et al.*, 1981).

Calamar. El calamar es un componente importante de la dieta de los salmones chinook y coho en el Pacífico Norte, especialmente durante sus estadíos de distribución pelágica. En el Atlántico Sudoccidental, las principales concentraciones de calamar (*Illex argentinus*) en el invierno temprano se encuentran en aguas profundas cercanas al talud (Otero *et al.*, 1981b). El desove principal ocurre en el invierno, pero no se conoce el área en la que esto ocurre. Hatanaka (1988) propone que los nacimientos ocurren al norte, en aguas templadas de la corriente de Brasil (las larvas siempre se han encontrado en temperaturas superiores a 14°C; Brunetti e Ivanovic, 1992). Brunetti e Ivanovic (1992) plantean que el desove ocurriría sobre la corriente de Malvinas, al norte de las islas, y la corriente arrastraría las larvas hacia el norte; su desarrollo se aceleraría al encontrarse en aguas cálidas de más de 14°C. En la primavera temprana (septiembre-octubre), los juveniles (5cm de largo del manto-LM) se encuentran en la zona frontal entre aguas cálidas y frías en el norte de Patagonia, siendo especialmente abundantes en superficie y

media agua en temperaturas de 7°-10°C, dentro del rango de temperaturas óptimas para el salmón. Durante el verano se encuentra calamar (aprox. 14cm LM) sobre toda la plataforma, excepto la zona de aguas costeras. El calamar se mueve al este y norte en el otoño, agregándose en el borde de la plataforma sobre el talud a más altas profundidades, donde probablemente sean menos accesibles para un salmónido anádromo.

Brunetti y Pérez-Comas (1989) describen dos agregaciones costeras en Patagonia. La primera se encuentra al norte del Golfo San Jorge y constituye una subpoblación que desova en el verano (diciembre-febrero). Las larvas de este stock se desarrollarían en las capas superficiales cálidas de las aguas subantárticas de plataforma (Brunetti e Ivanovic, 1992). La segunda agregación está constituida por pre-adultos de la subpoblación subpatagónica (más de 14cm), el cual desarrollaría todo su ciclo (pre-adultos y desovantes) en la plataforma. Los pre-adultos de este stock se concentran sobre la plataforma frente a la costa de Santa Cruz en el verano (enero-marzo), en aguas semejantes a aquellas preferidas por los salmones chinook y coho. La abundancia del sub-stock patagónico fue estimada en 182,000ton (Brunetti y Pérez-Comas, 1989).

Centolla. En el Pacífico norte, las larvas megalopas de crustáceos decápodos constituyen un componente muy importante de la dieta de salmones juveniles (Apéndice B). Las larvas consumidas tienen tamaño grande (cerca de 1cm) y corresponden a especies de cangrejos del género *Cancer*. Thomas (1985) postuló que la declinación de poblaciones de *Cancer magister*, un importantes recurso pesquero, fue causada por predación de larvas por parte del salmón coho. En el litoral patagónico, la centolla (*Lithodes antarcticus*) habitan las aguas con temperaturas entre los 3° y los 15°C y posee larvas zoea de tamaños comparables a las de *Cancer*. La distribución de esta especie tiene una gran superposición con la potencial distribución de un salmón chinook o coho. Las áreas de mayor densidad y mayor rendimiento pesquero se encuentran en los canales fueguinos y en la costa de Santa Cruz hasta el Golfo San Jorge. La eclosión larval de la centolla ocurre en primavera (septiembre-octubre; Lovrich y Vinuesa, 1995) y la vida larvaria es del orden de los 30 días, extendiendo la presencia de estadios larvarios hasta el mes de noviembre. Para este reporte no se encontraron estimaciones poblacionales de la centolla. Un límite inferior lo proveen la captura máxima en el canal de Beagle, la cual fue de

400ton en 1974 (Wyngaard y Iorio, 1996), y la captura máxima en la amplia zona costera comprendida por la XII región de Chile, Tierra del Fuego y Santa Cruz, la cual llegó a 2,900tons en 1983 (Vinuesa *et al.*, 1996).

Amfípodos. Una parte importante (hasta el 14%) de la dieta de juveniles de salmón en el Pacífico Norte la componen amfípodos Hipéridos. Los mismos son extremadamente abundantes en el litoral patagónico, especialmente *Themisto gaudichaudii* al sur de los 43°S (Alvarez-Colombo y Viñas, 1994). Esta especie es el alimento principal de peces de hábitos demersal-pelágico (polaca y juveniles de merluza común, *Merluccius hubbsi*) y de peces de hábitos demersales (adultos de merluza, la merluza de cola, *Macruronus magellanicus*, y abadejo, *Genypterus blacodes*). Constituye además, un ítem importante en la dieta del calamar.

Langostino. Los estadíos de langostino (*Pleoticus muelleri*) que se encuentran en la costa argentina a temperaturas apropiadas para un salmón chinook o coho son los estadíos bentónicos (juveniles a adultos). En principio, y dado los hábitos alimenticios eminentemente pelágicos de los salmones, no pareciera probable que estos consumieran langostino. La absoluta ausencia de langostinos en la dieta de los salmones en Norte América (Apéndice B, Tabla 2) apoya esta observación. Sin embargo, en su rango nativo o en Nueva Zelandia los salmones no coexisten con langostinos Peneideos semejantes al langostino argentino. Los langostinos de la región subártica son Carideos. Si bien algunas de estas especies (*e.g.*, langostino rosado, *Pandalus jordani* y *P. borealis*) son aparentemente semejantes a *P. muelleri*, es difícil establecer una comparación directa que permita descartar al langostino argentino como potencial presa de un salmón introducido. Boschi (1989) señala que los langostinos pueden separarse hasta 20m del fondo, siendo frecuentemente capturados por redes de media agua.

El langostino se distribuye en zonas costeras del norte del litoral argentino, desde el Golfo San Jorge hasta la provincia de Buenos Aires, en aguas de menos de 100m (Boschi *et al.*, 1981, Boschi 1989). El desove se desarrolla entre el norte del Golfo San Jorge y la Península Valdés. La mayor concentración de larvas se encuentra en verano (diciembre y abril) frente a la Península Valdés. Según Boschi (1989), las larvas en

desarrollo serían arrastradas hacia el sur. Los estadios juveniles (hasta 10cm), los subadultos y los adultos (10 a 13cm) son bentónicos y muy abundantes en el Golfo San Jorge, especialmente en el sur en la zona de Mazarredo. La temperatura del San Jorge es muy homogénea verticalmente en primavera y otoño hasta los 60-80m. En el invierno se encuentra total homotermia en la columna de agua con una temperatura de alrededor de 8°C en setiembre. Si bien las aguas del norte de Patagonia donde se desarrolla el desove y el desarrollo temprano en el verano son muy cálidas para un salmón, la temperatura del Golfo San Jorge entre abril y noviembre se encuentra en el rango de temperatura preferida por los salmones chinook y coho (Figuras 3 a 5). En esta época, los salmones podrían acceder a los estadios bentónicos de juveniles, subadultos y adultos del langostino (más de 10cm).

Otras especies. Otras especies que constituyen potenciales presas de los salmones chinook y coho son el krill (Eufásidos) y juveniles de peces, tales como la merluza de cola y el abadejo. En Nueva Zelanda no se registraron Eufásidos en la dieta (Tabla 3), pero es importante recalcar que aquellos datos se limitan a un momento determinado del año (verano) y a una zona restringida de la costa. Los Eufásidos son un item importante en la dieta de salmones en Norte América y son abundantes en la costa argentina. La merluza de cola es un abundante recurso (200,000-600,000 ton, Otero *et al.*, 1981a) del mar argentino y, dada la significativa predación sobre juveniles de una especie emparentada en Nueva Zelanda (Tabla 3), esta especie podrían constituir un item importante en la dieta de un salmón introducido. El abadejo es otra especie comercial importante en el mar argentino (captura alrededor de las 20,000ton). Si bien su contribución a la dieta de los chinook en Nueva Zelanda es pequeña (Tabla 3), la existencia de la misma especie en el litoral argentino indica que un salmón introducido podría predar sobre sus juveniles.

Efecto como competidor durante la fase oceánica

La composición más probables en la dieta oceánica de un salmón introducido incluiría especies que constituyen items importantes de la dieta de varias especies de

peces del mar argentino (Sánchez y Prenske, 1996). Los bogavantes constituyen una parte importante de la dieta del abadejo, el bacalao criollo (*Salilota australis*, población aprox. 200,000ton), la polaca (stock aprox.: 500,000ton) y la merluza negra (captura anual aprox: 11,000ton). La sardina fueguina es consumida por la polaca, la merluza negra, la palometa (*Parona signata*; stock aprox. 8,400ton) y la merluza común (1.3-2.3 mill. ton.). Algunas de las mismas especies consumen también eufásidos y calamar. El efecto de competencia ejercido por un salmón introducido sobre aquellas especies de gran abundancia (*e.g.*, merluza común, polaca) sería, presumiblemente, insignificante. El efecto de un salmón introducido sobre otras especies mucho menos abundantes (*e.g.*, palometa) es potencialmente mayor. Otra especie que podría competir y ser afectada por un salmón introducido es el pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*). Existen importantes colonias de esta especie en la costa de Santa Cruz (Gandini *et al.*, 1996), donde durante la estación reproductiva (setiembre a marzo) consume principalmente sardina fueguina y calamar (Frere *et al.*, 1996).

Retorno como desovantes

Los adultos de salmón que retornan a los ríos a desovar pueden interferir con otras especies de salmónidos que desoven en la misma estación mediante el disturbio causado con la construcción de nuevos nidos. Las especies de salmónidos que desovan en los ríos de Santa Cruz en el otoño son la trucha marrón y la de arroyo. La trucha arco iris residente y la steelhead, son desovantes de primavera y no existe posibilidad de interferencia de este tipo. La alimentación de los reproductores en el agua dulce es muy limitada y no se espera que los salmones retornantes tengan un efecto de predación importante sobre especies residentes.

Tabla 4: Lista de especies que podrían competir con o ser predadas por un salmón chinook o coho en distintas etapas de su ciclo biológico. La sección V contiene una evaluación cuantitativa de las potenciales interacciones de un salmón introducido y las especies subrayadas en esta tabla.

Interacciones potenciales		
	Como competidores	Como predadores
En agua dulce como juveniles	<u>trucha marrón</u> <u>trucha de arroyo</u> especies autóctonas	trucha marrón trucha de arroyo trucha arco iris especies autóctonas
En el oceano	<u>merluza común</u> <u>merluza de cola</u> <u>palometa</u> <u>bacalao criollo</u> <u>abadejo</u> <u>polaca</u> <u>merluza negra</u> <u>pinguino de Magallanes</u>	<u>sardina fueguina</u> <u>calamar</u> <u>langostino</u> <u>anchoita</u> <u>centolla</u> (larvas) <u>merluza de cola</u> (juveniles) <u>abadejo</u> (juveniles) bogavantes krill
En agua dulce como desovantes	<u>trucha marron</u> <u>trucha de arroyo</u>	-----

Discusión

Debido a su complejo ciclo de vida, los salmones del Pacífico podrían interactúan con múltiples especies en el agua dulce y en el medio marino. Es obviamente imposible predecir cuales serán las especies que competirán con o serán consumidas por un salmón introducido. Sólo podemos aspirar a establecer, dado nuestro mejor conocimiento de sus características biológicas, aquellas especies que más probablemente interactuarían con un salmón introducido durante las distintas etapas de su ciclo. En esta sección se identificaron tales especies (Tabla 4).

Debido a características morfológicas y ecológicas semejantes, los salmones chinook y coho interactuarían más intensamente durante sus estadios juveniles en agua dulce con la trucha marrón y con la trucha de arroyo. La intensidad y resultado de la interacción dependerá del momento del desove y del tamaño relativo de ambas especies. Debido a diferencias en las épocas de desove y en las características ecológicas, se espera que la competencia entre juveniles de salmón chinook o coho y la trucha arco iris (incluyendo la variedad steelhead) sea menos intensa. No existe información que permita juzgar los posibles efectos de predación entre juveniles de distintas clases de edades de las distintas especies. Tampoco se encontró información que permita evaluar las potenciales interacciones entre salmones y las especies nativas patagónicas.

En la etapa marina de su ciclo de vida, los salmones chinook y coho son oportunistas, alimentándose principalmente de pequeños peces pelágicos, pero también de crustáceos y organismos planctónicos. El salmón chinook introducido en Nueva Zelandia se alimenta primariamente de peces (80%) seguido de *Munida* y de juveniles de peces. El litoral patagónico alberga a varias especies cercanamente emparentadas a aquellas preferidas por el salmón en la costa de Nueva Zelandia. Muchas de éstas son importantes presas de especies de peces de valor comercial del mar argentino. Al regresar a desovar a los ríos, los salmones podrían interferir con la producción de otros salmónidos que también desovan en otoño (trucha marrón y de arroyo).

PARTE IV. DESARROLLO DE UN MODELO POBLACIONAL DE SALMÓN DEL PACIFICO

Introducción

En la sección anterior se identificaron las especies que podrían interactuar y ser afectadas por una población de salmón del Pacífico introducida en el Río Santa Cruz. En esta sección y en la próxima se evalúa cuales de estas especies podrían ser más críticamente afectadas por un salmón del Pacífico. En esta sección se propone un modelo de simulación, el cual permite describir el desarrollo temporal de poblaciones hipotéticas en el Río Santa Cruz a partir de la siembra de smolts importados. Para una población con determinadas características (tamaño, mortalidad, fecundidad, crecimiento, etc.), el modelo estima:

- el crecimiento de la población en el tiempo
- la captura máxima obtenible (o rendimiento máximo sostenible, RMS)
- la biomasa y el número de individuos de distintas edades residentes en el océano
- la biomasa consumible por una determinada edad en un determinado mes en la vida oceánica

A fin de determinar las características biológicas potenciales de poblaciones establecidas en ríos de Santa Cruz, la segunda parte de esta sección resume extensa información biológica referente a las poblaciones de salmón chinook y coho de Norte América y Nueva Zelandia. Esta información es utilizada para asignar valores a los distintos parámetros del modelo. El modelo es utilizado en la próxima sección para evaluar los beneficios y los riesgos asociados al establecimiento de poblaciones con determinadas características.

Modelo general

El Apéndice C contiene la descripción matemática del modelo poblacional, el cual se describe aquí sólo cualitativamente. El modelo representa los distintos estadios en el ciclo del salmón del Pacífico y las transiciones entre los mismos (Figura 8). Los smolts se incorporan a la población mediante producción natural o suplementación por siembra. Se asume que la denso-dependencia ocurre durante el primer mes de la residencia marina, lo cual coincide con las ideas predominantes acerca de la regulación poblacional del salmón (Percy, 1992). El modelo proyecta la población de sub-adultos y adultos en el océano, su crecimiento, su estructura de edades y su consumo de alimento a distintas temperaturas. Para esto último se utilizó el modelo bioenergético de Hewett y Johnson (1992), también conocido como “modelo Wisconsin” (Apéndice C). El mismo ha sido extensamente utilizado para explorar el consumo de alimento por parte del salmón en el Pacífico Norte (*e.g.*, Brodeur *et al.*, 1992). El retorno de desovantes se modela en función de las probabilidades de maduración de individuos de distintas edades en el océano. La fecundidad es una función del tamaño de los desovantes. La transición entre huevos depositados y fry al verano siguiente se modela en función de la supervivencia de huevos a fry. De la misma forma se modela la transición entre fry y smolts.

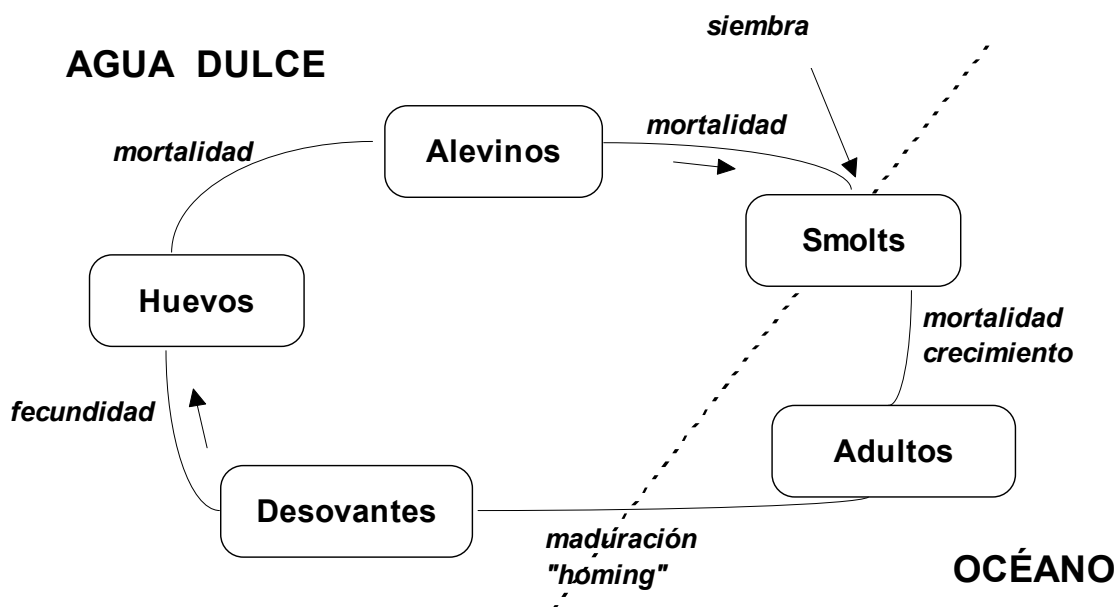


Figura 8: Modelo cualitativo del ciclo de vida de un salmón del Pacífico.

A continuación se describen los parámetros poblacionales que afectan crucialmente el comportamiento del modelo y que determinan las predicciones de rendimientos potenciales y de consumo de alimento.

Residencia en ríos, océano y tasas de maduración. La duración de la estadía en agua dulce y en el océano por parte de la población establecida determinará en gran parte el grado de superposición con especies residentes. También determinará la abundancia de los individuos que se encuentre en el río y en el océano en un determinado momento y su estructura de edades.

Crecimiento y fecundidad. Los patrones de crecimiento determinarán los tamaños de los individuos a distintas edades y, por lo tanto, determinarán el rendimiento pesquero, la fecundidad y las tasas de consumo de alimento. Esto, a su vez, determinará su potencial como predadores.

Supervivencia en ríos y océanos. La supervivencia en agua dulce y en el océano determinará la productividad y la abundancia de la población. La misma afectará la estructura de edades de la población, el rendimiento pesquero y la velocidad de establecimiento de la población.

Tamaño de la población. El tamaño poblacional determinará directamente su potencial para afectar a otras especies por competencia y por predación y el rendimiento pesquero. El tamaño poblacional estará determinado ya sea por la cantidad de desovantes o juveniles que los ríos pueden sustentar o por la capacidad del océano para sustentar juveniles y pre-adultos. Cuál es el ambiente que impone los límites de una población de salmón y cuál es el estadio en el que esto sucede es un tema que está abierto a discusión (Percy, 1992; National Research Council, 1996). En general, ríos grandes tienden a mantener poblaciones grandes (Healy, 1991), aunque la variabilidad en este patrón es muy grande.

Parametrización del modelo poblacional

Residencia en ríos, océano y tasas de maduración

En esta sección se presenta información acerca de los patrones temporales de uso de ríos y océano para distintas poblaciones de salmón coho y chinook en Norte América y de salmón chinook en Nueva Zelandia. Se investiga además la correlación de tales patrones con la latitud de los ríos de origen para establecer los patrones de residencia más probables en el Río Santa Cruz. El salmón chinook presenta dos patrones alternativos de residencia en agua dulce. El tipo “oceánico” migra al mar poco después de la “emergencia” en su primera primavera de vida, el salmón chinook de tipo “fluvial” permanece todo otro año en agua dulce y emigra en la primavera de su segundo año de vida.

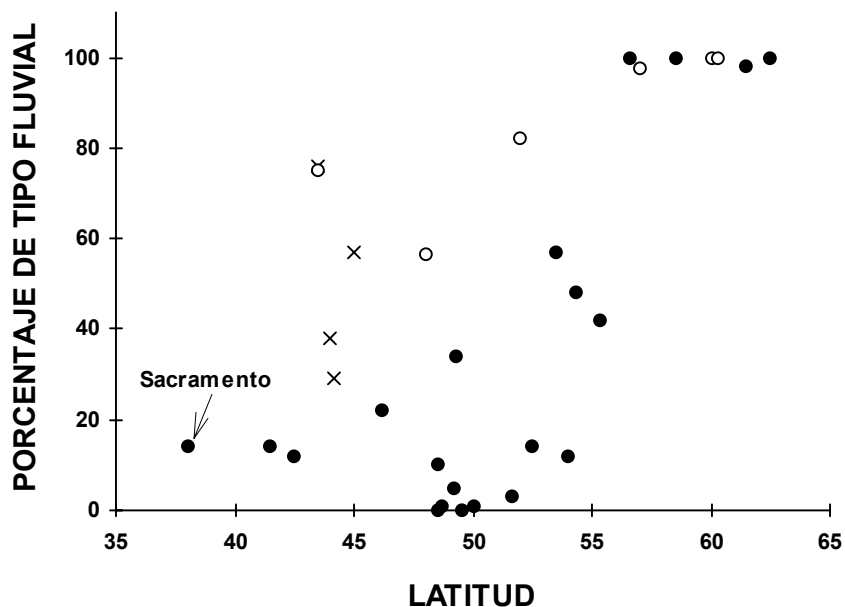


Figura 9: El porcentaje de individuos de tipo fluvial en distintas poblaciones de salmón chinook en Norte América (puntos sólidos sensu Healy, 1991; círculos sensu Roni y Quinn, 1995) y Nueva Zelandia (cruces sensu Quinn y Unwin, 1993) en función de la latitud de sus ríos de origen. La población de salmón chinook de nueva Zelandia fue creada con ovas provenientes del Río Sacramento en California (marcado en el gráfico). El Apéndice D contiene la información de base.

En general, los individuos de una población determinada son predominantemente de uno u otro tipo, pero una misma cuenca o región puede contener poblaciones con diferente

predominancia de ambos tipos (Healy, 1991). Existe un claro patrón latitudinal en la ocurrencia de ambos tipos en su rango de distribución original (Figura 9, Apéndice D), con el tipo oceánico siendo más común en el sur de la distribución (California, Oregon, Washington, sur de la Columbia Británica) y el tipo fluvial más común en el norte (Norte de Columbia Británica y Alaska). En un río determinado, por otra parte, es más probable encontrar formas fluviales en las poblaciones de aguas arriba y formas oceánicas más cerca de la desembocadura en el océano (Healy, 1991).

