

Efectos de la remoción de castoreras de *Castor canadensis* sobre la diversidad, la abundancia, la dieta y la densidad energética de peces en Tierra del Fuego

JAVIER H. ROJO^{1,✉}; MARINA TAGLIAFERRO² & CLAUDIA C. BOY¹

¹Laboratorio de Ecología, Fisiología y Evolución de Organismos Acuáticos (LEFyE-CADIC-CONICET). ²Instituto de Diversidad y Ecología Animal - CONICET y Universidad Nacional de Córdoba.

RESUMEN. Desde el siglo pasado, los ecosistemas acuáticos de Tierra del Fuego se encuentran bajo el impacto de la introducción de especies exóticas. Entre ellas se destacan el castor norteamericano —*Castor canadensis*— y los salmónidos por su dispersión y abundancia. Este estudio se enmarca en el proyecto Fortalecimiento de la Gobernanza para la Protección de la Biodiversidad Mediante la Formulación e Implementación de la Estrategia Nacional Sobre Especies Exóticas Invasoras, para la erradicación de *C. canadensis* de la Isla Grande de Tierra del Fuego (IGTdF). El objetivo del trabajo fue evaluar el efecto de remover castoreras sobre diferentes aspectos de la ictiofauna de la IGtdF. Se realizaron muestreos ictiológicos antes y después de la remoción de las castoreras en seis sitios distribuidos a lo largo de la isla. Se capturaron tres especies de salmónidos (*Salmo trutta*, *Oncorhynchus mykiss* y *Salvelinus fontinalis*) y se observó un aumento promedio de 43% en su abundancia, cambios en su dieta y diferencias en su densidad energética (mayor o menor dependiendo de la especie) luego de remover las castoreras. No se registraron especies nativas de peces ni antes ni después de la remoción. Los resultados sugieren que las castoreras tienen un impacto positivo en las poblaciones de salmónidos.

[Palabras clave: salmónidos, *Castor canadensis*, especies exóticas, diversidad ictica, Patagonia, Tierra del Fuego]

ABSTRACT. Effects of *Castor canadensis* beaver ponds removal on fish diversity, abundance, diet and energetic density. Since the last century, the aquatic ecosystems of Tierra del Fuego have been impacted by the introduction of exotic species, among which the North American beaver *Castor canadensis* and salmonids stand out for their dispersion and abundance. This study is part of the project Strengthening Governance for the Protection of Biodiversity Through the Formulation and Implementation of the National Strategy on Invasive Alien Species, for the eradication of *C. canadensis* from the Isla Grande de Tierra del Fuego (IGTdF). This work aimed to evaluate the effect of beaver plantation removal on different aspects of the ichthyofauna of the IGtdF. Ichthyological sampling was carried out before and after the beaver ponds in six sites spread across the island. Three species of salmonids (*Salmo trutta*, *Oncorhynchus mykiss* and *Salvelinus fontinalis*) were captured, and an average increase of 43% in their abundance, changes in their diet, and differences in their energy density (higher or lower depending on the species) was observed after the removal of the beaver ponds. No native fish species were recorded before or after the removal of the beaver pond. The results suggest that the beaver ponds impact positively salmonid populations.

[Keywords: salmonids, *Castor canadensis*, alien species, fish diversity, Patagonia, Tierra del Fuego]

INTRODUCCIÓN

La introducción de especies es una de las principales causas de la pérdida de biodiversidad a nivel mundial (Allan and Flecker 1993; Saunders et al. 2002; Keller et al. 2011), ya que las especies nativas suelen resultar perjudicadas por efectos ecológicos directos o indirectos que afectan las condiciones naturales de disponibilidad de recursos, presión de depredación o competencia (McIntosh et al. 1992; Hrabik et al. 2001; Cussac et al. 2012). Además, la introducción y el establecimiento de algunas especies

exóticas puede favorecer el éxito de otras especies exóticas, y en ocasiones, de especies nativas (e.g., al aumentar la abundancia y la diversidad de recursos alimenticios o proveer nuevos sitios de refugio) (Simberloff and Von Holle 1999; Moorman et al. 2009). Por esto, es vital conocer y documentar los efectos de las especies exóticas invasoras en los ecosistemas, a los efectos de conservar su biodiversidad e integridad ecosistémica.

El castor norteamericano (*Castor canadensis* Kuhl 1820) es una especie exótica invasora en

la Isla Grande de Tierra del Fuego (IGTdf). Su introducción en 1946 tuvo como objetivo fomentar y desarrollar la industria peletera (Lizarralde 1993; Henn et al. 2016). Sin embargo, dicha actividad no prosperó, lo que favoreció el desarrollo y la dispersión sin control de esta especie por toda la isla debido a la ausencia de depredadores naturales y a la existencia de fuentes de alimento y de zonas propicias para que se establezcan sus colonias (Lizarralde 1993; Davis et al. 2016; Henn et al. 2016; Schiavini et al. 2016). *Castor canadensis* es considerado un ingeniero ecosistémico (Jones et al. 1994; Crooks 2002) por su capacidad para modificar los ambientes que habita (Gibson and Olden 2014). Esta especie construye represas en ríos y arroyos, transformando ambientes lóticos en lénticos. Este tipo de transformación altera numerosos aspectos de los cursos de agua, como su hidrología, aumentando el agua disponible (Naiman et al. 1986), la comunidad vegetal a través de la modificación de la regeneración del estrato arbóreo (Martínez Pastur et al. 2006), el ciclo de nutrientes y la dinámica sedimentaria (García and Rodríguez 2018), con consecuencias sobre las comunidades locales (Vila et al. 1999; Moorman et al. 2009).

Desde inicios de la década del '30 se introdujeron intencionalmente en Tierra del Fuego el salmón del atlántico (*Salmo salar* L.), la trucha marrón (*Salmo trutta* L.), la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss* [Walbaum 1792]) y la trucha de arroyo o fontinalis (*Salvelinus fontinalis* [Mitchill 1814]), principalmente para desarrollar la pesca deportiva (Bruno Videla 1978; Macchi and Vigliano 2014). En la actualidad, *S. trutta*, *S. fontinalis* y *O. mykiss* se encuentran establecidas en casi todos los cuerpos de agua dulce de la IGTdf. Además de estas introducciones intencionales, también se documentó y describió la presencia del salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha* [Walbaum 1792]) y del salmón Coho (*Oncorhynchus kisutch* [Walbaum 1792]) (Fernández et al. 2010; Chalde et al. 2019; Chalde and Llompart 2021). Por otro lado, los registros indican la presencia de cuatro especies nativas de peces de agua dulce en la IGTdf: tres de la familia Galaxiidae (el puyen chico *Galaxias maculatus* Jenyns 1842; el puyen grande *Galaxias platei* Steindachner 1898, y la peladilla *Aplochiton zebra* Jenyns 1842); y una especie de la familia Geotriidae (la lamprea *Geotria macrostoma* Burmeister 1868) (Cussac et al. 2004; Boy et al. 2007; Nardi et al. 2020; Riva-Rossi et al. 2020). Esto indica que solo nueve especies de peces de agua dulce fueron confirmadas en los últimos años.

La alteración del ambiente por *C. canadensis* produce cambios en las comunidades. Por ejemplo, favoreciendo el crecimiento de los salmónidos, potenciando así la presión de depredación sobre las especies de peces nativos (Arismendi et al. 2020) o alterando la dieta a través de cambios en la diversidad de macroinvertebrados (Anderson et al. 2009, 2020; Washko et al. 2022), que son la principal fuente de alimento de los peces de agua dulce presentes en Tierra del Fuego (Traba and Ríos Cardoza 1985; Giller and Greenberg 2015; Tagliaferro et al. 2015; Stuart et al. 2023). Las alteraciones en la dieta pueden reflejarse en la densidad energética de los organismos por su relación con la adquisición y la utilización de la energía (Lucas 1996; Boy et al. 2008).

Si bien hay estudios previos sobre la relación entre *C. canadensis* y la ictiofauna en Tierra del Fuego (Moorman et al. 2009; Arismendi et al. 2020), según nuestro conocimiento, este es el primer trabajo que analiza el efecto de la remoción de esta especie y sus castoreras en Sudamérica. El objetivo de este trabajo fue estudiar el efecto de la remoción de castoreras de *C. canadensis* sobre la diversidad, la abundancia, la dieta y la densidad energética de peces en seis sitios piloto del sector argentino de la IGTdf. Hipotetizamos que la restauración de estos ambientes disturbados, a través de la remoción de las castoreras, aumenta la riqueza de especies y favorece la distribución uniforme de los salmónidos introducidos a lo largo de todo el curso de agua, con la consiguiente variación de su condición y densidad energética. Este trabajo se enmarca en el proyecto conjunto entre la Argentina y Chile, financiado por el Global Environment Facility (GEF: 2015) Fortalecimiento de la Gobernanza para la Protección de la Biodiversidad Mediante la Formulación e Implementación de la Estrategia Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras (FAO 2022), cuyo objetivo principal fue evaluar la posibilidad de erradicación de *C. canadensis* de la IGTdf.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y muestreo

La Isla Grande de Tierra del Fuego está ubicada en la zona más austral de Sudamérica, entre los 52° y los 55° de latitud sur. Se caracteriza por un clima frío húmedo oceánico al sur, y frío semihúmedo oceánico al norte (Coronato et al. 2017). La temperatura media anual es 5 °C, y tiene una gran variación en

la cantidad de horas de luz diarias: 7 horas en invierno y 17 en verano. La isla se divide en cuatro grandes cuencas hidrográficas: la estepa fueguina (al norte de la isla); la zona de transición (en el centro); la zona de cordillera en el suroeste, y la zona de turberas en el sureste (Figura 1).