Las poblaciones de Nueva Zelanda, a pesar de haberse originado de un stock con historia de vida predominantemente oceánica (Río Sacramento, California), presentan números importantes de ambos tipos (Figura 9). La proporción de tipo fluvial en Nueva Zelanda es además significativamente más grande que aquella observada en poblaciones de Norte América a latitudes equivalentes. Esto sugiere que el patrón de residencia que desarrolla una población introducida depende más de las características del nuevo ambiente que del stock del que proviene. Dado que el mecanismo que hace que prevalezca uno u otro tipo es desconocido, es imposible predecir cual sería el tipo más probable para una población introducida en el Río Santa Cruz.

Entre las especies de salmón del Pacífico, el salmón chinook tiene la historia de vida más compleja. No sólo presenta los tipos fluvial y oceánico antes descriptos, sino que además la vida en el océano antes de regresar al agua dulce a desovar puede prolongarse por períodos muy variables, desde uno a cinco años. La mejor forma de representar los patrones temporales de residencia en el océano de una población determinada es mediante las tasas de maduración por edad. Las mismas representan la probabilidad de que un individuo adulto de una determinada edad retorne del océano al agua dulce a desovar. Los patrones de maduración muestran una gran variabilidad entre poblaciones (Apéndice E) los cuales se resumen en la Figura 10. La misma muestra las tasas de maduración a distintas edades en las poblaciones más extremas de Norte América y en las poblaciones de Nueva Zelanda. Los salmones introducidos en Nueva Zelanda desarrollaron una estrategia con una maduración mucho más temprana que la de ninguna población de Norte América.

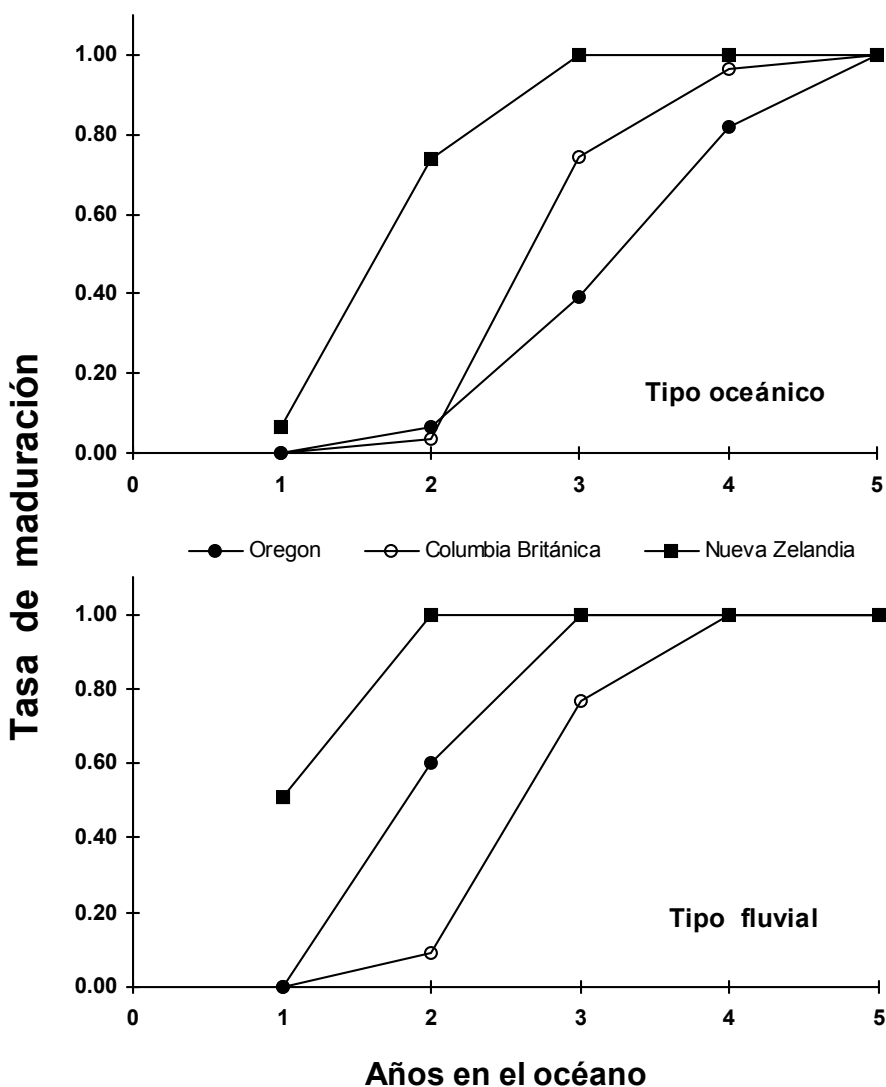


Figura 10: Tasas de maduración por edad para el salmón chinook en Norte América y Nueva Zelandia. El panel superior muestra los datos correspondientes al tipo oceánico, y las el panel inferior aquellos correspondientes al tipo fluvial. Las tasas de maduración fueron estimadas a partir de la proporción de desovantes en distintas clases de edades. Los datos de Norte América provienen de Roni y Quinn (1995) y los de nueva Zelandia de Quinn y Unwin (1993). El Apéndice E contiene todas las tasas estimadas y el Apéndice F explica el método utilizado para estimar estas tasas.

Los patrones de residencia en el agua dulce y en el océano en poblaciones de salmón coho son mucho menos complejos que aquellos descritos para el salmón chinook. No existe forma oceánica en esta especie y todos los individuos permanecen al menos un año en agua dulce (Apéndice G). En algunas poblaciones en el norte de la distribución los juveniles permanecen dos años en agua dulce (Figura 11), pero no se

detecta un patrón latitudinal tan claro como aquel característico del salmón chinook. La residencia en el océano es típicamente de un año.

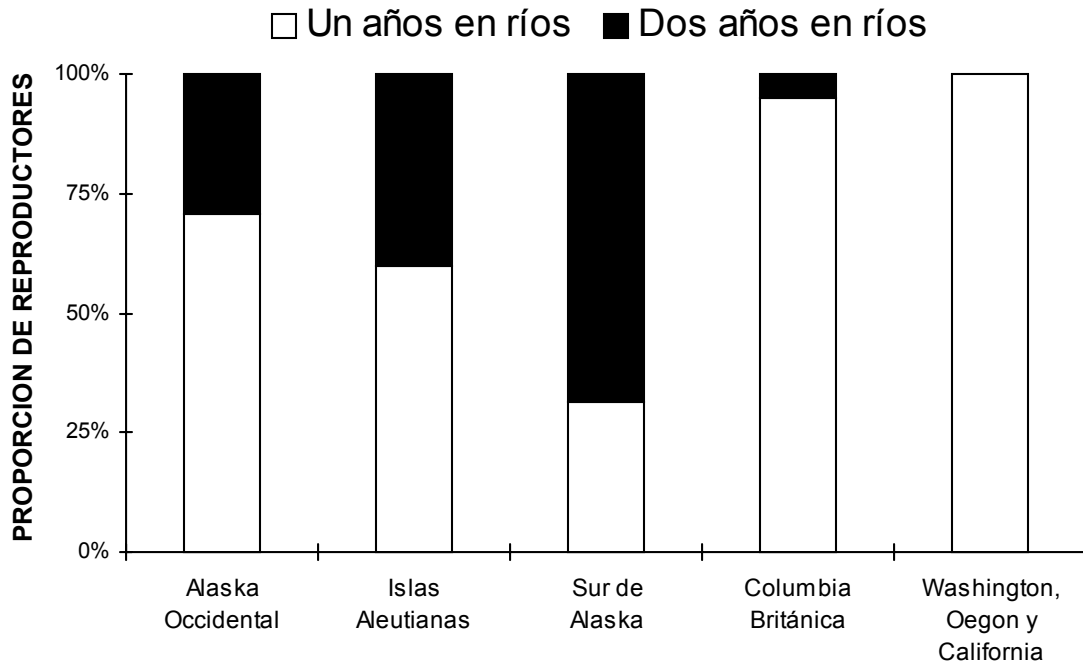


Figura 11: El porcentaje de reproductores que permanecieron uno o dos años en agua dulce como juveniles en distintas poblaciones de la costa Pacífica de Norte América. Los datos son extraídos de Sandercock (1991). El Apéndice G contiene la información de base.

Crecimiento y fecundidad

Existe abundante información acerca del largo a distintas edades y de la fecundidad en función del largo para ambas especies en poblaciones del Pacífico Norte. También existe buena información acerca de estos parámetros en las poblaciones de Nueva Zelandia. La información se describe en detalle en los Apéndices H, I, J y K. Las Figuras 12 y 13 resumen la información sobre crecimiento para Norte América y Nueva Zelandia. Los salmones de Nueva Zelandia tienen una tasa de crecimiento mucho más grande que la de los stocks americanos, lo cual podría explicar la maduración más temprana de estos stocks (Figura 10). Las Figuras 14 y 15 muestran las curvas de fecundidad-largo para distintas poblaciones de Norte América y Nueva Zelandia.

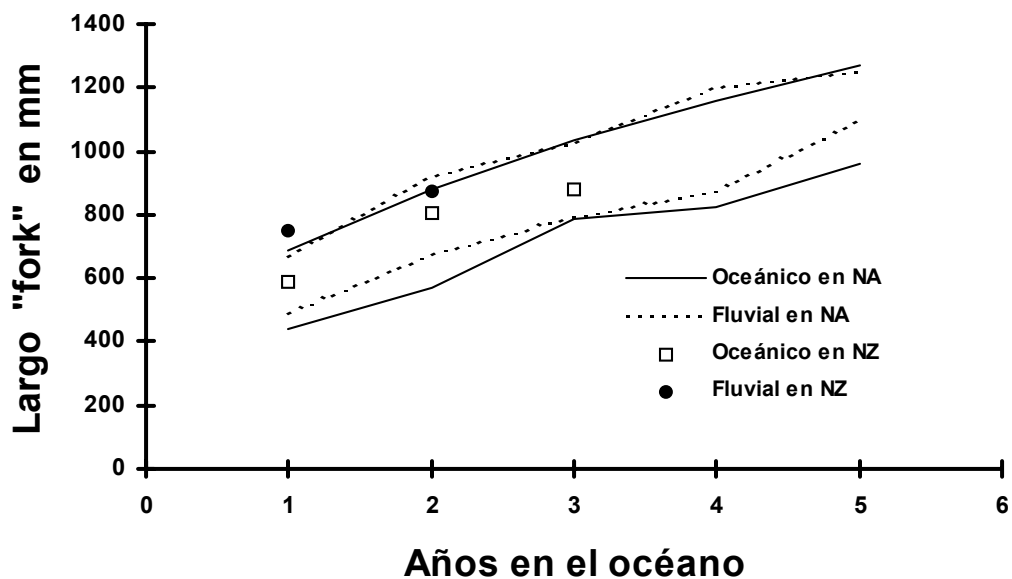


Figura 12: Largos "fork" máximos y mínimos para distintas clases de edades de salmón chinook en poblaciones de Norte América (NA) y largos medios promedios para dos poblaciones de Nueva Zelanda (NZ). Las clases de edades se categorizan en cuanto al tiempo de residencia en agua dulce de los juveniles (oceánico y fluvial) y al número de años de permanencia en el océano. El Apéndice H contienen los datos de base utilizados para construir esta gráfica.

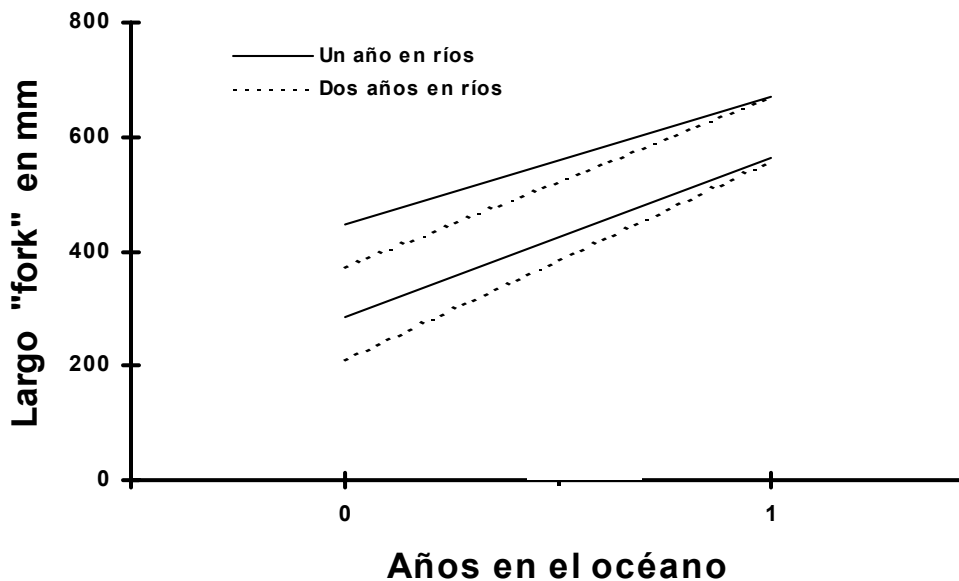


Figura 13: Largos "fork" máximos y mínimos para distintas clases de edades de salmón coho en poblaciones de Norte América. Las clases de edades se categorizan en cuanto al tiempo de residencia en agua dulce de los juveniles (permanecen uno o dos años en agua dulce) y al número de años de permanencia en el océano (uno o dos). El Apéndice I contienen los datos de base utilizados para construir esta gráfica.

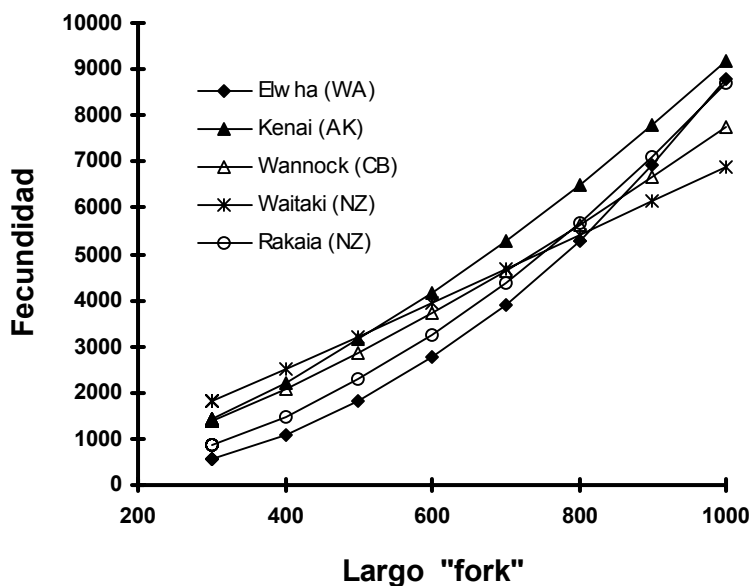


Figura 14: Fecundidad en función del largo "fork" para poblaciones de salmón chinook en distintos ríos de la costa Pacífica de América del Norte (WA:Washington; AK:Alaska; CB:Columbia Británica) y de Nueva Zelandia (NZ). El Apéndice J contiene las ecuaciones correspondientes.

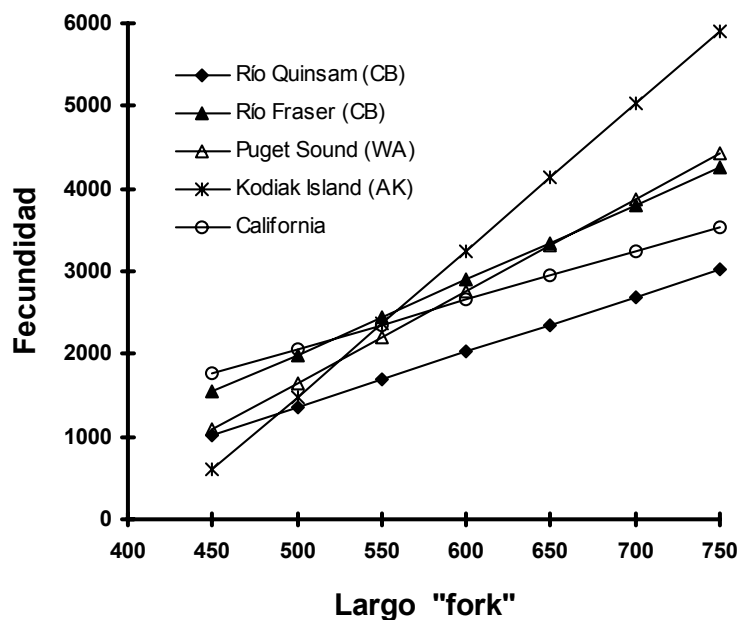


Figura 15: Fecundidad en función del largo "fork" para poblaciones de salmón coho en distintos ríos de la costa Pacífica de América del Norte (WA:Washington; AK:Alaska; CB:Columbia Británica). El Apéndice K contiene las ecuaciones correspondientes.

Supervivencia en ríos y océano.

La supervivencia dependerá de varios factores, tales como la abundancia de alimento y los factores físicos de ríos y océano, la presencia de predadores y la de enfermedades. Dada la complejidad de tales procesos, no se pretendió inferir los valores de supervivencia más probables para una población en el Río Santa Cruz, sino que se procedió a recopilar todas las estimaciones disponibles acerca de mortalidad en los estadios juveniles y adultos en poblaciones del Pacífico Norte. A partir de esta información se calcularon las supervivencias promedio e intervalos que representan el rango observado para cada especie y estadio.

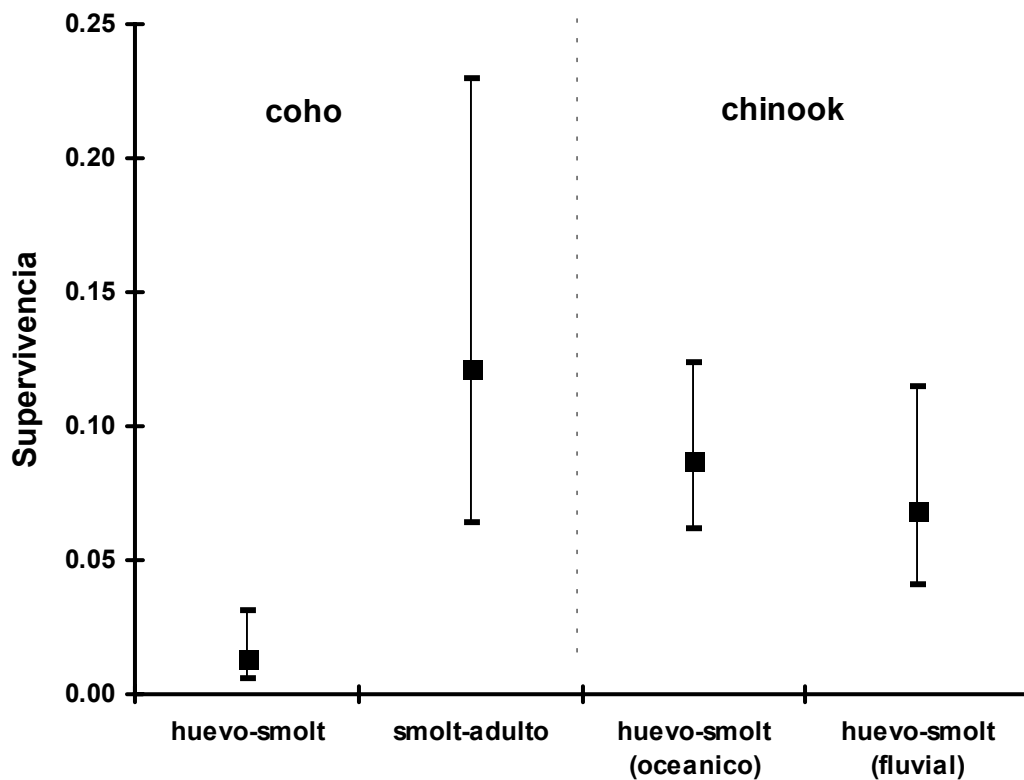


Figura 16: Supervivencia en distintos estadios para salmón coho y chinook. El símbolo sólido muestra la supervivencia media para poblaciones de Norte América y las rectas verticales representan el rango que contiene el 90% de las observaciones. Los datos fueron extraídos de Bradford (1995) y McGurk (1996) y se sumarian en el Apéndice L.

La supervivencia a lo largo de la vida de los salmones normalmente se reporta separada en dos grandes estadios: de huevo a smolt, el cual incluye todos los procesos de

mortalidad que afectan a los salmones en agua dulce, y de smolt a adulto desovante, el cual comprende la etapa oceánica y el retorno al río a desovar. Para este reporte se analizaron dos trabajos recientes, los cuales resumen toda la información sobre supervivencia disponible para poblaciones de salmón del Pacífico (Bradford, 1995; McGurk 1996). Los mismos permiten calcular la supervivencia media para cada estadio y para cada especie y el rango observado entre poblaciones (Figura 16, Apéndice L). No existe información con este grado de detalle para poblaciones de salmón chinook en el período smolt-adulto, lo cual no permite calcular una media y un rango. Los valores de mortalidad que han sido reportados en la literatura (alrededor de 35% por año) son probablemente muy altos y sobrestiman la mortalidad real. Healy (1991) sugiere que la mortalidad en el océano sería cercana al 20% por año.

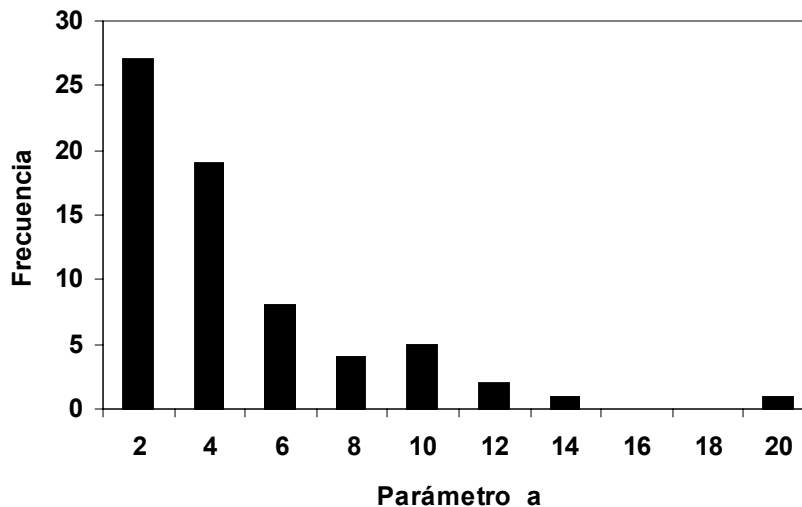


Figura 17. Distribución de productividades para varias poblacionales de *Oncorhynchus* en el Pacífico Norte. La media es 3.1 y los percentiles (90%) son 1.35 y 9. Datos provistos por J. Ianelli (NMFS, Seattle, EEUU).

La mortalidad es uno de los parámetros poblacionales más difíciles de medir y las estimaciones son, en general, poco confiables. En este trabajo las estimaciones antes presentadas se utilizaron sólo como puntos de referencia. El modelo se parametrizó en términos de la productividad de la población, un parámetro para el cual existe mejor información (más adelante llamado “parámetro a”). Este parámetro representa el

producto de la fecundidad promedio y la supervivencia de huevo a adulto o, en otras palabras, el número de futuros reproductores producidos por un reproductor cuando la densidad poblacional es baja. La Figura 17 muestra las estimaciones de este parámetro para una colección de datos de stock-reclutamiento de poblaciones de salmónes anádromos en el Pacífico Norte.

Tamaño de la población de desovantes

Para este trabajo se coleccionó información sobre el tamaño de las poblaciones de desovantes de salmón chinook y coho en ríos de distintas dimensiones, incluyendo algunos comparables al Santa Cruz. A partir de esta información se intenta establecer un rango de tamaños poblacionales posibles.

El Apéndice M muestra los tamaños estimados de poblaciones de salmón chinook y coho en distintos ríos. El Apéndice N muestra algunos parámetros del Río Santa Cruz en comparación con ríos que contienen poblaciones de salmón en Norte América y Nueva Zelandia. Los ríos con poblaciones históricas muy grandes (más de 1,000,000) son sólo aquellos de muy grandes dimensiones, tales como el Columbia y el Sacramento-San Joaquín. Este último, si bien tiene un caudal comparable al del Santa Cruz, posee una cuenca mucho más compleja y de mucho mayor superficie. Los tamaños poblacionales de ríos de las dimensiones del Santa Cruz son menores (Apéndices M y N). La población de desovantes en Nueva Zelandia, por ejemplo, es de 40.000, en cuatro ríos que en su conjunto suman un caudal de $757\text{m}^3/\text{seg.}$ y 430 km. de longitud, comparable al Santa Cruz. La población original para el conjunto de todos los ríos costeros de Oregon, un área de cuenca mucho más grande que la del Río Santa Cruz, es estimada en 305.000 chinooks y 1.385.000 cohos. Del mismo modo, las poblaciones de 350 ríos del sur de la Columbia Británica es de 100.000 chinooks y entre 200.000 y 500.000 cohos.

Historias de vida consideradas

Se podrían construir infinitos tipos poblacionales a partir de distintas combinaciones de los parámetros de crecimiento, maduración, fecundidad, supervivencia y tamaño poblacional compilados. Para reducir el número de escenarios considerados en

este trabajo a un número razonable, se construyeron cuatro tipos generales de historia de vida de salmón chinook y tres de salmón coho en base a combinaciones generales de patrones de crecimiento, maduración y fecundidad. Los mismos son entonces combinados en los distintos análisis con distintos tamaños de la población de desovantes y distintos niveles de productividad (=supervivencia). Los tipos de historia de vida seleccionados se basan en el hecho de que estos parámetros están generalmente correlacionados (Healy 1991). Por ejemplo, los stocks de chinook del sur de la distribución (Oregon y Washington) tienden a tener más bajo crecimiento y fecundidad, maduración más tardía y más incidencia de tipo oceánico que aquellos de Alaska. El stock de Nueva Zelandia, por otra parte, tiene un muy alto crecimiento, maduración temprana y los tipos oceánicos y fluviales son igualmente frecuentes. El Apéndice Ñ contiene una descripción de los tipos de vida considerados y los parámetros correspondientes.

En base a los tamaños de poblaciones nativas e introducidas de desovantes en otras partes del mundo se decidió considerar un rango de 25,000 a 200,000 para chinook, lo cual equivale a poblaciones de la mitad a cuatro veces el tamaño de aquella de Nueva Zelandia. Las poblaciones de coho consideradas fueron de 50,000 a 800,000 individuos. De todos modos, la mayoría de los resultados presentados en la próxima sección pueden ser fácilmente extrapolados a tamaños fuera de ese rango si se considerara apropiado.

Los rangos de productividad considerados fueron extraídos de la distribución observada para poblaciones del Pacífico Norte (Figura 17).

Discusión

En esta sección se presentó un modelo poblacional, el cual permite simular poblaciones de salmones de distintas características para evaluar su rendimiento pesquero y su consumo de alimento (Sección V).

En la segunda parte se recopiló información referida a todos los parámetros del modelo propuesto. Si bien los salmones del Pacífico son de las especies de peces mejor estudiadas del mundo, las mismas son extremadamente plásticas en cuanto a sus características biológicas, presentando una amplia variabilidad a lo largo de su

distribución. Como ilustra el caso del salmón chinook introducido en Nueva Zelanda, las poblaciones de una especie introducida en un nuevo ambiente pueden diferir en forma substancial de aquellas poblaciones que le dieron origen. Si bien existen correlaciones entre determinadas características biológicas y variables ambientales fáciles de medir, como la temperatura o la latitud, las mismas son generalmente débiles y existen numerosas excepciones a estos patrones generales. Además, nuestro conocimiento acerca de cuáles son las bases genéticas o ambientales que regulan la variabilidad de tales características es limitado. Esta variabilidad biológica, junto a nuestra ignorancia acerca de sus orígenes, hace que sea imposible determinar la estructura que desarrollará una especie introducida en un nuevo ambiente. Más que intentar predecir la estructura que tendrá una población introducida en el Río Santa Cruz, esta sección enfatizó el establecimiento de *rangos posibles* para los distintos parámetros poblacionales. El resultado de esta labor fue la compilación de un set reducido de historias de vida arquetípicas para cada especie y un rango de tamaños poblacionales y productividades posibles para cada especie.

PARTE V. SIMULACIÓN DEL EFECTO DE LA INTRODUCCION DE UN SALMÓN DEL PACIFICO

Introducción

En la sección II se mostró que, a pesar de numerosos y grandes esfuerzos por introducir salmón del Pacífico en distintas regiones del mundo, ha sido extremadamente difícil establecer poblaciones anádromas asilvestradas. En esta sección se asume que las barreras físicas y biológicas que han prevenido el establecimiento de salmón en otras partes del mundo no operarían en Santa Cruz y que es efectivamente posible establecer una población autosuficiente. A partir de este supuesto, la primera parte de esta sección utiliza el modelo y los parámetros poblacionales descritos en la sección anterior para investigar el tipo de población (tamaño y productividad) que se requiere para cumplir con los objetivos de producción planteados por la Provincia de Santa Cruz. La segunda parte de esta sección evalúa los efectos que tales poblaciones podrían tener como competidores y como predadores sobre las especies residentes, fluviales y marinas, identificadas en la sección anterior. La última parte evalúa el esfuerzo de captura que se requeriría para erradicar una población de salmón establecida si esta se considerara nociva para las comunidades locales.

Análisis de factibilidad

El proyecto de introducción de salmón del Pacífico está basado en la expectativa de la provincia de Santa Cruz de crear una pesquería comercial costera que coseche al menos 200 toneladas de salmón al año. En esta parte se evalúa el tipo de población que se requiere para obtener tal rendimiento y el tiempo necesario para establecerla dado el esfuerzo de siembra propuesto (600,000 smolts al año por cinco años). Para el análisis se asumió que la pesquería cosecharía el stock de adultos que retorna a desovar y no tendría acceso al stock residente en el océano. Este tipo de cosecha “terminal” es típico de las zonas costeras y estuarios, en pesquerías de pequeños barcos que no tienen acceso al mar abierto.

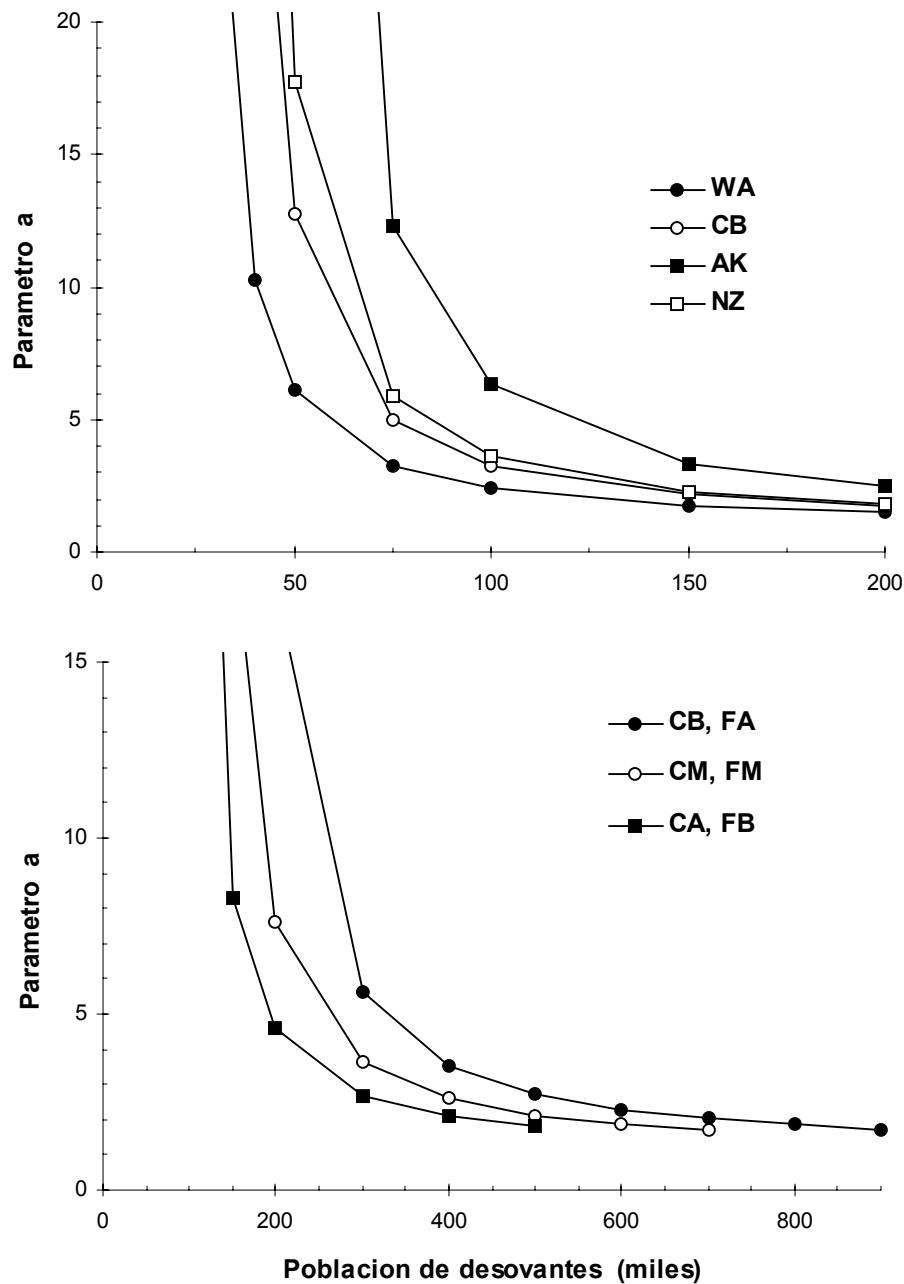


Figura 18. Combinaciones de productividad (parámetro a) y tamaños poblacionales (número de desovantes) requeridos para obtener un máximo rendimiento sostenible de 200 toneladas/año. Panel superior: chinook salmon. Panel inferior: coho salmon. Las distintas curvas representan los resultados para distintos tipos de vida (Apéndice Ñ).

La cosecha máxima sostenible (o rendimiento máximo sostenible, RMS) de una población depende de dos características poblacionales, su tamaño y su productividad. La Figura 18 muestra la productividad (parámetro a) y los tamaños de poblaciones de desovantes de chinook (panel superior) y de coho (panel inferior) requeridos para poder cosechar 200ton al año en forma sostenible. Las distintas curvas en cada gráfico corresponden a los distintos tipos de historias de vida considerados (Apéndice Ñ). Además de la productividad y el tamaño de la población de desovantes, los tipos de vida también tienen un efecto significativo sobre el rendimiento pesquero. Un stock con crecimiento alto, por ejemplo, tal como aquel del tipo de chinook de Washington (WA) requiere menos desovantes que otros tipos para producir el mismo rendimiento en peso. La Figura 18 muestra que se requieren poblaciones significativas para producir el rendimiento esperado en el Río Santa Cruz. Por ejemplo, para una productividad media (parámetro $a=3$, Figura 17), se requieren poblaciones vírgenes de desovantes de chinook del orden de los 80,000-170,000 individuos, dependiendo de la historia de vida que desarrolle el stock (Figura 18, panel superior). Para dimensionar esta cantidad, puede compararse con la población establecida en Nueva Zelandia, la cual es estimada en 40,000-50,000 individuos. Incluso con productividades altas (parámetro $a=9$), la población requerida para cosechar 200 ton debería ser al menos tan grande como la de Nueva Zelandia (45,000-90,000 individuos). Los tamaños poblacionales de salmón coho, una especie con tamaños individuales mucho más chicos, necesarios para producir 200ton de captura sostenible son aún mayores (Figura 18, panel inferior; 300,000-475,000 desovantes con parámetro $a=3$; 150,000-275,000 con parámetro $a=9$).

La Figura 19 muestra la biomasa virgen de salmones en el océano y la productividad necesaria para producir 200ton de captura sostenible para distintos tipos de vida. Este parámetro es muy importante, ya que la predación sobre otras especies en el océano (analizada más adelante) es una función de esta biomasa.

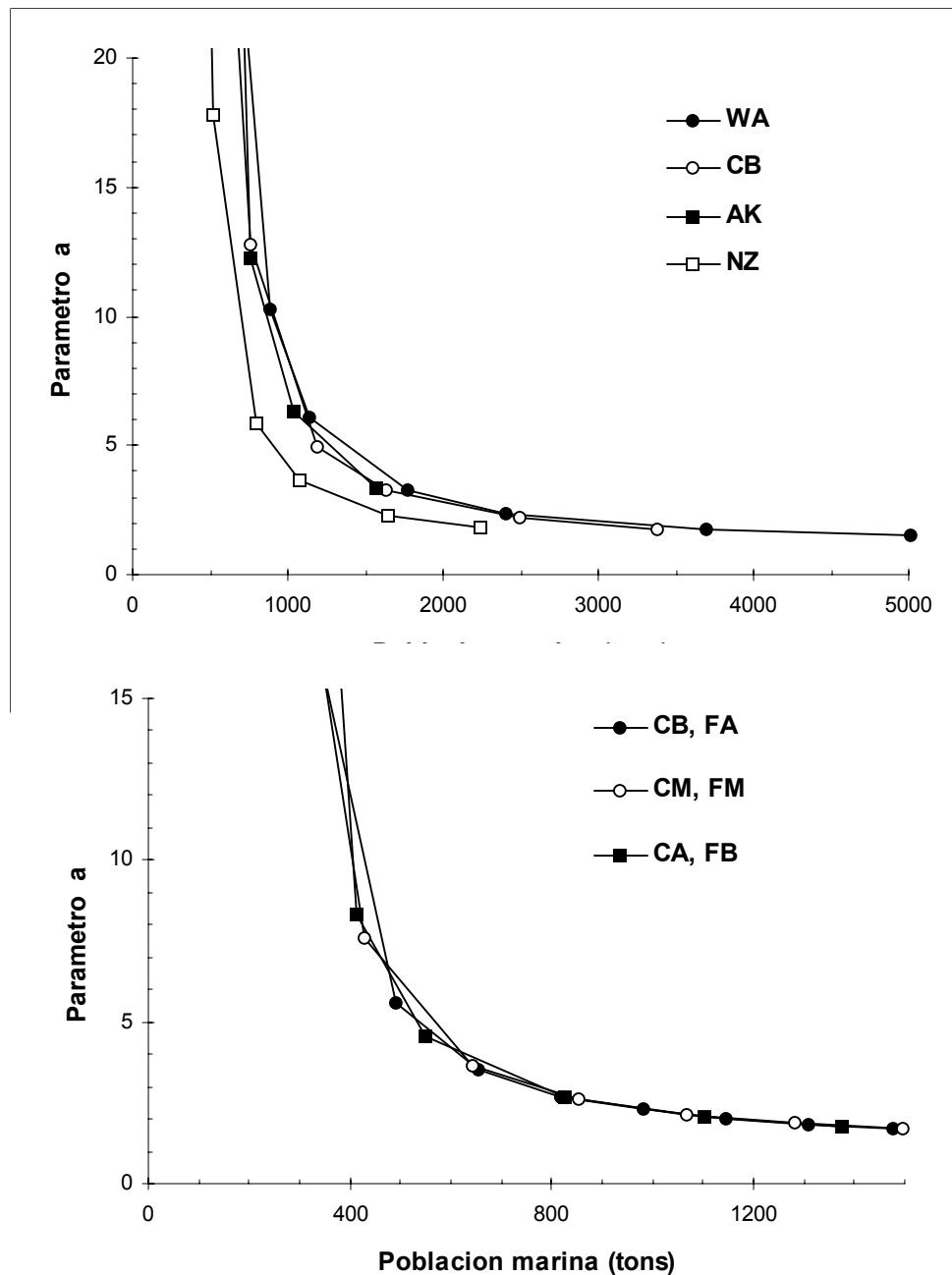


Figura 19. Combinaciones de productividad (parámetro a) y tamaños poblacionales (biomasa marina en toneladas) requeridos para obtener un máximo rendimiento sostenible de 200 toneladas/año. Panel superior: chinook salmon. Panel inferior: coho salmon. Las distintas curvas representan los resultados para distintos tipos de vida (Apéndice Ñ).

El tipo de vida de los salmones de Nueva Zelandia tiene muy alto crecimiento y madura a edades jóvenes y puede producir un rendimiento de 200 toneladas anuales con una

población marina más chica que los tipos alternativos (panel superior). Los otros tres tipos de vida para salmón chinook, al igual que las variantes utilizadas para coho (panel inferior), no difieren en la biomasa marina necesaria para producir 200 toneladas anuales para un determinado nivel de productividad.

La Figura 20 muestra los años requeridos para las distintas combinaciones de historia de vida, tamaño poblacional y productividad para llegar al tamaño poblacional que produce 200ton. Las simulaciones se basaron en sembrar 600,000 smolts/año, por cinco años, el esfuerzo que contempla el proyecto de introducción. A medida que la productividad aumenta, el tiempo requerido para llegar al rendimiento deseado disminuye. Los tiempos requeridos para el salmón chinook son de entre 10 y 20 años para una productividad media (parámetro $a=3$) y entre 5 y 10 años para productividades altas (parámetro $a=9$). Debido a su ciclo de vida más corto, los tiempos requeridos para establecer las poblaciones deseadas de salmón coho son significativamente menores (5-11 años para $a=3$; 4-7 años para $a=9$). Es importante notar que estos tiempos son optimistas, ya que asumen que las poblaciones establecidas desarrollarán inmediatamente las características que se utilizan en las simulaciones. Es de esperar que una población introducida experimente un período de aclimatización, durante el cual su productividad y crecimiento serán relativamente bajos.

Potenciales efectos de la introducción

Como competidores en los ríos

Dadas sus características morfológicas y ecológicas, los salmones chinook y coho interactuarían más intensamente durante sus estadíos juveniles en ríos con la trucha marrón y con la trucha de arroyo (Sección III). La interacción entre estas especies, las cuales son muy similares biológicamente, estará gobernada por su tamaño relativo. Se espera que aquella especie que desove más temprano cuente con una ventaja competitiva, ya que sus juveniles serán más grandes durante su primera primavera y verano, cuando la alimentación es más activa. A continuación se utiliza información biológica de los salmones chinook y coho y de las características físicas del Río Santa Cruz para anticipar los períodos de desove más probables para estas especies en este río. Los mismos se

comparan con los tiempos de desove conocidos para la trucha marrón y de arroyo en ríos de Santa Cruz.

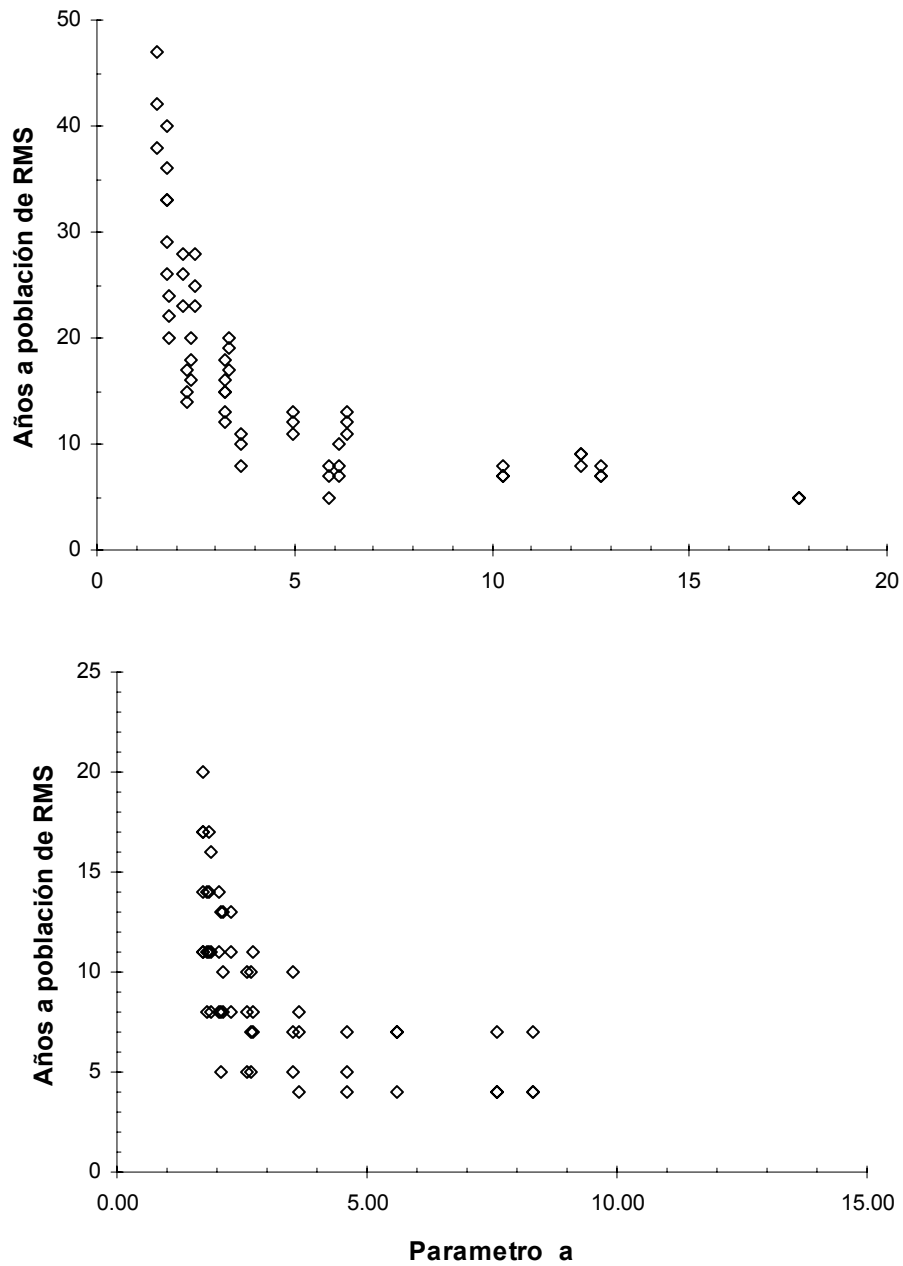


Figura 20. Años requeridos para llegar a la población que produce el rendimiento máximo sostenible (RMS) a partir de una siembra de 600,000/año por 5 años, en función de la productividad de la población (parámetro a).

Si bien el período en el que distintas poblaciones de salmón chinook del Hemisferio Norte desovan es muy variable, existe una clara correlación entre el mismo y la latitud a la que se encuentra el río de origen (Healy, 1991). Las poblaciones en altas latitudes desovan más temprano en el año que aquellas de bajas latitudes (Figura 21).

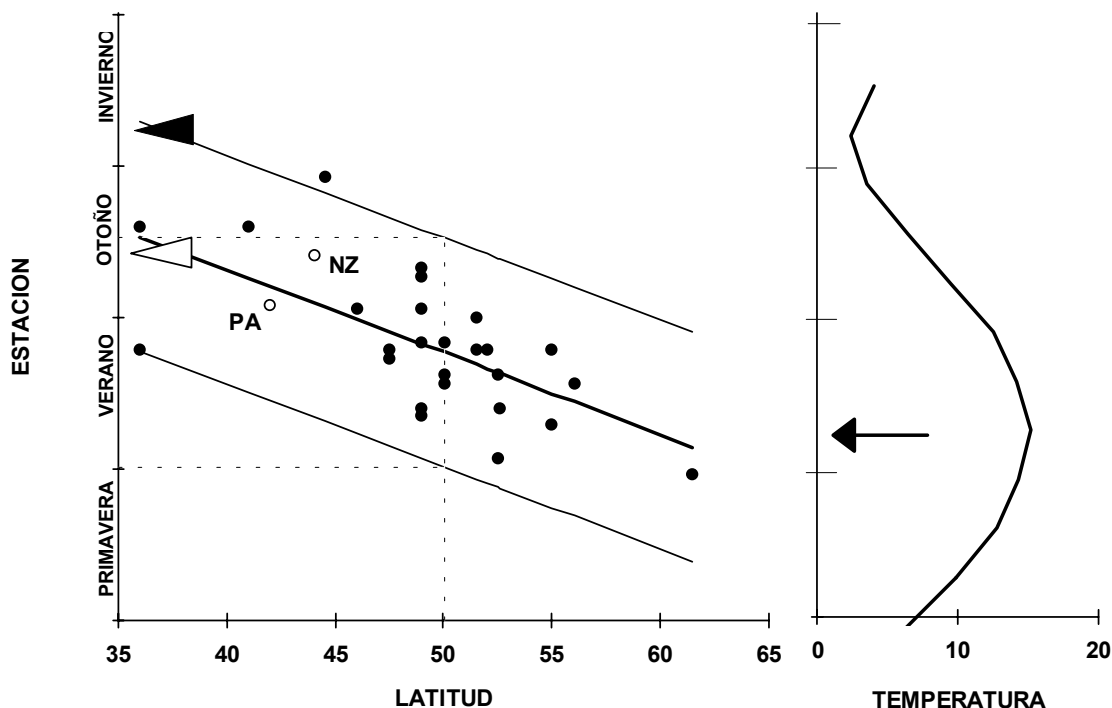


Figura 21: Predicción del tiempo medio de desove del salmón chinook en el Río Santa Cruz en función de la latitud. La regresión y los intervalos de predicción están basados en observaciones provenientes de poblaciones de Norte América (símbolos sólidos; Healy, 1991). El intervalo de predicción del tiempo medio de desove (línea de puntos) para la latitud del Río Santa Cruz (50°) va desde el principio de verano (22 de diciembre) hasta mediados del otoño (8 de mayo). A modo de ilustración, se incluyen los datos correspondientes a las poblaciones de chinook introducido en Nueva Zelandia (NZ; extraído de Quinn y Unwin, 1993) y a chinook desovando en la cuenca del Río Futaleufú, Chubut (PA; observaciones del autor). El tiempo medio de desove de la trucha de arroyo en el Río Coyle (triángulo blanco) y de la trucha marrón en el Río Gallegos (triángulo negro) se indican sobre el eje de ordenadas. El panel de la derecha muestra la temperatura del Río Santa Cruz en la Isla Pavón (SPAP Santa Cruz). La flecha señala el momento cuando la temperatura media es de 16°C .

Esto está posiblemente relacionado a las condiciones en los ríos: a más altas latitudes las condiciones apropiadas para el desove y para la incubación de los huevos (*e.g.*, temperatura) ocurren más temprano en el año. Dada esta información, es posible calcular una recta de regresión entre latitud y tiempo medio de desove y estimar intervalos de

confianza para una nueva predicción (Zar, 1984; Figura 21). A partir del mismo se estima el período más probable para el desove de una población en la latitud del Río Santa Cruz (50°S) entre principios del verano y mediados del otoño. Este tipo de extrapolación asume que las características ambientales asociadas a la latitud y que afectan al desove operarían de forma simétrica en ambos hemisferios. Si bien este supuesto podría cuestionarse, los tiempos de desove de poblaciones introducidas en ríos de Nueva Zelanda (Quinn y Unwin, 1993) y de salmones chinook recientemente encontrados en el río Futaleufú de Chubut (observaciones propias) se ajustan a las predicciones de este modelo (Figura 21).

El rango óptimo de temperatura para el desarrollo de huevos de salmón chinook es de 3° a 16° (Healy, 1991). La temperatura media máxima del Santa Cruz (Isla Pavón) es de 16° y ocurre a principios de verano (Figura 21), confirmando el límite inferior para el período de desove óptimo para chinook en este río.

Experimentos realizados en Nueva Zelanda mostraron que el salmón chinook es capaz de desplazar competitivamente a la trucha marrón de los mejores ambientes durante sus estadios juveniles (Sección III). Debido a su desove más temprano, el salmón chinook produce juveniles más grandes en la primera primavera y verano (Glova y Field-Dodgson, 1995). El período de desove estimado para el Río Santa Cruz sugiere que la misma relación de tamaños podría establecerse en este río donde la trucha marrón desova en invierno (Figura 21). También desovaría más temprano que la trucha de arroyo, aunque no existe información de otras partes del mundo acerca de la competencia entre estas especies.

Un análisis semejante al anterior puede realizarse para el salmón coho (Figura 22). Dado que no se posee información para poblaciones específicas se estima sólo el período medio más probable, sin un intervalo de predicción. El salmón coho típicamente migra al agua dulce cuando las temperaturas del río se encuentran en el rango 7.2°C-15.6°C (Sandercock, 1991). Este rango de temperaturas se encuentra en el Río Santa Cruz entre principios del verano y mediados del otoño (Figura 22). Estas predicciones señalan que una población introducida de esta especie también desovaría más temprano que las truchas de arroyo y marrón, dos especies a las que puede desplazar competitivamente cuando cuenta con una ventaja de tamaño (Gibson, 1981; Fausch y White, 1986).

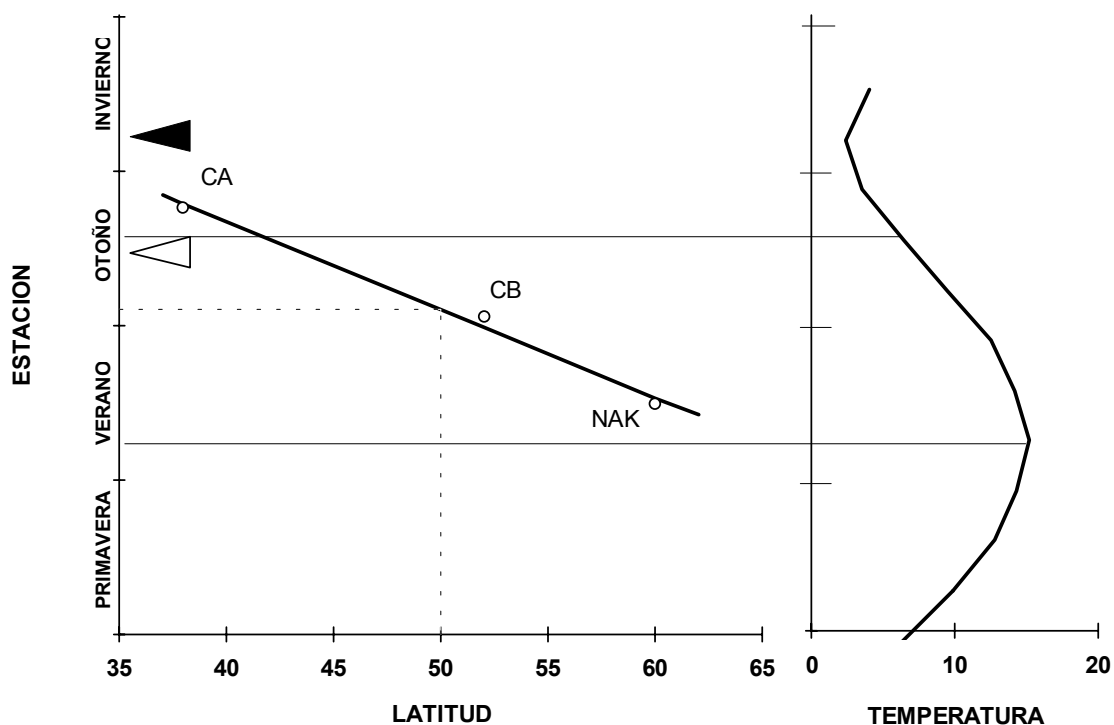


Figura 22: Predicción del tiempo medio de desove del salmón coho en el Río Santa Cruz en función de la latitud. La regresión está basada en los tiempos de desove promedio de poblaciones de California (CA), Columbia Británica (CB), y el norte de Alaska (NAK) a partir de datos reportados por Sandercock (1991). La predicción del tiempo medio de desove (línea de puntos) para la latitud del Río Santa Cruz (50°) es a principio de otoño (30 de setiembre). El tiempo medio de desove de la trucha de arroyo en el Río Coyle (triángulo blanco) y de la trucha marrón en el Río Gallegos (triángulo negro) se indican sobre el eje de ordenadas. El panel de la derecha muestra la temperatura del Río Santa Cruz en la Isla Pavón. Las líneas continuas horizontales señalan el período de tiempo con el rango de temperaturas 7.2°C-15.6°C.

Como competidores en el océano

El efecto de un salmón introducido como competidor de especies residentes será una función de su abundancia en el océano. La Figura 23 muestra la biomasa de las poblaciones marinas para salmón chinook y coho proyectadas por el modelo poblacional para distintas historias de vida, tamaños de la población de desovantes y niveles de productividad. La biomasa marina crece linealmente con el tamaño de la población de desovantes (notar que el eje X es logarítmico). Las distintas historias de vida afectan significativamente las predicciones de biomasa marina para determinados tamaños de la población de reproductores y productividad poblacional.

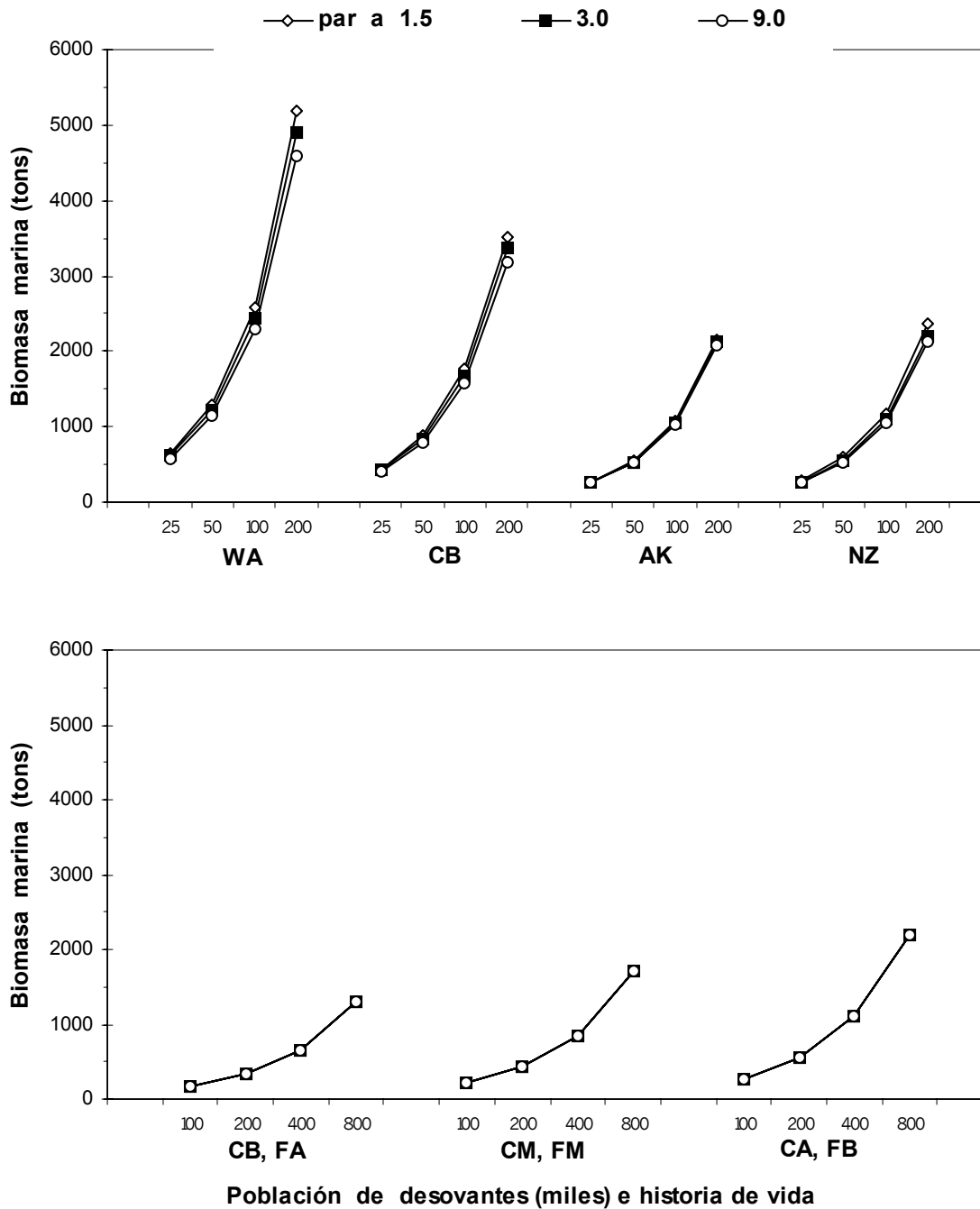


Figura 23. Biomasa marina correspondiente a poblaciones de distinto tamaño (eje X, en miles de desovantes), con distintas productividades (par a) y distintos tipos de vida (Apéndice Ñ). Panel superior: chinook. Panel inferior: coho.

Por ejemplo, las poblaciones de chinook del tipo de Alaska (por su crecimiento bajo y fecundidad alta) y la de Nueva Zelandia (por su maduración temprana), predicen

biomasas marinas menores que los tipos alternativos para un mismo número de desovantes. Las biomasas marinas de coho, una especie de tamaño menor y que permanece sólo un año en el océano, son significativamente más bajas que aquellas predichas para chinook, incluso cuando las poblaciones de desovantes consideradas para esta especie fueron cuatro veces más grandes.

Las biomasas marinas predichas para chinook y coho son modestas en comparación con aquellas de algunas de las especies que se identificaron como potenciales competidores en la sección III (Tabla 4). Los stocks de merluza común (aprox. 2mill. ton), merluza de cola (aprox. 400,000ton), polaca (aprox. 500,000ton) y bacalao criollo (aprox. 200,000ton) son órdenes de magnitud mayores que las biomasas máximas en la Figura 23. Los stocks de abadejo y de merluza de cola, con capturas anuales de alrededor de 20,000ton y 10,000ton respectivamente, son también significativamente más grandes que las biomasas proyectadas para el salmón. A diferencia del salmón, todas las especies mencionadas son de hábitos demersales, proveyendo otra indicación de que la competencia con un salmón introducido sería insignificante.

Las abundancias estimadas de la palometa (8,400ton, captura anual 2,100ton) son del mismo orden de magnitud que las simuladas para el salmón. Esta especie es eminentemente costera y de hábitos pelágicos, semejantes a aquellos de un salmón del Pacífico. Los efectos de competencia son difíciles, sinó imposibles, de predecir, ya que la intensidad de la interacción dependerá de aspectos tan difíciles de calificar como la segregación espacial y temporal de las dos poblaciones, y las limitantes impuestas por los recursos compartidos. Sin embargo, a diferencia de los otros potenciales competidores identificados, la palometa podría competir significativamente con un salmón introducido.

Otra especie del litoral patagónico con distribución costera durante su estación reproductiva (setiembre a marzo) y con una dieta muy semejante a la de los salmones es el pinguino de Magallanes. El número de pinguinos adultos en Santa Cruz fue estimado en 270,000 parejas (Gandini *et al.*, 1996).

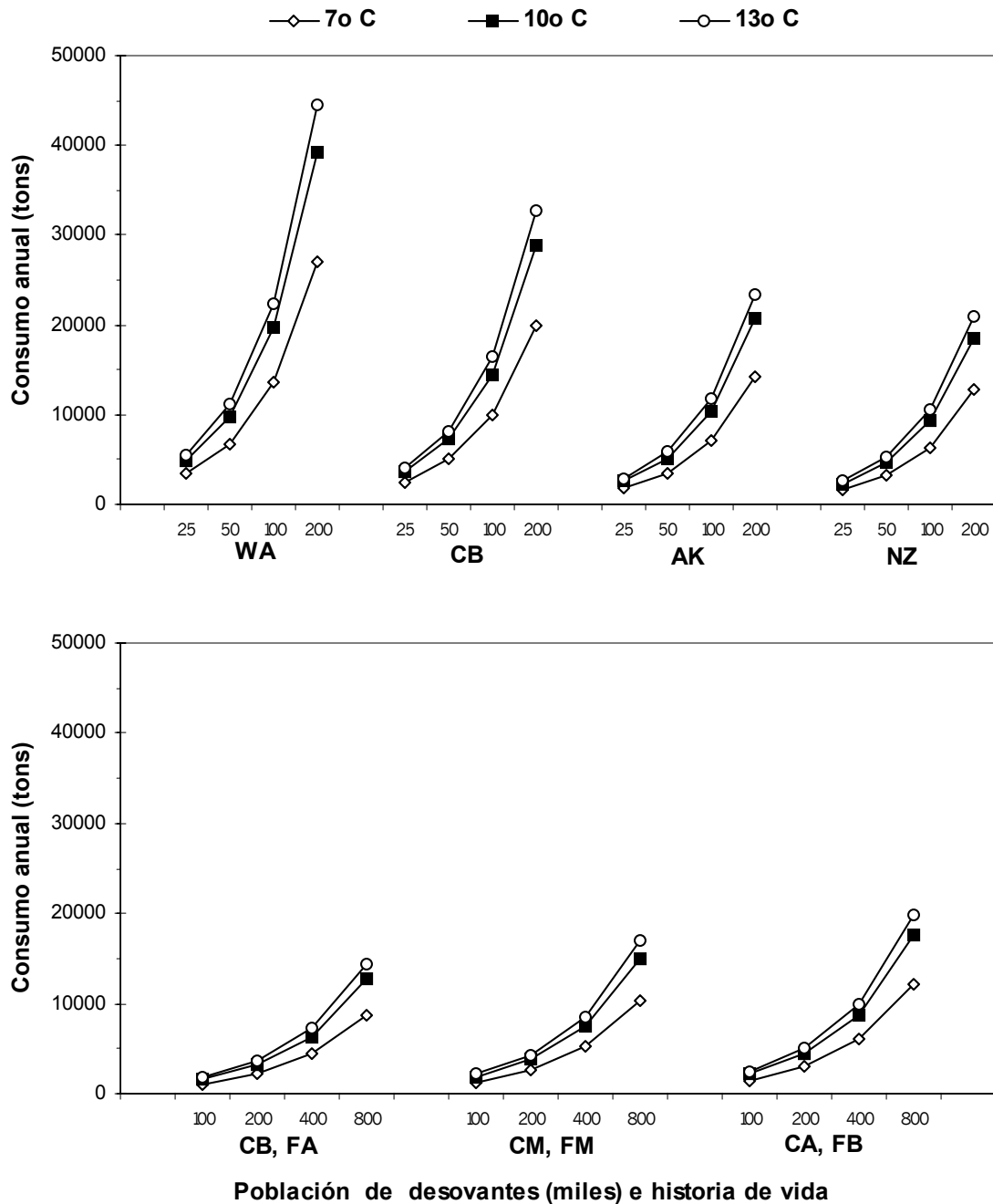


Figura 24. Consumo anual (toneladas) correspondiente a poblaciones de distinto tamaño (eje X, en miles de desovantes), con distintos tipos de vida (Apéndice Ñ) y a tres temperaturas distintas. Panel superior: chinook. Panel inferior: coho.

Con un peso promedio de 3,85 kg por individuo (Esteban Frere, Patricia Gandini, comunicación personal), estas poblaciones constituyen una biomasa de más de 2,000tons,

comparable a aquellas proyectadas para los salmones (Figura 23). Durante la estación reproductiva, los pinguinos pueden consumir entre un 15 y un 20% de su peso por viaje de alimentación (1,5 días de duración, Esteban Frere, Patricia Gandini, comunicación personal), lo cual proyecta un consumo total de alimento de la población de Santa Cruz de más de 20,000tons por estación reproductiva. El mismo es comparable al consumo anual estimado para poblaciones introducidas de salmón chinook de tamaño moderado (Figura 24).

Como predadores en el océano

Los efectos de predación pueden ser evaluados un poco más directamente que los de competencia a partir de la estimación de las tasas de consumo de una población de salmón introducida. La Figura 24 muestra los consumos anuales totales (todas las edades, todo el año) estimados para distintos tipos de vida y tamaños poblacionales a partir del modelo bioenergético (Apéndice C). Al igual que la biomasa marina, el consumo es afectado significativamente por el tipo de vida seleccionado. El modelo bioenergético predice además que el consumo aumenta con la temperatura.

La magnitud de la predación del salmón puede ser significativa: las poblaciones marinas estimadas por el modelo (biomasas en Figura 23) pueden consumir aproximadamente 10 veces su peso en un año (Figura 24), lo cual requiere que, en promedio, los individuos consuman aproximadamente un 3% de su peso por día. Un ejemplo numérico puede ayudar a dimensionar estos valores. Una población de 100,000 desovantes de chinook (el tamaño aproximado necesario para producir 200ton de captura con productividades intermedias) puede consumir entre 10,000 y 20,000 toneladas de alimento al año (Figura 24). Estos valores son comparables a las capturas de merluza de cola (17,000ton), abadejo (20,000ton) y merluza negra (10,800ton), y significativamente mayores a la captura de palometa (2,100ton). Algunas de las presas potenciales de los salmones son muy abundantes y estos niveles de consumo no parecieran imponer un riesgo significativo. Tal es el caso de los eufásidos y los bogavantes, los cuales son fuertemente predados por algunas de las especies de peces más abundantes del Atlántico sur (merluza común, merluza de cola, bacalao austral) y los juveniles de especies

sumamente abundantes (*e.g.*, merluza de cola). El consumo de juveniles de abadejo registrado para chinooks en Nueva Zelandia es bajo y esta especie, si bien no tan abundante como las anteriores, es conspicua en el mar argentino.

El efecto del salmón como predador sobre otras especies de potenciales presas no puede ser evaluado por el consumo total, sino que se requiere un análisis más detallado. Algunos recursos ocurrirán sólo en determinadas épocas del año (larvas o juveniles), otros puede no ser accesible para un salmón en determinadas épocas del año (*e.g.*, barreras térmicas) y otros pueden no ser consumidos por todas las edades de salmón. El análisis siguiente se concentra en desarrollar medidas de consumo para el salmón chinook que sean aplicables al análisis de especies de presas particulares.

La Figura 25 muestra el consumo de salmón chinook de edades 1 en adelante en el período enero-marzo (panel superior) y en el período mayo a octubre (panel inferior). En estos períodos una población introducida de salmón podría superponerse espacialmente con el substock patagónico del calamar y con el stock patagónico de la anchoíta respectivamente (Sección III). Los consumos estimados son bajos en comparación a la abundancia de estos recursos (anchoíta 740,000ton; calamar 182,000ton), sugiriendo que el efecto de predación de un salmón introducido sobre estas especies sería insignificante.

La Figura 26 (panel superior) muestra el consumo de salmónes durante su primer año de vida oceánica en el período octubre-marzo, cuando larvas, post-larvas y juveniles de sardina fueguina (menos de 48mm) se encuentran en la costa de Santa Cruz y Tierra del Fuego. La abundancia de estos estadíos, estimada por medios hidroacústicos en 423ton (Sánchez *et al.*, 1995), es comparable a los consumos estimados para poblaciones de desovante entre 100,000 y 200,000 individuos, sugiriendo que un salmón introducido podría afectar a esta especie en forma significativa. El panel inferior muestra el consumo de salmónes de todas las edades durante todo el año, cuando podrían consumir adultos de sardina. No se poseen estimaciones del stock de adultos de sardina, por lo que la evaluación de la significancia de los niveles de consumo del salmón en relación a la sardina deberá postergarse hasta que se disponga de tales estimaciones.

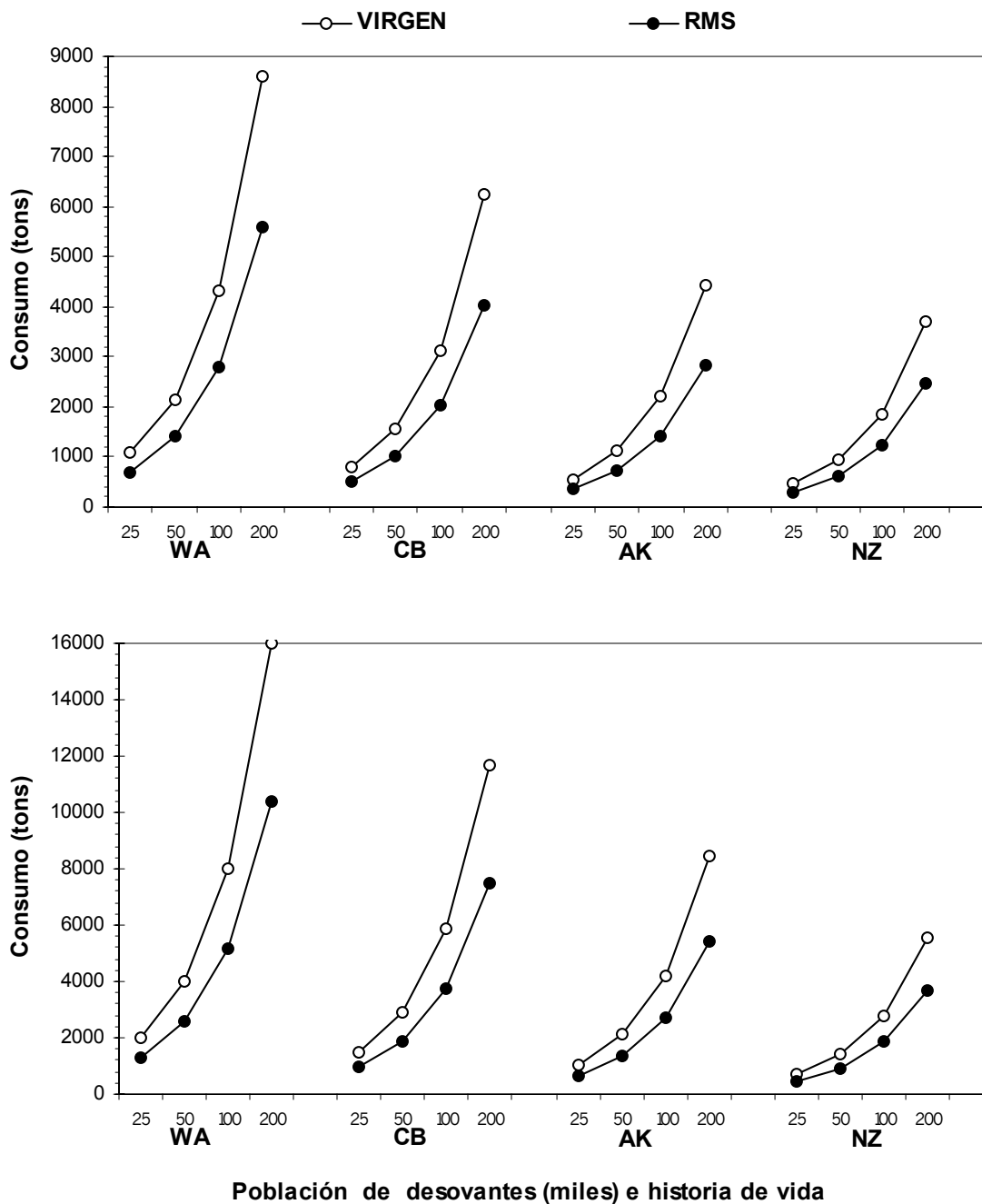


Figura 25. Consumo anual (toneladas) correspondiente a poblaciones de salmón chinook de distinto tamaño (eje X, en miles de desovantes), con distintos tipos de vida (Apéndice Ñ) y para la población virgen o explotada al rendimiento máximo sostenible (RMS). Panel superior: consumo de salmón de edades 1 a 6, entre enero y marzo, cuando el salmón predaría sobre calamar. Panel inferior: consumo de salmón de edades 1 a 6, entre mayo y octubre, cuando el salmón predaría sobre anchoíta.

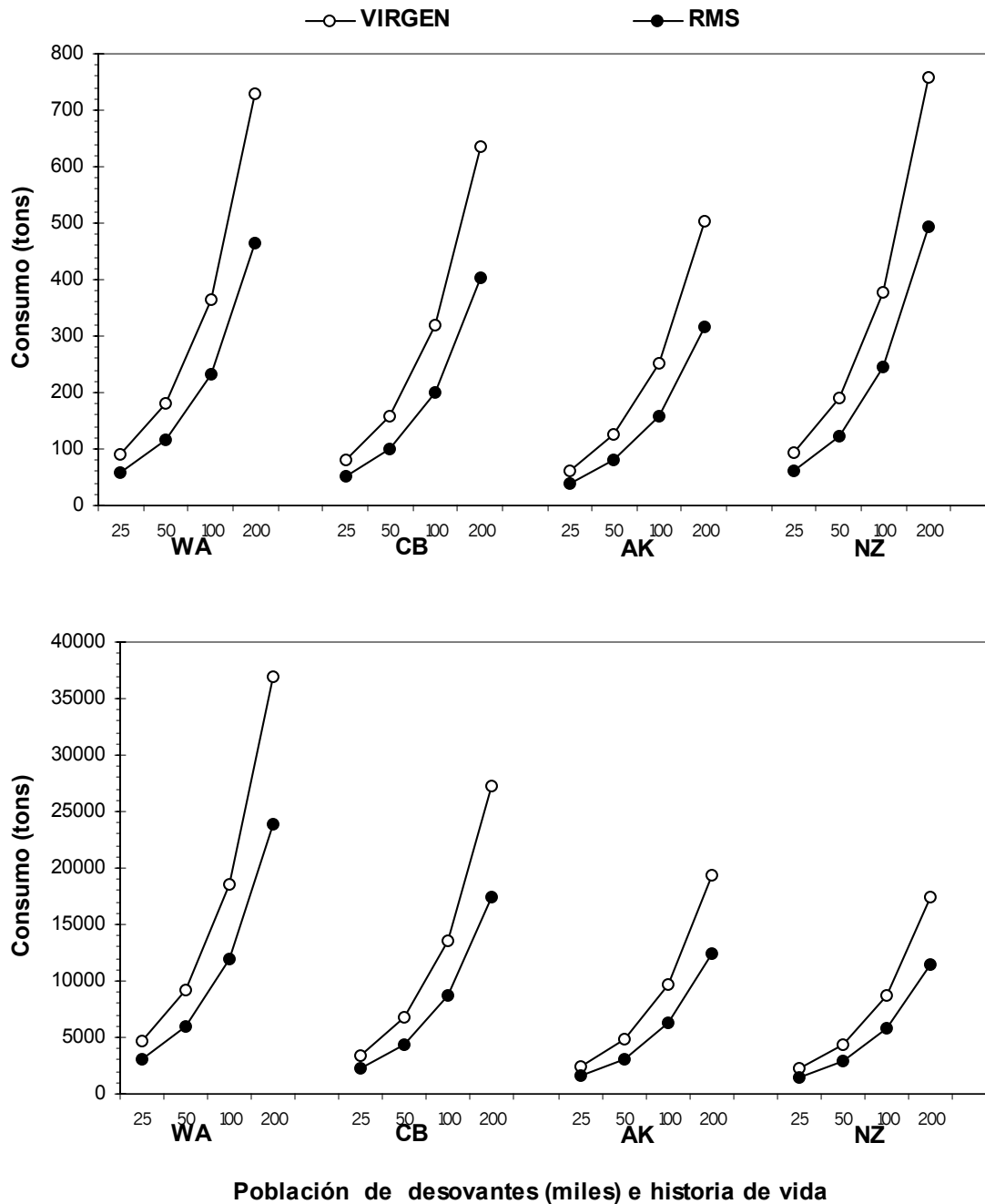


Figura 26. Consumo anual (toneladas) correspondiente a poblaciones de salmón chinook de distinto tamaño (eje X, en miles de desovantes), con distintos tipos de vida (Apéndice Ñ) y para la población virgen o explotada al rendimiento máximo sostenible (RMS). Panel superior: consumo de salmón de edad 0, entre octubre y marzo, cuando el salmón preda sobre larvas, post-larvas y juveniles de sardina fueguina. Panel inferior: consumo de salmón de edades 0 a 6, todo el año, cuando el salmón preda sobre adultos de sardina fueguina.

La Figura 27 (panel superior) muestra el consumo estimado de salmones de la edad 1 en adelante, entre abril y noviembre. En este período las temperaturas del Golfo

San Jorge son suficientemente bajas como para albergar a un salmón del Pacífico. Si bien no se poseen estimaciones de abundancia para el langostino, la captura anual en 1992 en todo el Golfo fue de 12,000ton, lo cual se encuentra dentro de la capacidad de consumo de las poblaciones simuladas. El panel inferior muestra el consumo de salmónes juveniles (edad 0) entre septiembre y noviembre, período en el cual se encuentran larvas de centolla en Santa Cruz y Tierra del Fuego. No existen estimaciones de la población de centolla que permitan contrastar este consumo con una biomasa estimada de larvas. La captura máxima de centollas obtenida en la región comprendida por la XII región de Chile, Tierra del Fuego y Santa Cruz fue de 2,900tons y provee una idea del orden de magnitud que podría tener la biomasa larvaria.

Control de la población introducida

Un aspecto importante en la evaluación de la introducción de una especie exótica es la posibilidad de erradicarla si, una vez establecida, ésta llegara a considerarse perjudicial. La Figura 28 (panel superior) muestra los años requeridos para reducir poblaciones de distintos tamaños, productividades e historias de vida a 10,000 reproductores, mediante explotación intensiva (remoción del 90% de los reproductores por año). El control de poblaciones pequeñas (25,000 individuos) de baja o media productividad requeriría aproximadamente cinco años de captura intensiva. Poblaciones y productividades mayores requerirían esfuerzos significativamente más grandes. Los años de remoción intensiva requeridos crecen exponencialmente con la productividad de la población. El control de poblaciones de salmón coho requeriría esfuerzos algo menores a los correspondientes a chinook (panel inferior).

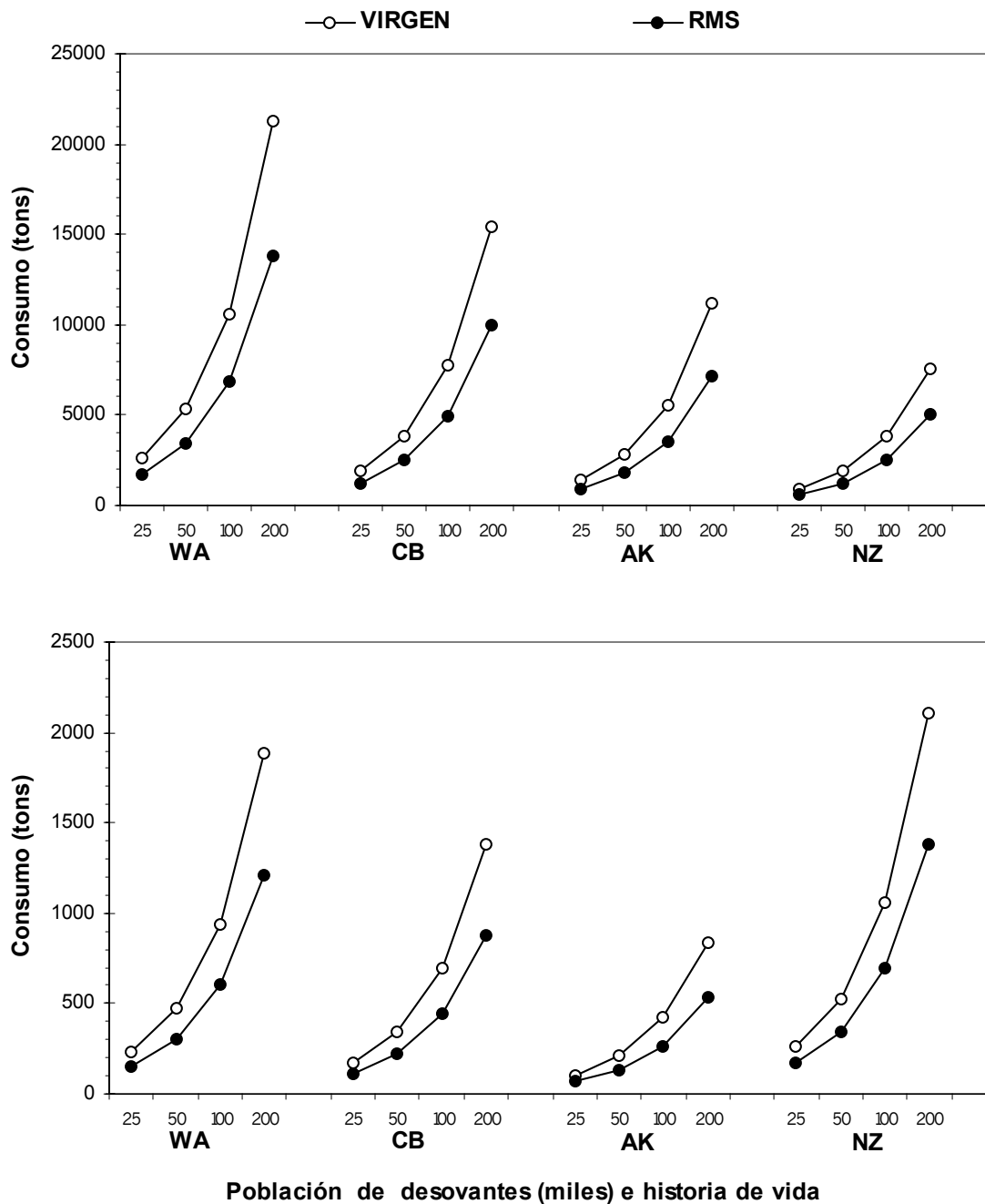


Figura 27. Consumo anual (toneladas) correspondiente a poblaciones de salmón chinook de distinto tamaño (eje X, en miles de desovantes), con distintos tipos de vida (Apéndice Ñ) y para la población virgen o explotada al rendimiento máximo sostenible (RMS). Panel superior: consumo de salmón de edades 1 a 6, entre abril y noviembre, cuando el salmón predaría sobre juveniles, subadultos y adultos de langostino. Panel inferior: consumo de salmón de edad 0, entre septiembre y noviembre, cuando el salmón predaría sobre larvas de centolla.

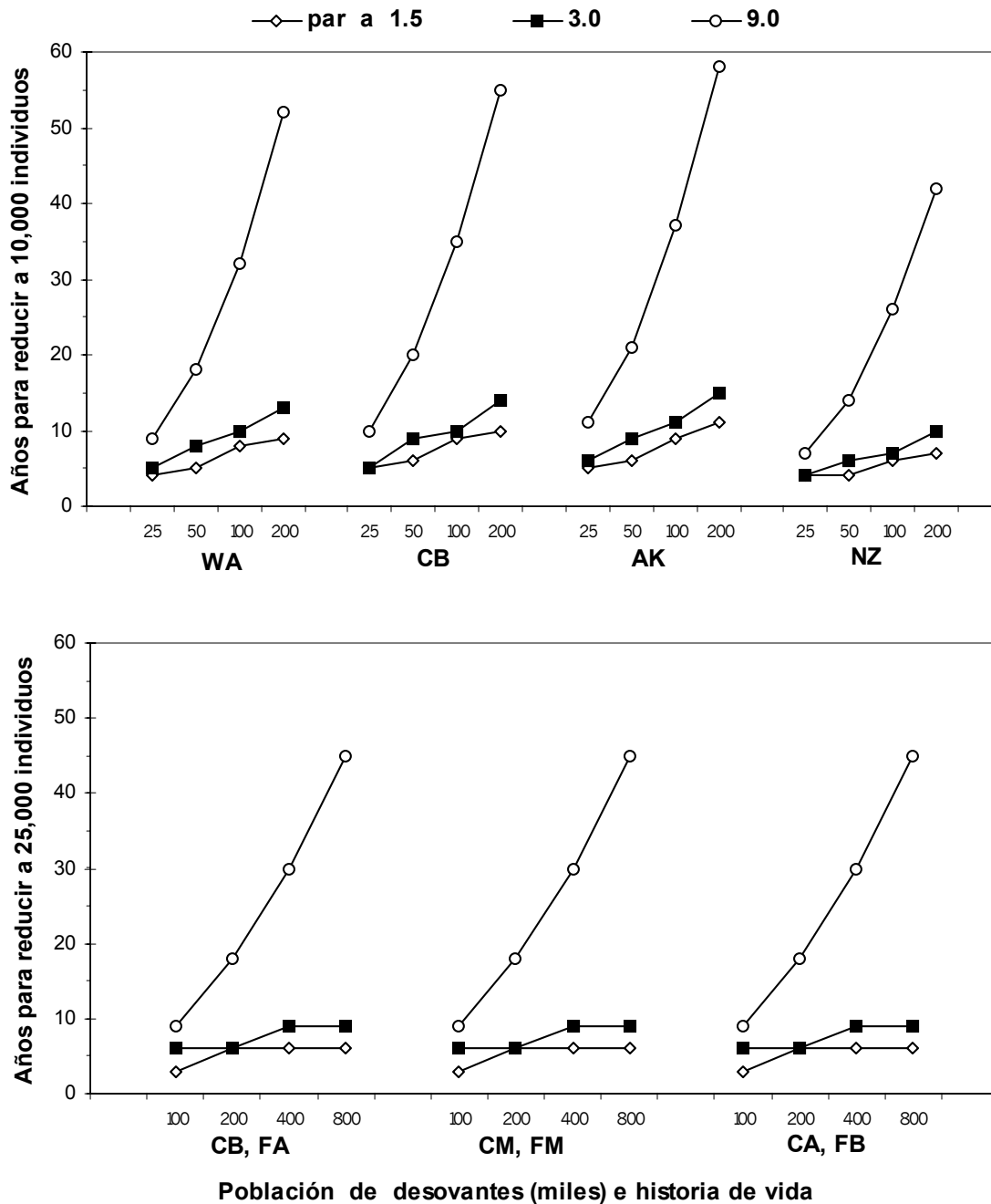


Figura 28. Años requeridos para reducir la población de salmón mediante una cosecha del 90% de los reproductores al año para poblaciones de distinto tamaño (eje X, en miles de desovantes), con distintos tipos de vida (Apéndice Ñ) y productividad (par a). Panel superior: chinook y reducción a 10,000 individuos. Panel inferior: coho y reducción a 25,000 individuos.

Discusión

En esta sección se utilizaron los modelos y los parámetros presentados en la sección anterior para evaluar la factibilidad de cumplir los objetivos de producción planteados por el proyecto de introducción y para evaluar los efectos potenciales del salmón como competidor y como predador. A partir de este análisis fue posible determinar cuales son las especies “críticas”, aquellas que podrían ser afectadas significativamente por un salmón introducido.

Los resultados de las simulaciones demuestran que se requieren poblaciones significativamente grandes para obtener una captura sostenible anual de al menos 200 toneladas. Incluso si eso fuera posible, el desarrollo de tales poblaciones insumiría varios años, seguramente más de 10. La biomasa marina de tales poblaciones sería órdenes de magnitud menor que varias de las poblaciones de potenciales competidores (e.g., merluza de cola), pero semejante a la de la palometa y la del pinguino de Magallanes, los cuales al igual que el salmón tienen distribución costera y hábitos alimenticios pelágicos.

El consumo estimado para poblaciones de salmón de distintas características es insignificante cuando se lo compara con la abundancia de algunas de sus potenciales presas (calamar, anchoíta, juveniles de merluza de cola, eufásidos, *Munida*), pero es suficientemente grande como para sugerir un potencial riesgo para otras (centolla, sardina fueguina y, posiblemente, langostino). En el agua dulce, un salmón chinook o coho desovaría más temprano que las poblaciones de truchas marrón y de arroyo residentes en ríos de Santa Cruz y Tierra del Fuego. Este desove temprano resultaría en juveniles de salmón más grandes que aquellos de las truchas, a los que, según se ha demostrado experimentalmente en otras partes del mundo, podrían desplazar competitivamente de los mejores sitios del río durante la primera primavera y verano de vida.

PARTE VI. SUMARIO, RESULTADOS GENERALES Y DISCUSION

Los ambientes de Patagonia presentan características que son generalmente percibidas como excelentes para la cría de salmónidos. De hecho, los salmónidos residentes en ríos, lagos y el litoral marítimo de esta región sostienen algunas de las pesquerías deportivas más atractivas del mundo. En años recientes, las provincias patagónicas se han interesado en la cría e introducción de salmónes del Pacífico con fines comerciales. En el marco de los proyectos de cooperación Internacional de la Argentina con la Comunidad Económica European, la provincia de Santa Cruz ha propuesto introducir salmón chinook o coho en el Río Santa Cruz con el fin de desarrollar una pesquería costera de pequeña escala. Este trabajo consistió en varios análisis acerca de la factibilidad y de los potenciales efectos de tal emprendimiento. Primero, se evaluó la probabilidad de establecer una población anádroma de salmón del Pacífico a partir de una revisión de emprendimientos semejantes en otras regiones del mundo. Segundo, y con la ayuda de modelos de simulación, se evaluaron las chances de establecer poblaciones que cumplan con los objetivos de producción planteados en el proyecto de introducción. Tercero, se determinó qué especies podrían ser afectadas, ya sea por competencia o predación, por un salmón introducido y se utilizó un modelo poblacional, en combinación con un modelo bioenergético, para ponderar la magnitud de dichos efectos. Finalmente, se utilizó el mismo modelo para evaluar la factibilidad de controlar a la especie introducida mediante captura intensiva.

Las características físicas y biológicas del Río Santa Cruz y el litoral de Santa Cruz parecieran ser óptimas para el desarrollo de poblaciones de salmón del Pacífico. Las temperaturas y caudales del río, así como las temperaturas marinas, se encuentran dentro de los rangos preferidos por los salmónes chinook y coho. El litoral patagónico es altamente productivo y muchas de las especies nativas están cercanamente emparentadas con especies que sirven de alimento a salmónes chinook introducidos en Nueva Zelanda.

En contraste a la visión optimista generada por la simple evaluación de la calidad de los ambientes disponibles, la historia de intentos para establecer poblaciones asilvestradas de salmón del Pacífico en otras partes del mundo presenta un panorama

bastante menos alentador. De decenas de intentos ---47 documentados en este trabajo--- en solamente un caso (salmón chinook en la isla sur de Nueva Zelandia) se ha logrado establecer una población anádroma de salmón del Pacífico fuera del rango de distribución de la especie. A pesar de que este caso se menciona frecuentemente como evidencia de la factibilidad de introducir salmón del Pacífico en Sudamérica, donde se encuentran características ambientales similares a las de Nueva Zelandia, un análisis más profundo de dicha introducción sugiere que sus logros han sido relativamente modestos. La población de desovantes en cinco ríos no llega a 50,000 individuos, sustentando una pesquería recreacional de alrededor de 20,000 individuos. El análisis desarrollado en este trabajo indica que para producir una captura de 200 toneladas al año (el objetivo planteado en proyecto de introducción) a partir de poblaciones introducidas de chinook, se requeriría una población de desovantes de dos a cuatro veces más grande que la de Nueva Zelandia. Es imposible predecir que es lo que sucederá al introducir una especie a un nuevo ambiente, pero la evidencia indica que los objetivos de producción planteados para el caso del Río Santa Cruz son extremadamente ambiciosos. Los mismos requerirían un nivel de éxito en el establecimiento de salmónes que no tiene precedentes en la abultada historia de introducciones de estas especies. La evaluación de los beneficios de desarrollar una pesquería terminal costera debe además considerar que tal tipo de actividad es típicamente estacional y, por lo tanto, plantea la necesidad de generar infraestructura que podría quedar ociosa durante una buena parte del año.

Gracias a la gran abundancia de información biológica disponible para el salmón del Pacífico, fue relativamente sencillo evaluar los tipos de población requeridos para lograr una determinada producción. La evaluación del impacto del salmón sobre otras especies constituye una actividad intrínsecamente más complicada y plagada de incertidumbres. No sólo desconocemos las características que tendrá la población introducida, sino que además es imposible predecir qué distribución geográfica o hábitos alimenticios desarrollará. Incluso si supiéramos exactamente que hará la especie introducida, existe todavía gran incertidumbre acerca de como responderían las especies residentes a la competencia o a la predación ejercidas por un salmón introducido. El enfoque de este trabajo fue comenzar por establecer cuáles especies podrían interactuar con un salmón introducido a lo largo de las distintas etapas de su ciclo biológico. A partir

de esta información, y con la yuda de modelos poblacionales, se ponderaron los potenciales efectos de poblaciones introducidas de salmón de distintas características sobre las potenciales especies interactuantes.

En los ríos, las poblaciones de trucha marrón podrían ser significativamente afectadas por la competencia ejercida por un salmón chinook o coho. Un salmón chinook o coho desovaría en el Río Santa Cruz más temprano que la trucha marrón, lo que a su vez resultaría en juveniles de mayor tamaño en primavera y verano. Tanto en Norte América como en Nueva Zelandia se ha demostrado experimentalmente que debido a esta ventaja en tamaño, los juveniles de salmón pueden desplazar a la trucha marrón de los mejores sitios de alimentación en los ríos. Es importante mencionar, sin embargo, que la magnitud de tal efecto no ha sido cuantificada: no se conoce cual ha sido el efecto de tal desplazamiento sobre la salud de las poblaciones de truchas. Pero dado que la trucha marrón constituye un recurso deportivo importante para Santa Cruz y Tierra del Fuego, en los Ríos Gallegos y Grande respectivamente, la perspectiva de un efecto negativo no puede ser obviada. Gracias a su capacidad colonizadora, el eventual establecimiento de una población de salmón en el Río Santa Cruz podría fácilmente derivar en una subsecuente “invasión” de ríos vecinos, de modo tal que los efectos de un salmón introducido podrían extenderse fácilmente a esas otras cuencas.

En agua dulce, los juveniles de salmón podrían además competir con o consumir a juveniles de algunas especies autóctonas. La falta de información referida a dichas especies en los ríos de Santa Cruz es prácticamente absoluta. Tampoco se encontraron trabajos referidos a Nueva Zelandia dónde se tratara la interacción entre salmones anádrocos y la fauna autóctona de peces, la cual es semejantes a la de los ríos patagónicos. Dada esta falta de información, no fue posible evaluar las interacciones potenciales entre salmón y las especies autóctonas.

En virtud de la inmensa abundancia de varias de las especies marinas con cuyas dietas se superpondría la de un salmón, se estima que el efecto de competencia sobre las mismas sería minúsculo. Tal es el caso de la merluza común, la merluza de cola, el abadejo y la polaca. Las estimaciones de abundancia de la palometa, por otra parte, una especie con una distribución y hábitos alimenticios semejantes a los de un salmón, son del mismo orden de magnitud que las poblaciones marinas proyectadas por el modelo de

simulación, indicando que el salmón podría tener un efecto significativo sobre esta especie. Un caso semejante lo constituye el pinguino de Magallanes, el cual también tiene hábitos alimenticios y distribución oceánica semejantes a los de un salmón. La biomasa y el consumo estimado para las poblaciones de adultos de pinguino de Magallanes durante la estación reproductiva son muy semejantes a aquellas proyectadas para el salmón.

La mayoría de las potenciales presas marinas del salmón en el Atlántico Sur tienen abundancias que son órdenes de magnitud mayores que la capacidad de consumo estimada para poblaciones de salmón con distintas características. Tal es el caso de los stocks patagónicos de anchoíta y calamar, los eufásidos, los bogavantes, los anfípodos hipéridos y los juveniles de merluza de cola y abadejo. El efecto de predación sobre otras especies, tales como la sardina fueguina, podría ser significativo. Las estimaciones recientes de abundancia de larvas y juveniles de esta especie en la costa de Santa Cruz y Tierra del Fuego son comparables a los consumos estimados para los juveniles de salmón en poblaciones de tamaño moderado. Es importante recalcar que de todas las especies encontradas en el litoral patagónico, la sardina fueguina es la candidata principal a ser predada por un salmón. Esta observación se funda no sólo en la predominancia de clupeidos en las dietas de chinook de Norte América, sino también por la prevalencia de sardinas de una especie emparentada del género *Sprattus* en la dieta del chinook en Nueva Zelandia. Dado que la sardina es una especie clave en la cadena trófica de la plataforma patagónica, se aconseja un análisis más detallado que el propuesto para este trabajo acerca de la interacción potencial del salmón con esta especie. Dicho análisis debería revisar las estimaciones de sardina fueguina y construir modelos de predador-presa para evaluar la posible respuesta de la sardina a distintos niveles de predación.

Otra especie que presenta una situación parecida a la sardina es la centolla. Los salmones en Norte América consumen cantidades importantes de larvas de decápodos, semejantes a las de la centolla. Algunos autores han incluso propuesto que la declinación de poblaciones de *Cancer magister*, un importantes recurso pesquero del Pacífico Norte, pudo haber sido causada por predación de larvas por parte del salmón coho. La falta de información acerca de la abundancia de la centolla impide estimar la producción larvaria para compararla cuantitativamente con la capacidad de consumo del salmón. El consumo

de poblaciones moderadas de salmones, sin embargo, es comparable a la captura máxima obtenida de centolla en el Canal de Beagle, sugiriendo que el impacto sobre las larvas podría ser significativo.

El efecto potencial sobre otras especies, tales como el langostino, es mucho más incierto. Aunque pueden alimentarse a profundidades de más de 100 metros, los salmones son eminentemente pelágicos y no pareciera probable que consumieran estadios bentónicos de langostino ---los estadios larvarios de langostino se encuentran en aguas demasiado cálidas para un salmón. Si bien existen especies aparentemente semejantes a *Pleoticus* en Norte América, éstas no han sido reportadas en la dieta de salmones, lo cual parece apoyar esa aseveración. Por otra parte, los langostinos de la región subártica son Carideos, mientras *Pleoticus* es un Peneideo. La falta de co-ocurrencia geográfica de salmones con Peneideos --los cuales son típicamente tropicales-- en otras partes del mundo no permite descartar completamente al langostino como potencial presa de un salmón introducido. Sin embargo, la información disponible sugiere que es poco probable que lo sea.

Es muy importante considerar que la introducción de salmónidos puede provocar introducción de enfermedades en los ambientes patagónicos. Las mismas podrían afectar a las poblaciones de salmónidos residentes en estos ambientes. Existen al menos cuatro enfermedades serias, comunes en stocks de salmones, que podrían transmitirse a poblaciones silvestres (Sindermann, 1993). Si bien no es posible modelar o evaluar las probabilidades de introducir una enfermedad con los modelos y métodos aquí desarrollados, este fenómeno es lo suficientemente importante como ser considerado un verdadero factor de riesgo. Es sumamente importante que todas las importaciones de huevos y smolts cumplan con los requisitos sanitarios necesarios para evitar la dispersión de enfermedades a las poblaciones silvestres y de cultivo.

Este trabajo sugiere que los beneficios de la introducción de un salmón son limitados, no sólo porque la experiencia indica que su establecimiento es extremadamente difícil, sino porque para cumplir con los objetivos de producción planteados se requeriría establecer poblaciones de tamaños sin precedentes en la historia de las introducciones de salmón. Existen además una serie de riesgos asociados a la introducción de salmón. Varias especies de importancia comercial (trucha marrón,

centolla, sardina fueguina y palometa) y otras de importancia turística (pinguino de Magallanes) podrían ser significativamente afectadas por una salmón introducido.

Agradecimientos

Varios colegas proveyeron ideas e información durante la ejecución de este proyecto. Deseo agradecer especialmente a Jim Ianelli, Nancy Davis, Lobo Orensanz, Patricia Dell'Arciprete, Antonio Pérez-Comas, Tom Quinn, Phil Roni, Rick Brodeur, Esteban Frere y Patricia Gandini. Los siguientes investigadores del INIDEP proveyeron información y asesoramiento referente a las especies del litoral patagónico: Carlos Lasta, Mario Lasta, Daniel Bertuche, Bruno Prenski y Adrián Madirolas. Deseo también agradecer a los participantes del taller realizado en Río Gallegos en diciembre de 1996, en el cual se refinaron y definieron muchas de las ideas contenidas en este reporte: Mario Perroni, Juan Carlos Braccalenti, Alejandro Pettovelo, Fernando Marcos, Luis Pellanda, Patricio Fernandez, Pedro De Carli y Rubén Hudson.

REFERENCIAS

- Alvarez-Colombo, G.L. y M.D. Viñas. 1994. Relaciones peso seco-talla y volumen-talla en *Themisto gaudichaudii*, principal anfípodo hipérido del mar epicontinental argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* **9**:5-10.
- Anónimo 1990. Proyecto de introducción de salmón del Pacífico en Aysén. *Chile Pesquero*. Enero-Febrero 1990.
- Bagdovitz, M.S., W.W. Taylor, W.C. Wagner, J.P. Nicholette, and G.R. Spangler. 1986. Pink salmon populations in the U.S. waters of Lake Superior, 1981-1984. *Journal of Great Lakes Research* **12**:72-81.
- Beacham, T.D. 1982. Fecundity of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the northeast Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology* **60**:1463-1496.
- Beamish, R.J. 1993. Climate and exceptional fish production off the west coast of North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**:2270-2291.
- Boschi, E.E. 1989. Biología pesquera del langostino del litoral patagónico de Argentina (*Pleoticus muelleri*). *Contribución del INIDEP*, Mar del Plata **646**.
- Boschi, E.E., M.I. Iorio y K. Fischbach. 1981. Distribución y abundancia de los crustáceos decápodos capturados en las campañas de los B/I “Walther Herwig” y “Shinkai Maru” en el mar argentino, 1978-1979. *Contribución INIDEP* 383, Mar del Plata.
- Bradford, M.J. 1995. Comparative review of Pacific salmon survival rates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**:1327-1338.
- Brannon, E.L. 1984. Influence of stock origin on salmon migratory behavior. In: J.D. McLeave, G.P. Arnold, J.J. Dodson, and W.J. McNeil [eds.]. *Mechanisms of migration in fishes. NATO Conference Series IV. Marine Sciences*:103-111.
- Brodeur, R.D. 1990. A synthesis of the food habits and feeding ecology of salmonids in marine waters of the North Pacific. (INPFC Doc.) FRI-UW-9016. Fish. Res. Inst., University of Washington, Seattle. 38pp.

- Brodeur, R.D. and W.G. Pearcy. 1990. Trophic relations of juvenile Pacific salmon off the Oregon and Washington coast. *Fishery Bulletin* **88**:617-636.
- Brodeur, R.D., R.C. Francis, and W.G. Pearcy. 1992. Food consumption of juvenile coho (*Oncorhynchus kisutch*) and chinook salmon (*O. tshawytscha*) on the continental shelf off Washington and Oregon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**:1670-1685.
- Brunetti, N.E. y J.A. Pérez-Comas. 1989. Abundancia, distribución y estructura poblacional del calamar (*Illex argentinus*) en aguas de la plataforma patagónica en diciembre de 1986 y enero-febrero de 1987. *Frente Marítimo* **5**(Sec.A):61-70
- Brunetti, N.E. y M.L. Ivanovic. 1992. Distribution and abundance of early life stages of squid (*Illex argentinus*) in the south-west Atlantic. *ICES Journal of Marine Sciences* **49**:175-183.
- Burgner, R.L. 1991. *Life History of Sockeye Salmon (Oncorhynchus nerka)*. In: C. Groot and L. Margolis [eds.]. Pacific Salmon Life Histories. University of British Columbia Press, Vancouver, Canada.
- Chapman, D.W. 1986. Salmon and steelhead abundance in the Columbia River in the nineteenth century. *Transactions of the American Fisheries Society* **115**:662-670.
- Christie, W.J. 1970. Introduction of the cherry salmon (*Oncorhynchus masou*) in Algonquin Park, Ontario. *Copeia* **70**:378-379.
- 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. and R.J. White. 1986. Competition among juveniles of coho salmon, brook trout, and brown trout in a laboratory stream, and implications for Great Lakes tributaries. *Transactions of the American Fisheries Society* **115**:363-381.
- Flain, M. 1981. The history of New Zealand's salmon fishery. In: C.L. Hopkins [ed.]. Proceedings of the Salmon Symposium. *Ocass. Publ. Fish. Res. Div. Minist. Agric. Fish. New Zealand* **30**:8-10.
- Frere, E., P. Gandini and V. Lichtschein. 1996. Variación latitudinal en la dieta del pinguino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la costa patagónica, Argentina. *Ornitología Neotropical* **7**:35-41.

- Gandini, P., E. Frere, and P.D. Boersma. 1996. Status and conservation of magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* in Patagonia, Argentina. *Bird Conservation International* **6**:307-316
- Gibson, R.J. 1981. Behavioural interactions between coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), Atlantic salmon (*Salmo salar*), brook trout (*Salvelinus fontinalis*), and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) at the juvenile fluvial stages. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* **1029**.
- Glova, G.J. and M.S. Field-Dodgson. 1995. Behavioral interaction between chinook salmon and brown trout juveniles in a simulated stream. *Transactions of the American Fisheries Society* **124**:194-206.
- Groot, C. and L. Margolis [eds.] 1991. Pacific Salmon Life Histories. University of British Columbia Press, Vancouver, Canada.
- Hansen, J.E. 1994. Diferencias entre parámetros vitales de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta argentina. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)* N° **9**:11-24.
- Hansen, J.E y A. Madirolas. 1996. Distribución, evaluación acústica y estructura poblacional de la anchoíta. Resultados de las campañas del año 1993. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* **10**:5-11.
- Harache, Y. 1992. Pacific salmon in Atlantic waters. *ICES marine Science Symposium* **194**:31-55.
- Hartman, G.F. 1965. The role of behavior in the ecology and interaction of underyearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **22**:1035-1081.
- Hatanaka, H. 1988. Feeding migration of short-finned squid *Illex argentinus* in the waters off Argentina. *Nippon Suisan Gakkaishi* **54**:1343-1349.
- Healy, M.C. 1983. Coastwide distribution and ocean migration patterns of stream- and ocean-type chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Canadian Field Naturalist* **97**:427-433.
- Healy, M.C. 1986. Optimum size and age at maturity in Pacific salmon and effects of size-selective fisheries. *Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences* **89**:39-52.

- Healy, M.C. 1991. *Life History of Chinook Salmon (Oncorhynchus tshawytscha)*. In: C. Groot and L. Margolis [eds.]. *Pacific Salmon Life Histories*. University of British Columbia Press, Vancouver, Canada.
- Heard, W.R. 1991. *Life History of Pink Salmon (Oncorhynchus gorbuscha)*. In: C. Groot and L. Margolis [eds.]. *Pacific Salmon Life Histories*. University of British Columbia Press, Vancouver, Canada.
- Hewett, S.W. and B.L. Johnson. Fish Bioenergetics Model 2. University of Wisconsin Sea Grant Institute. WIS - SG - 91 -250.
- James, G.D. and M.J. Unwin. 1996. Diet of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Canterbury coastal waters, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **30**:69-78.
- Joyner, T. 1980. *Salmon Ranching in South America*. In: J.E. Thorpe [ed.]. *Salmon Ranching* (Chapter 14). Academic Press, London.
- Krueger, C.C. and B. May. 1991. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**(Suppl. 1):66-77.
- Kwain, W. 1987. Biology of pink salmon in the North American Great Lakes. *American Fisheries Society Symposium* **1**:57-65.
- Kwain, W. and A.H. Lawrie. 1981. Pink salmon in the Great Lakes. *Fisheries* **6** (2):2-6.
- Kyle, G.B., J.P. Koenings, and B.M. Barrett. 1988. Density-dependence, trophic level responses to an introduced run of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Frazer Lake, Kodiak Island, Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**:856-867.
- Lear, W.H. 1975. Evaluation of the transplant of Pacific pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) from British Columbia to Newfoundland. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **32**:2343-2356.
- Lear, W.H. 1980. *The Pink Salmon Transplant Experiment in Newfoundland*. In: J.E. Thorpe [ed.]. *Salmon Ranching* (Chapter 12). Academic Press, London.
- Leitch, W.C. 1991. *Argentine Trout Fishing: a Flyfisherman's Guide to Patagonia*. Frank Amato Publications, Portland, Oregon.

- Lichatowich, J.A. 1989. Habitat alteration and changes in abundance of coho (*Oncorhynchus kisutch*) and chinook (*O. tshawytscha*) salmon in Oregon's coastal streams. *Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences* **105**:92-99.
- Lovrich, G.A. and J.H. Vinuesa. 1995. Reproductive strategies of two Lithodids in the Beagle Channel, Argentina: a complementary management tool in changing fishery. *Proceedings of the International Symposium on Biology, Management, and Economics of Crabs from High Latitude Habitats*, Alaska Sea Grant, Anchorage.
- Manzer, J.I., T. Ishida, A.E. Peterson, and M.G. Hanavan. 1965. Salmon of the North Pacific ocean, Part 5: Offshore distribution of salmon. *International North Pacific Fisheries Commission Bulletin* **15**.
- McDowall, R.M. 1990. When galaxiid and salmonid fishes meet --a family reunion in New Zealand. *Journal of Fish Biology* **37**(Supplement A):35-43.
- McGurk, M.D. 1996. Allometry of marine mortality of Pacific salmon. *Fishery Bulletin* **94**:77-88.
- National Research Council. 1996. Upstream: salmon and society in the Pacific Northwest. National Academy Press, Washington, D.C.
- Otero, H., S.I. Bezzi, R.G. Perrota, J.A. Pérez-Comas y M.A. Simonazzi y M.A. Renzi. 1981a. Distribución, estructura de la población, biomasa y rendimiento potencial de la polaca, el bacalao austral, la merluza de cola y el calamar. *Contribución del INIDEP* **383**:29-41, Mar del Plata.
- Otero, H., J.A. Pérez-Comas y R. Perrota. 1981b. Areas óptimas de pesca de altura en el mar argentino. *Contribución del INIDEP* **398**, Mar del Plata.
- Pascual, M.A. 1993. *The Estimation of Salmon Population Parameters from Coded Wire Tag Data*. Tesis de PhD. University of Washington, Seattle, EE.UU.
- Pascual, M.A. and T.P. Quinn. 1994. Geographical patterns of straying of fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from Columbia River (USA) hatcheries. *Aquaculture and Fisheries Management* **25** (supplement 2):17-30.
- Pearcy, W.G. 1992. *Ocean Ecology of North Pacific Salmonids*. Washington Sea Grant, University of Washington, Seattle.

- Quinn, T.P. and S. Bloomberg. 1992. Fecundity of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from the Waitaki and Rakaia Rivers, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **26**:429-434.
- Quinn, T.P. and M.J. Unwin. 1993. Variation in life history patterns among New Zealand chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**:1414-1421.
- Rich, W.H. 1925. Growth and degree of maturity of chinook salmon in the ocean. *Bulletin of the Bureau of Fisheries* **41**:15-90.
- Ricker, W.E. 1954. Pacific Salmon for Atlantic Waters? *Canadian Fish Culturist* **16**:6-14
- Roni, P. 1992. Life history and spawning habitat in four stocks of large-bodied chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). Master's thesis. University of Washington, Seattle.
- Roni, P. and T.P. Quinn. 1995. Geographic variation in size and age of North American Chinook Salmon. *North American Journal of Fisheries Management* **15**:325-345.
- Roper, B.B., D.L. Scarnecchia and T.J. La Marr. 1994. Summer distribution of and habitat use by chinook salmon and steelhead within a major basin of the South Umpqua River, Oregon. *Transactions of the American Fisheries Society* **123**:298-308.
- Sakai, M., E. Estay, A. Nakasawa, N. Okumoto and A. Nagasawa. 1992. The first record of the spawning run of Masu salmon *Oncorhynchus masou* introduced into the patagonian Lake Carrera, Southern Chile. *Nippon Suisan Gakkaishi* **58**:2009-2017.
- Sánchez, F. y L.B. Prenski. 1996. Ecología trófica de peces demersales en el Golfo San Jorge. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* **10**:57-71.
- Sánchez, R.P., A. Remeslo, A. Madirolas and J.D. de Ciechowski. 1995. Distribution and abundance of post-larvae and juveniles of the Patagonian sprat, *Sprattus fuegensis*, and related hydrographic conditions. *Fisheries Research* **23**:47-81.
- Sandercock, 1991. *Life History of Coho Salmon (Oncorhynchus nerka)*. In: C. Groot and L. Margolis [eds.]. *Pacific Salmon Life Histories*. University of British Columbia Press, Vancouver, Canada.

- Stewart, L. 1980. A history of migratory salmon acclimatization experiments in parts of the Southern Hemisphere and the possible effects of oceanic currents and gyres upon their outcome. *Advanced Marine Biology* **17**:397-466.
- Thomas, D.H. 1985. A possible link between coho (silver) salmon enhancement and a decline in central California dungeness crab abundance. *Fishery Bulletin* **83**:682-691.
- Vinuesa, J.H., L. Guzmán y R. González. 1996. Overview of Southern King Crab and False King Crab Fisheries in the Magellanic Region. High Latitude Crabs: Biology, Management, and Economics. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-96-02.
- Walters, C.J. and P. Cahoon. 1985. Evidence of decreasing spatial diversity in British Columbia salmon stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**:1033-1037.
- Waugh, G.D. 1980. *Salmon in New Zealand*. In: J.E. Thorpe [ed.]. Salmon Ranching (Chapter 15). Academic Press, London.
- Welch, D.W., A.I. Chigirinski, and Y. Ishida. 1995. Upper thermal limits on the oceanic distribution of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the spring. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**:489-503.
- Willson, M.F. and K.C. Halupka. 1995. Anadromous fish as keystone species in vertebrate communities. *Conservation Biology* **9**:489-497.
- Wyngaard, J.G., M. I. Iorio. 1996. Status of the Southern King Crab () Fishery of the Beagle Channel, Argentina. High Latitude Crabs: Biology, Management, and Economics. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-96-02.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Second Edition. Prentice-Hall.



**Estudio de Antecedentes de Impacto Ecológico ante la
Introducción de Salmón del Pacífico en el Río Santa Cruz**

ANEXO AL REPORTE FINAL (Apéndices)

Documento 2 de 2

**Presentado a la Subsecretaría de Pesca y Actividades Portuarias de la
Provincia de Santa Cruz, febrero 1997**

Miguel A. Pascual

**Department of Zoology, Box 351800; University of Washington; Seattle, WA 98195-1800; USA;
Tel(206) 685-6893, Fax (206) 543-3041, e-mail: pascual@u.washington.edu**

Contenidos

APÉNDICE A. INTRODUCCIONES DE SALMÓN DEL PACÍFICO A DISTINTAS REGIONES DEL MUNDO	1
APÉNDICE B. DIETA DE SALMÓN CHINOOK Y COHO EN ZONAS COSTERAS DE NORTE AMÉRICA.	6
APÉNDICE C. MODELO POBLACIONAL.	7
APÉNDICE D. OCURRENCIA DEL TIPO FLUVIAL Y OCEÁNICO EN POBLACIONES DE SALMÓN CHINOOK.....	10
APÉNDICE E. TASAS DE MADURACIÓN EN POBLACIONES DE SALMÓN CHINOOK	12
APÉNDICE F. ESTIMACIÓN DE LAS TASAS DE MADURACIÓN POR EDAD.....	13
APÉNDICE G. OCURRENCIA DE DISTINTOS TIPOS FLUVIALES EN POBLACIONES DE SALMÓN COHO	14
APÉNDICE H. RELACIONES LARGO-EDAD EN POBLACIONES DE SALMÓN CHINOOK ...	15
APÉNDICE I. RELACIONES LARGO-EDAD EN POBLACIONES DE SALMÓN COHO	18
APÉNDICE J. RELACIONES LARGO-FECUNDIDAD EN POBLACIONES DE SALMÓN CHINOOK	18
APÉNDICE K. RELACIONES LARGO-FECUNDIDAD EN POBLACIONES DE SALMÓN COHO.....	19
APÉNDICE L. SUPERVIVENCIA EN POBLACIONES DE SALMÓN CHINOOK Y COHO.....	20
APÉNDICE M. TAMAÑO DE POBLACIONES DE SALMÓN CHINOOK Y COHO EN DISTINTOS AMBIENTES	21
APÉNDICE N. PARÁMETROS DE RÍOS DEL HEMISFERIO NORTE Y NUEVA ZELANDIA. .	22
APÉNDICE Ñ. TIPOS DE HISTORIA DE VIDA UTILIZADOS EN LAS SIMULACIONES.....	23

Apéndice A. Introducciones de salmón del Pacífico a distintas regiones del mundo

El símbolo ?? representa información no disponible.

Dentro del Pacífico Norte

Caso	Especie	Origen	Destino	Años	Esfuerzo	Resultado	Referencias
1	sockeye	Lago Baker	Lago Washington	1940-??	??	ESTABLECIMIENTO DE PESQUERÍA DEPORTIVA Y COMERCIAL	Burgner (1991)
2	sockeye	Ríos vecinos	Río Dog Salmon, Isla de Kodiak, Alaska	1951-??	siembra y construcción de escala de peces	ESTABLECIMIENTO DE PESQUERÍA COMERCIAL	Kyle et al. (1988), Burgner (1991)
3	cereza	Hokkaido, Japón	Lago Westward, Ontario, Canada	1966	5,500 alevinos	NO PROSPERÓ	Christie (1970)
4	coho	Washington	Corea del Sur	1970's	??	NO PROSPERÓ	Sandercock (1991)
5	coho	Washington y Oregon	Hokkaido, Japan	1973-78	??	APARENTEMENTE EXITOSO	Sandercock (1991)

A la costa Atlántica de Norte América

Caso	Especie	Origen	Destino	Años	Esfuerzo	Resultado	Referencias
6	chinook	California	Costa este de EE.UU.	1870-1880	30,000,000 ovas	NO PROSPERÓ	Harache (1992)
7	coho	??	Lago Erie	1873, 1878, 1933	"miles" de alevinos	NO PROSPERÓ	Sandercock (1991)
8	coho	Oregon	Maine, EE.UU.	1905-15?	1,300,000 alevinos	NO PROSPERÓ	Harache (1992)
9	rosado	Washington	Maine, EE.UU.	1906-08	992,000 alevinos	NO PROSPERÓ	Lear (1980)

10	rosado	Washington y Alaska	Maine, EE.UU.	1910-25	29,165,000 ovas	ÉXITO INICIAL, CON POSTERIOR DESAPARICIÓN	Harache (1992), Lear (1980)
11	chinook	California	Maine y New Hampshire.	1920's	5,800,000 ovas	NO PROSPERÓ	Harache (1992)
12	chinook	??	Maine.	1934-??	??	NO PROSPERÓ	Harache (1992)
13	coho	??	Maine.	1942-53	??	NO PROSPERÓ	Harache (1992)
14	rosado	Río Skeena, Columbia Británica, Canadá	Bahía de Hudson, Ontario, Canadá	1956	738,000 ovas y alevinos	NO PROSPERÓ	Lear (1980)
15	rosado	Río Skeena, Columbia Británica, Canadá	Lago Superior, Grandes Lagos	1956	21,000 alevinos	FIRMEMENTE ESTABLECIDO, PESQUERÍA DEPORTIVA	Kwain and Lawrie (1981), Kwain (1987), Bagdovitz et al. (1986), Heard (1991)
16	rosado	Columbia Británica, Canadá	Terranova, Canadá	1959-66	15,000,000 huevos	ABUNDANTES RETORNOS INICIALES, PERO SIN REEMPLAZO. DECLINACIÓN POSTERIOR	Lear (1975), Lear (1980), Harache (1992)
17	chinook	Washington Y Oregon	New Hampshire y Massachusetts.	1960's-86	1,100,000 alevinos	ABUNDANTES RETORNOS INICIALES, SIN REPRODUCCIÓN NATURAL. PESQUERÍA DEPORTIVA SUBSIDIADA	Harache (1992)
18	coho	Washington y Oregon	New Hampshire y Massachusetts.	1960's-86	3,400,000 alevinos	ABUNDANTES RETORNOS INICIALES, SIN REPRODUCCIÓN NATURAL. PESQUERÍA DEPORTIVA SUBSIDIADA	Harache (1992)
19	chinook	??	Lago Superior	1966-presente	??	PESQUERÍA DEPORTIVA ESTABLECIDA CON REPRODUCCIÓN NATURAL Y SUBSIDIO DE CRIADERO	Harache (1992), Healy (1991)
20	coho	Pacífico Norte	Lago Michigan y Superior	1966-77	51,540,000 alevinos	PESQUERÍA DEPORTIVA ESTABLECIDA CON REPRODUCCIÓN NATURAL	Sandercock (1991), Harache (1992)

						Y SUBSIDIO DE CRIADERO	
21	rosado	Alaska	Bahía de Casco, Maine.	1981-82	3,000,000 ovas	NO PROSPERO	Harache (1992)
22	chum	Washington y Japón	Bahía de Casco, Maine.	1981-86	5,000,000 ovas	NO PROSPERÓ	Harache (1992)

A Europa

Caso	Especie	Origen	Destino	Años	Esfuerzo	Resultado	Referencias
23	chinook	Pacífico Norte	Francia	1872-1910	1,053,000 ovas	NO PROSPERÓ	Harache (1992)
24	chinook	Pacífico Norte	Alemania	1872-1910	955,000 ovas	NO PROSPERÓ	Harache (1992)
25	chinook	Pacífico Norte	Italia	1872-1910	100,000 ovas	NO PROSPERÓ	Harache (1992)
26	chinook	Pacífico Norte	Holanda	1872-1930	900,000 ovas	NO PROSPERÓ	Harache (1992)
27	chinook	Pacífico Norte	Inglaterra	1872-90	150,000 ovas	NO PROSPERÓ	Harache (1992)
28	chinook	Pacífico Norte	Irlanda	1891-1910	50,000 ovas	NO PROSPERÓ	Harache (1992)
29	rosado	Isla de Sakhalin, Rusia	Península de Kola	1956-80's	200,000,000 alevinos	ABUNDANTES RETORNOS INICIALES, REPRODUCCIÓN NATURAL Y SUBSIDIO. DECLINACIÓN POSTERIOR	Harache (1992), Heard (1991)
30	chum	Isla de Sakhalin, Rusia	Península de Kola, Rusia	1957-64	50,000,000 de alevinos	NO PROSPERÓ	Harache (1992)
31	rosado	??	Mar Báltico	1973-76	??	NO PROSPERÓ	Harache (1992)

Al Hemisferio Sur

Caso	Especie	Origen	Destino	Años	Esfuerzo	Resultado	Referencias
32	chinook	??	NZ, Isla norte de Nueva Zelanda	1875-78	Más de 427.000 ovas	NO PROSPERÓ	Waugh (1980), Flain (1981)

33	chinook	Río McCloud y Nueva Zelanda	Tasmania, Australia	1876-1934	725,000 ovas	NO PROSPERÓ	Stewart (1980)
34	sockeye	Lago Shuswap, Río Fraser, Canada	Río Waitaki, Nueva Zelanda	1901-04	95.000 alevinos, 18,000 juveniles	ESTABLECIMIENTO DE POBLACIÓN "ENCERRADA", CAPTURA LIMITADA	Waugh (1980), Flain (1981)
35	chinook	Río McCloud, Sacramento, California	Río Waitaki, Nueva Zelanda	1902-07	72,400 juveniles; 1,000,000 ovas; autosiembras	PESQUERÍA DEPORTIVA IMPORTANTE (aprox. 20,000/año)	Waugh (1980), Flain (1981), Stewart (1980)
36	sockeye	Canadá	Tasmania, Australia	Principios de siglo	??	NO PROSPERÓ	Stewart (1980)
37	chinook coho sockeye	EE.UU.	Argentina	1905-10	377,000 huevos enviados hasta 1938	NO PROSPERÓ	Joyner (1980), Leitch (1991), Sandercock (1991)
38	chinook sockeye	EE.UU.	Sur de Chile	1905-38	??	NO PROSPERÓ	Joyner (1980)
39	chinook	Río American, California	Río Jaquari, Porto Alegre, Brasil.	1958	??	NO PROSPERÓ	Joyner (1980)
40	coho	Washington y Oregon	Reloncaví, Golfo de Ancud, Chile	1969	180,000 ovas	NO PROSPERÓ	Joyner (1980)
41	cereza	Río Mena, Hokkaido, Japón	Río Claro, Coyaique, Fiordo Aysén, Chile	1973	85,000 juveniles	NO PROSPERÓ	Joyner (1980)
42	chum	Río Tokachi, Hokkaido, Japón	Coyaique, Fiordo Aysén, Chile	1974-77?	10,000,000 ovas; construcción de criadero	NO PROSPERÓ	Joyner (1980), Anon. (1990)
43	coho	Río Baker, Washington, EE.UU.	Ancud, Chile	1977-78	100,000 juveniles	NO PROSPERÓ	Joyner (1980)
44	coho	?	Islas Kerguelen	1980-??	??	POBLACIÓN LIMITADA, ACTUAL. EN CUARTA GENERACIÓN	Harache (1992)

45	rosado	Islas Baranof, Alaska	Río Santa María, Magallanes, Chile	1982	600,000 ovas	NO PROSPERÓ	Heard (1991)
46	rosado	Japón	Ensenada Baja, fiordo Aysén, Chile	1982-??	1,350 juveniles	NO PROSPERÓ	Anon. (1990)
47	cereza	Hokkaido, Japón	Lago Carrera, Chile	1987	56,000 juveniles	ALGUNOS RETORNOS, PERO NO PROSPERÓ	Sakai et al. (1992)

Apéndice B. Dieta de salmón chinook y coho en zonas costeras de Norte América.

Patrones de alimentación de juveniles de salmón chinook y coho en zonas costeras de Washington y Oregon según Brodeur y Percy (1990). Este estudio utilizó información recopilada a lo largo de seis años.

Tamaño de los peces y rango (cm)	Coho		Chinook	
	193 (81-421)		200 (81-435)	
Item	% peso	rango	% peso	rango
Peces	72	17 - 84	88.3	39 - 98
Eufásidos	10.2	0.7 - 32	4.7	0.1 - 33
Larvas decápodos	4.8	0.1 - 16	3.3	0.1 - 14
Amfípodos	3.1	0.1 - 13	0.4	0 - 3.6
Pterópodos	6.25	0 - 51	0.76	0 - 11
Copépodos	0.2	0.1 - 0.4	0.2	0 - 5.8
Insectos	0.9	0.1 - 40	0.1	0 - 0.8
Cefalópodos	0.9	0 - 6.9	1.5	0 - 14

Apéndice C. Modelo poblacional.

Modelo dinámico

Variables

H_y	Huevos producidos en año y
F_y	Frys producidos en año y
M_y^o, M_y^s	Smolts del tipo oceánico y fluvial en año y
M_y^p	Smolts sembrados (suplementación) en año y
$A_{a,y}^o, A_{a,y}^s$	Peces en océano de tipo oceánico y fluvial, a distintas edades, a , en año y
$B_{a,y}^o, B_{a,y}^s$	Biomasa en océano de tipo oceánico y fluvial, a edades, a , en año y
$P_{a,y}^o, P_{a,y}^s$	Número de peces desovantes de tipo oceánico y fluvial, edades a , en año y
C_y, V_y	Cosecha en número y peso en año número y peso en año y

Parámetros

θ	Proporción de tipo fluvial
$S_{h,s}, S_{h,f}, S_{s,a}, S_o, S_a$	Supervivencias de huevo a smolt, de huevo a fry, de smolt a adulto, supervivencia marina inicial, supervivencia marina anual
b	Parámetro que regula la intensidad de la denso-dependencia
m_a^o, m_a^s	Tasa de maduración para tipo oceánico y fluvial a la edad a
h	Tasa de cosecha anual
α, β	Parámetros de la relación fecundidad-largo
γ, ε	Parámetros de la relación largo-peso
L_a^o, L_a^s	Largo para el tipo oceánico y fluvial a la edad a

Transición huevo-fry

$$F_y = H_y \theta S_{h,f}$$

Transición a smolts

$$\begin{cases} M_y^o = H_y(1-\theta) S_{h,s} + (1-\theta) M_y^p \\ M_y^s = H_y\theta S_{h,s} + \theta M_y^p \\ M_y^T = M_y^o + M_y^s + M_y^p \end{cases}$$

Transición de smolt a stock adulto en océano (denso-dependiente)

$$\begin{cases} A_{o,y}^o = M_y^o S_o e^{-b M_y^T} & o = \frac{M_y^o S_o}{1 + b M_y^T} \\ A_{o,y}^s = M_y^s S_o e^{-b M_y^T} & o = \frac{M_y^s S_o}{1 + b M_y^T} \end{cases}$$

Mortalidad y maduración de peces en el océano

$$\begin{cases} A_{a,y}^o = A_{a-1,y-1}^o S_a (1 - m_{a-1}^o) \\ A_{a,y}^s = A_{a-1,y-1}^s S_a (1 - m_{a-1}^s) \end{cases}$$

Maduración, cosecha y transición a desovantes

$$\begin{cases} A_{a,y}^o = A_{a,y}^o m_a^o (1 - h) \\ A_{a,y}^s = A_{a,y}^s m_a^s (1 - h) \end{cases}$$

Fecundidad en función del largo

$$\begin{cases} f_a^o = \alpha L_a^o \beta & \text{para chinook} \\ f_a^s = \alpha L_a^s \beta \\ f_a^o = \alpha + \beta L_a^o & \text{para coho} \\ f_a^s = \alpha + \beta L_a^s \end{cases}$$

Transición a huevos

$$H_y = \sum_{a=1}^6 P_{a,y}^o f_a^o + \sum_{a=1}^6 P_{a,y}^s f_a^s$$

Peso individual y biomasa de la población en el océano

$$\begin{cases} W_a^o = \gamma L_a^{\epsilon} ; & B_{a,y}^o = A_{a,y}^o W_a^o \\ W_a^s = \gamma L_a^{\epsilon} ; & B_{a,y}^s = A_{a,y}^s W_a^s \end{cases}$$

Cosecha en números y en peso

$$\begin{cases} C_y = \sum_{a=1}^6 A_{a,y}^o m_a^o h + \sum_{a=1}^6 A_{a,y}^s m_a^s h \\ V_y = \sum_{a=1}^6 A_{a,y}^o m_a^o W_a^o h + \sum_{a=1}^6 A_{a,y}^s m_a^s W_a^s h \end{cases}$$

Modelo bionergético para estimar consumo (Hewett y Johnson, 1991)

$$\text{Consumo} = C_{\max} P f(T)$$

$$C_{\max} = a \text{Peso}^b$$

$$f(T) = K_A K_B$$

$$K_A = \frac{K_1 L_1}{1 + K_1 (L_1 - 1)}$$

$$L_1 = e^{G_1(T-\theta)}$$

$$G_1 = \frac{1}{T_o - \theta} \ln \left(\frac{0.98(1 - K_1)}{0.02 K_1} \right)$$

$$K_B = \frac{K_4 L_2}{1 + K_4 (L_2 - 1)}$$

$$L_2 = e^{G_2(TL-T)}$$

$$G_2 = \frac{1}{TL - T_M} \ln \left(\frac{0.98(1 - K_4)}{0.02 K_4} \right)$$

Apéndice D. Ocurrencia del tipo fluvial y oceánico en poblaciones de salmón chinook

Los salmones chinook con ciclo de vida de tipo fluvial permanecen un año en los ríos antes de migrar al océano, mientras que los de tipo oceánico salen al mar en su primera primavera. Una determinada población puede tener individuos de los dos tipos. Este apéndice contiene las proporciones de los dos tipos encontradas en distintos ríos o regiones de Norte América y Nueva Zelanda.

Río o región	Latitud	Porcentaje del tipo	
		fluvial	oceánico
Tomado de Healy (1983, 1991)			
Alaska			
Río Yukon	62.5	100	0
Ríos de Cook Inlet	61.5	98	2
Río Taku	58.5	100	0
Río Stikine	56.6	100	0
<i>Promedio</i>		99.5	0.5
Columbia Británica			
Río Nass	55.3	42	58
Río Skeena	54.3	48	52
Río Kitimat	54	12	88
Río Yakoun	53.5	57	43
Río Bella Coola	52.5	14	86
Río Docee	51.6	3	97
Río Quinsam	50	1	99
Río Big Qualicum	49.5	0	100
Río Fraser	49.3	34	66
Río Nanaimo	49.2	5	95
Río Nitinat	48.7	1	99
Río Chemainus	48.5	0	100
Río Cowichan	48.5	10	90
<i>Promedio</i>		17.4615	82.5385
Washington/Oregon			
Río Columbia	46.2	22	78
Río Sixes	42.5	12	88
<i>Promedio</i>		12.2923	87.7077
California			
Río Klamath	41.5	14	86
Río Sacramento	38	14	86
<i>Promedio</i>		15.5	84.5
Tomado de Roni y Quinn (1995)			
Alaska Central	60	100	0
Río Kenai	60.3	100	0
Alaska Sur	57	98	2
Columbia Británica	52	82	18

Washington	48	43	57
Oregon	43.5	25	75
<i>Tomado de Quinn and Unwin (1993)</i>			
Nueva Zelandia			
Río Winding	43.5	76	24
Río Rakaia	44	38	62
Río Rangitata	44.2	29	71
Río Waitaki	45	57	43
<i>Promedio</i>		50	50

Apéndice E. Tasas de maduración en poblaciones de salmón chinook

La tasa de maduración es la probabilidad de que un individuo de una determinada edad regrese al agua dulce desde el mar a reproducirse. La edad de maduración se refiere a los años transcurridos entre el desove y la vuelta a desovar de los descendientes. La edad decimal representa los inviernos transcurridos en el río (primer dígito) y en el océano (segundo dígito). Algunas de las tasas de maduración contenidas en este apéndice fueron tomadas directamente de la literatura. Las demás fueron estimadas para este trabajo (Apéndice F) a partir de las proporciones de reproductores de distintas edades reportadas por distintos autores para poblaciones en Norte América y Nueva Zelanda.

Edad de maduración (desde huevo a desovante)		Tipo oceánico					Tipo fluvial				
		2	3	4	5	6	3	4	5	6	7
Río o región	Sexo	Edad en sistema decimal									
		0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5
Estimados por Rich (1925)											
Río Columbia, WA	H	0.00	0.15	0.87	1.00	1.00	0.00	0.77	0.96	1.00	1.00
Estimados por Pascual (1993)											
Criadero Priest Rapids, WA	Ambos	0.07	0.18	0.66	0.91	1.00	0.18	0.66	0.91	1.00	1.00
Estimados a partir de datos en Pascual (1993)											
Criadero Priest Rapids, WA	Ambos	0.09	0.22	0.66	0.95	1.00	0.22	0.66	0.95	1.00	1.00
Estimados a partir de datos en Roni y Quinn (1995)											
Stocks de Washington	M	0.03	0.17	0.60	0.85	1.00	0.04	0.64	0.99	1.00	1.00
	H	0.00	0.03	0.52	0.72	1.00	0.00	0.47	0.97	1.00	1.00
Stocks de Oregon	M	0.08	0.21	0.60	0.82	1.00	0.05	0.76	0.95	1.00	1.00
	H	0.00	0.06	0.39	0.82	1.00	0.00	0.60	1.00	1.00	1.00
Stocks de la Columbia Británica	M	0.02	0.13	0.71	1.00	1.00	0.05	0.27	0.77	1.00	1.00
	H	0.00	0.03	0.74	0.96	1.00	0.00	0.09	0.77	1.00	1.00
Stocks del sur de Alaska	M	0.00	0.77	0.77	1.00	1.00	0.11	0.31	0.56	0.97	1.00
	H	0.00	0.06	0.29	1.00	1.00	0.00	0.01	0.37	0.97	1.00
Estimados a partir de datos en Quinn y Unwin (1993)											
Río Waitaki, Nueva Zelandia	Ambos	0.02	0.60	1.00	1.00	1.00	0.40	1.00	1.00	1.00	1.00
Río Rakaia, Nueva Zelandia	“	0.12	0.88	1.00	1.00	1.00	0.62	1.00	1.00	1.00	1.00
Promedio Nueva Zelandia	“	0.07	0.74	1.00	1.00	1.00	0.51	1.00	1.00	1.00	1.00

Apéndice F. Estimación de las tasas de maduración por edad

Las tasas de maduración por edad (Apéndice E) son estimadas a partir de observaciones de la proporción de reproductores de distintas edades en la población de desovantes que ingresan al río y a partir de un supuesto de mortalidad natural en el océano. Los individuos observados en el stock de desovantes a una determinada edad (D_a) son la fracción (p_a) de la población de individuos de la edad a en el océano (N_a) que maduran y retornan al río a desovar:

$$D_a = p_a N_a$$

Los individuos que permanecen en el océano el próximo año (y de la próxima edad) son aquellos que no maduraron y que no murieron en el transcurso del año:

$$N_{a+1} = (1 - p_a)(1 - m)N_a$$

donde m es la tasa de mortalidad anual en el océano. Los desovantes de esta edad son ahora:

$$D_{a+1} = p_{a+1} N_{a+1}$$

Las tasas de maduración para un determinado stock son estimadas por aquellos valores de p_a que minimizan la diferencia entre el número de desovantes observados para cada edad y aquellos predichos por este modelo (D_a). Para estos cálculos se asumió un valor de mortalidad anual en el océano (m) de 25%. Healy (1991) sugiere que este valor es apropiado para stocks de Washington y la Columbia Británica.

Apéndice G. Ocurrencia de distintos tipos fluviales en poblaciones de salmón coho

Proporciones de salmónes coho en las dos clases de edades dominantes en distintas poblaciones de Norte América. La edad de maduración se refiere a los años transcurridos entre el desove y la vuelta a desovar de los descendientes. La edad decimal representa los inviernos transcurridos en el río (primer dígito) y en el océano (segundo dígito). Los datos fueron sumariados a partir de información reportada por Sandercock (1991).

	Un años en agua dulce	Dos años en agua dulce
Edad de maduración (desde huevo a desovante)	3	4
Río o región	Edad decimal	
	1.1	2.1
Alaska Occidental	71	29
Islas Aleutianas	60	40
Sur de Alaska	31	69
Columbia Británica	95	5
Washington, Oregon y California	100	0

Apéndice H. Relaciones largo-edad en poblaciones de salmón chinook

Largo “fork” de reproductores de distintas edades de salmón chinook. La edad de maduración se refiere a los años transcurridos entre el desove y la vuelta a desovar de los descendientes. La edad decimal representa los inviernos pasados por los juveniles en el río (primer dígito) y los inviernos pasados por los subadultos en el océano (segundo dígito).

Edad de maduración (desde huevo a desovante)		Tipo Oceánico					Tipo Fluvial				
		2	3	4	5	6	3	4	5	6	7
Río o criadero, latitud	Sexo	Edad en sistema decimal									
		0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5
Stocks de Nueva Zelandia. Quinn y Unwin (1993).											
R. Waitaki., NZ 45o	Ambos	587	825	908			758	898			
R. Rakaia, NZ 44o	Ambos	595	783	857			743	849			
Promedio		591	804	882			751	874			
Stocks en todo el rango de distribución en Norte América. Healy (1986)											
Tamaño mínimo	Ambos	280	480	630	810	955	358	572	727	828	967
Tamaño máximo	Ambos	570	730	880	1030	1150	635	909	1031	1010	1025
Stocks del Pacífico Norte en el rango 46 a 54^o lat. Norte. Roni y Quinn (1995).											
R. Kitsumkalum 54.3o	M			851	1161	1091		780	1019	1189	1250
	H				1096	1107			1013	1101	1125
R. Morice 54.3o	M							737	979	1110	
	H								932	1000	1094
R. Kitimat 54.0o	M			1026	1074					1118	
	H			975	1071				941		
R. Atnarko 52.5o	M		717	855	984			761	949		
	H		733	845	974	1081			947	1016	
R. Wannock 51.4o	M		686	955	1138	1270			1004	1199	
	H			993	1100	1155					
R. Harrison 49.1o	M	451	781	952	1044						
	H		804	916	969						
C. Nooksack 48.5o	M	550	718	825	891		571	754			
	H		699	830	835			760	790		
C. Samish 48.3o	M		650	865							
	H		737	823	880						
C. Winthrop 48.3o	M							818	912		
	H							747	876		
C. Skagit 48.2o	M	472	710	971	1078			873	1031		
	H		760	888	1004			847	986	880	

R. Suiattle 48.2o	M H	440	674	868 834	1105 915		490	733 790	943 902	1038 897	
R. N.F. Stillig. 48.1o	M H		705 811	900 862	1000 977			811	880 880		
R. Elwah 48.1o	M H		841 767	927 901	1022 968			869 827	957 939	917 984	
C. Soleduck 47.5o	M H		570	863	891 823		530	754 799	888 863	871 924	
R. Wallace 47.5o	M H		703	875 870	957 852	1029		924 839	957 834		
C. Skykomish 47.5o	M H		738 684	859 858	871 986		621	802 827	967 926		
R. Skykomish 47.5o	M H		714 695	868 894	971 912			841 808	961 867	1004	
R. Snoqualmie 47.5o	M H			892 888	1006 943		490	741 826	982 933		
R. Bridal Veil 47.5o	M H	540	699	860 858	1040 946		508	729 798	920 903		
R. Shale 47.4o	M H			864 914	991 997	957 1027					
R. Winfield 47.5o	M H		720	877 894	976 979	1131 1036					
C. Leavenworth 47.3o	M H						633	824 766	940 877		
C. Green River 47.3o	M H	522	744 670	888 875	928		670	808 809	947 906		
R. Wenatche 47.3o	M H	490	694	883 915	1014 975	1020	530	792 771	980 893		
C. Quinault 47.2	M H	449	677	897 905	969 973	1059 1055					
R. Cle Elum 47.1o	M H				836			744 715	937 804		
R. Humptulips 47.0o	M H			864 785	1011 965	1051 1049					
R. Deschutes 47.0o	M H		698 795	838 814	885		590	825	875		
R. American 46.6o	M H						503	761 759	971 911	971	
C. Priest Rapids 46.4o	M H	536	740 744	935 898	1064 975	1105	630		888		
R. Naches 46.4o	M H						566	733 756	969 901		
Hanford Reach 46.4o	M H	480	746 733	967 923	1032 987			677			
C. Lyons Ferry 46.4o	M H	574	855 880	1034 877	1020		571	777 791	1000 876		
R. Tucannon 46.3o	M H						550	711 717	903 841		
C. Naselle 46.3o	M H	543	709 708	848 871	957 943	974		744 733			

R. Yakima 46.2o	M	488	671	909	1024		535	703	908		
	H		731	857	942			700	831		
C. Big Creek 46.1o	M	690	859	935	994						
	H		769	886	924						
C. Cowlitz 46.1o	M		691	871	990			753	871		
	H		800	850	1020			711	813		
C. Kalama Falls 46.0o	M		610	919	1036			769	908		
	H			917	975			807	901		

Apéndice I. Relaciones largo-edad en poblaciones de salmón coho

Largo “fork” de reproductores de distintas edades de salmón coho. La edad de maduración se refiere a los años transcurridos entre el desove y la vuelta a desovar de los descendientes. La edad decimal representa los inviernos pasados por los juveniles en el río (primer dígito) y los inviernos pasados por los subadultos en el océano (segundo dígito).

Edad de maduración (desde huevo a desovante)		2	3	4	3	4	5	4	5	6
Río o criadero,	Sexo	Edad en sistema decimal								
		1.0	1.1	1.2	2.0	2.1	2.2	3.0	3.1	4.1

Stocks en todo el rango de distribución en Norte América. Healy (1986)

Tamaño mínimo	M	285	562		210	558			590	
Tamaño máximo	M	448	672		372	670			727	
Tamaño mínimo	H		592			510			630	
Tamaño máximo	H		656			670			697	

Apéndice J. Relaciones largo-fecundidad en poblaciones de salmón chinook

Coefficientes de la relación fecundidad-largo “fork” para cinco poblaciones de salmón chinook de América del Norte y Nueva Zelanda. La relación funcional entre ambas variables es $Fecundidad = \alpha Largo^\beta$. Los datos fueron extraídos de Roni (1992) y de Quinn y Bloomberg (1992) y transformados para expresar la relación fecundidad-largo en términos de largo “fork”.

Población	coeficiente α	coeficiente β
Río Elwha, Washington	0.00134	2.27
Río Kenai, Alaska	0.20576	1.55
Río Wannock, Columbia Británica	0.39657	1.43
Río Waitaki, Nueva Zelanda	3.45561	1.10
Río Rakaia, Nueva Zelanda	0.01412	1.93

Apéndice K. Relaciones largo-fecundidad en poblaciones de salmón coho

Coeficientes de la relación fecundidad-largo “fork” para ocho poblaciones de salmón coho de América del Norte. La relación funcional entre ambas variables es $Fecundidad = \alpha + \beta Largo$. Los datos fueron extraídos de Beacham (1982) y transformados para expresar la relación fecundidad-largo en términos de largo “fork”.

Población	coeficiente α	coeficiente β
Río Big Qualicum, Columbia Británica	-2403.2	7.58
Río Skeena, Columbia Británica	-2475.5	8.93
Río Quinsam, Columbia Británica	-1997.7	6.70
Río Fraser, Columbia Británica	-2531.1	9.04
Robertson Creek, Columbia Británica	2543.56	0.43
Puget Sound, Washington	-3895.3	11.10
Kodiak Island, Alaska	-7387.8	17.74
California	-900.75	5.95

Apéndice L. Supervivencia en poblaciones de salmón chinook y coho

Supervivencia en distintos estadios en poblaciones de salmón chinook y coho del Pacífico de Norte América. Los datos fueron extraídos de dos trabajos recientes de revisión de mortalidad en salmón del Pacífico: Bradford (1995) y McGurk (1996).

Especie	Estadio	Supervivencia	Referencia
Coho	Huevo-smolt	0.01545	Bradford (1995)
"	"	0.03439	"
"	"	0.01795	"
"	"	0.02065	"
"	"	0.00966	"
"	"	0.00266	"
"	"	0.01168	"
"	"	0.0226	"
"	"	0.01317	"
"	"	0.01228	"
Media y rango conteniendo el 90% de las observaciones		0.0136 (0.0059;0.0312)	
Coho	Smolt-adulto	0.2407	McGurk (1996)
"	"	0.226	"
"	"	0.163	"
"	"	0.159	"
"	"	0.1557	"
"	"	0.1503	"
"	"	0.1233	"
"	"	0.1204	"
"	"	0.103	"
"	"	0.0832	"
"	"	0.059	"
"	"	0.041	"
Media y rango conteniendo el 90% de las observaciones		0.1213 (0.0640;0.2300)	
Chinook oceánico	Huevo-smolt	0.09163	Bradford (1995)
Chinook oceánico	"	0.11884	"
Chinook oceánico	"	0.06142	"
Media y rango conteniendo el 90% de las observaciones		0.0875 (0.0618;0.1238)	
Chinook fluvial	"	0.05287	"
Chinook fluvial	"	0.13399	"
Chinook fluvial	"	0.06587	"
Chinook fluvial	"	0.04832	"
Media y rango conteniendo el 90% de las observaciones		0.0689 (0.0413;0.1151)	

Apéndice M. Tamaño de poblaciones de salmón chinook y coho en distintos ambientes

Abundancia (en números) de salmón chinook y coho en distintos ambientes y áreas geográficas de Norte América y Nueva Zelandia. AK=Alaska, CB=Columbia Británica, WA=Washington, OR=Oregon, CA=California, NZ=Nueva Zelandia.

Ambiente	Población	Referencia
Chinook		
Ríos Sacramento y San Joaquín, CA	1,000,000	Healy (1991)
Río costeros, OR	305,000	Lichatowich (1989)
Río Columbia, WA y OR	2,000,000	Healy (1991)
Río Fraser, CB	200,000	Healy (1991)
350 ríos, Sur de CB	100,000	Walters and Cahoon (1985)
Criaderos en estrecho de Georgia, CB	10,000-130,000	Beamish (1993)
Ríos Yukon y Nushagak, AK	400,000-600,000	Healy (1991)
Ríos Waitaki, Rakaia, Waimakariri y Rangitata, NZ	40,000	Stewart (1980)
Coho		
Río Skeena, BC norte	30,000-110,000	Beamish (1993)
350 ríos, Sur de CB	200,000-500,000	Walters and Cahoon (1985)
Río Columbia, WA y OR	560,000-618,000	Chapman (1986)
Río costeros, OR	1,385,000	Lichatowich (1989)
CA, OR, South WA	1,000,000-4,000,000	Pearcy (1992)

Apéndice N. Parámetros de ríos del Hemisferio Norte y Nueva Zelanda.

Comparación de los parámetros del río Santa Cruz con ríos del Hemisferio Norte y Nueva Zelanda que tienen poblaciones de salmones. AK=Alaska, CB=Columbia Británica, WA=Washington, OR=Oregon, CA=California, NZ=Nueva Zelanda.

Río	Caudal m ³ /seg	Area de la cuenca km ²	Longitud km
Sacramento, CA	668	60,943	640
San Joaquín, CA	130	35,069	560
Klamath, CA	485	22,015	
Columbia, OR, WA	5,493	624,190	1,996
Skagit, WA	469	8,000	
Fraser, CB	2,727	233,099	1,369
Yukon, AK		829,000	3,185
Skeena, CB	923	51,800	
Nanaimo, CB	40	842	
Kitimat, CB	134	1989	
Santa Cruz, Argentina	690	24,510	382
Waitaki, NZ	350		60
Rakaia, NZ	196		150
Waimakariri, NZ	119		100
Rangitata, NZ	92		120

Apéndice Ñ. Tipos de historia de vida utilizados en las simulaciones.

Parámetros del modelo poblacional usados para representar los distintos tipos de vida en chinook y coho.

Tipos de vida para salmón chinook

Cuatro tipos generales de historias de vida arquetípicos utilizados en las simulaciones poblacionales. Chinook WA=tipo Washington, CB=tipo Columbia Británica, AK=tipo Alaska, NZ=tipo Nueva Zelandia.

WA - Características: tasa de crecimiento alta, maduración temprana, fecundidad baja, predominancia de tipo oceánico

Tallas/crecimiento

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	570	730	880	1030	1150
Fluviales	635	909	1031	1010	1025

Tasa de maduración (m)

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	0.015	0.103	0.561	0.783	1.000
Fluviales	0.019	0.556	0.981	1.000	1.000

Relación largo/peso (γ, ϵ)

parámetro 1	6.59E-05
parámetro 2	2.749417

Relación fecundidad/largo (α, β)

parametro 1	0.186
parametro 2	1.508996

Supervivencias ($S_{h,s}, S_{s,a}$)

Huevo-Smolt	0.03
Smolt-Adulto	variable

Proporción de tipos (θ)

Oceánicos	0.9
Fluviales	0.1

CB - Características: tasa de crecimiento intermedia, maduración intermedia, fecundidad intermedia, 25% de tipo oceánico

Tallas/crecimiento

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	425	605	755	920	1052
Fluviales	496	740	879	919	996

Tasa de maduración (m)

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	0.0081	0.081	0.7296	0.98161	1
Fluviales	0.0248	0.17838	0.7666	0.9997	1

Relación largo/peso (γ, ϵ)

parametro 1	6.59E-05
parametro 2	2.749417

Relación fecundidad/largo (α, β)

parametro 1	0.28672
parametro 2	1.483811

Supervivencias ($S_{h,s}, S_{s,a}$)

Huevo-Smolt	0.052
Smolt-Adulto	variable

Proporción de tipos (θ)

Oceánicos	0.25
Fluviales	0.75

AK - Características: tasa de crecimiento baja, maduración tardía, fecundidad alta, predominancia de tipo fluvial

Tallas/crecimiento

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	280	480	630	810	955
Fluviales	358	572	727	828	967

Tasa de maduración (m)

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	0.0001	0.417	0.5293	1	1
Fluviales	0.0562	0.1563	0.4638	0.9715	1

Relación largo/peso (γ, ϵ)

parametro 1	6.59E-05
-------------	----------

parametro 2 2.749417

Relación fecundidad/largo (α, β)

parametro 1 0.392462

parametro 2 1.468096

Supervivencias ($S_{h,s}$ $S_{s,a}$)

Huevo-Smolt 0.052

Smolt-Adulto variable

Proporción de tipos (θ)

Oceánicos 0.05

Fluviales 0.95

NZ - Características: tasa de crecimiento muy alta, maduración muy temprana, fecundidad media, 50% de tipo fluvial

Tallas/crecimiento

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	591	804	882	920	1053
Fluviales	751	874	900	919	996

Tasa de maduración (m)

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	0.0664	0.739	1	1	1
Fluviales	0.5107	1	1	1	1

Relación largo/peso (γ, ε)

parametro 1 6.59E-05

parametro 2 2.749417

Relación fecundidad/largo (α, β)

parametro 1 0.28672

parametro 2 1.483811

Supervivencias ($S_{h,s}$ $S_{s,a}$)

Huevo-Smolt 0.052

Smolt-Adulto variable

Proporción de tipos (θ)

Oceánicos 0.5

Fluviales 0.5

Tipos de vida para salmón coho

Tres tipos generales de historias de vida arquetípicos utilizados en las simulaciones poblacionales. WA=tipo Washington, CB=tipo Columbia Británica, AK=tipo Alaska, NZ=tipo Nueva Zelanda.

CB, FA - Características: tasa de crecimiento bajo, fecundidad alta

Tallas/crecimiento

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	577	999	999	999	999
Fluviales	577	999	999	999	999

Tasa de maduración (m)

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	1	1	1	1	1
Fluviales	1	1	1	1	1

Relación largo/peso (γ, ϵ)

parametro 1 1.03E-07
parametro 2 3.694649

Relación fecundidad/largo (α, β)

parametro 1 -4000
parametro 2 13

Supervivencias ($S_{h,s}, S_{s,a}$)

Huevo-Smolt variable
Smolt-Adulto 0.1213

Proporción de tipos (θ)

Oceánicos 0
Fluviales 1

CM, FM - Características: tasa de crecimiento intermedia, fecundidad media

Tallas/crecimiento

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	620	999	999	999	999
Fluviales	620	999	999	999	999

Tasa de maduración (m)

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	1	1	1	1	1
Fluviales	1	1	1	1	1

Relación largo/peso (γ, ε)

parametro 1	1.03E-07
parametro 2	3.694649

Relación fecundidad/largo (α, β)

parametro 1	-3500
parametro 2	10.5

Supervivencias ($S_{h,s}, S_{s,a}$)

Huevo-Smolt	variable
Smolt-Adulto	0.1213

Proporción de tipos (θ)

Oceánicos	0
Fluviales	1

CA, FB - Características: tasa de crecimiento alto, fecundidad baja**Tallas/crecimiento**

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	664	999	999	999	999
Fluviales	664	999	999	999	999

Tasa de maduración (m)

	Edad marina				
	1	2	3	4	5
Oceánicos	1	1	1	1	1
Fluviales	1	1	1	1	1

Relación largo/peso (γ, ε)

parametro 1	1.03E-07
parametro 2	3.694649

Relación fecundidad/largo (α, β)

parametro 1	-3000
parametro 2	8

Supervivencias ($S_{h,s}, S_{s,a}$)

Huevo-Smolt variable
Smolt-Adulto 0.1213

Proporción de tipos (θ)

Oceánicos 0

Fluviales 1