En el marco del proyecto GEF se establecieron ocho áreas piloto donde se realizaron muestreos de diversos aspectos del ambiente antes y después de la remoción de los ejemplares de *C. canadensis* y sus castoreras, y aguas arriba y aguas abajo de las castoreras (Schiavini et al. 2016; García and Rodríguez 2018; García et al. 2022). Los muestreos para este trabajo

se realizaron en seis sitios ubicados en cuatro de las áreas piloto. Estas se seleccionaron teniendo en cuenta la presencia de castoreras que indicaran actividad reciente por parte de individuos de *C. canadensis*. Para ello, se evaluó la presencia de madrigueras recientes, diques sanos, barro en el dique o avistamiento directo de ejemplares, realizándose relevamientos aguas arriba y aguas abajo de las castoreras (Figura 1b).

Tres de los sitios de muestreo se ubicaron en la zona de cordillera y se caracterizaron por un entorno montañoso con cobertura de bosque de *Nothofagus* y turberas de *Sphagnum magellanicum* (Premoli et al. 2006): 1) el arroyo

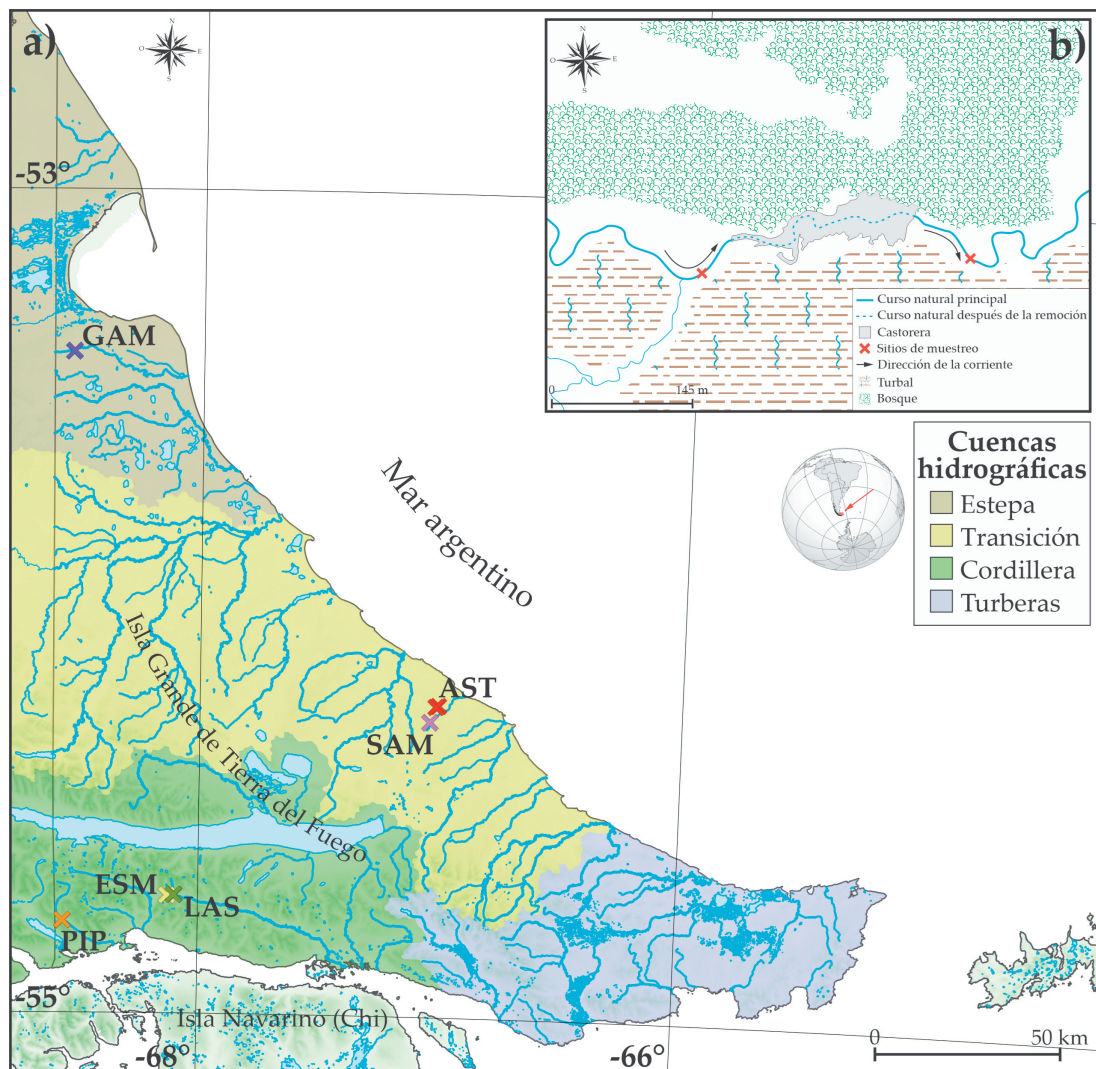


Figura 1. a) Ubicación de los sitios de muestreo en la Isla Grande de Tierra del Fuego. b) Esquema de muestreo utilizado, ejemplo en el río Lasifashaj (LAS). GAM: chorrillo Gamma. AST: arroyo Asturiana. SAM: río San Martín. LAS: río Lasifashaj. ESM: arroyo Esmeralda. PIP: río Pipo.

Figure 1. a) Location of the sampling sites at the Isla Grande de Tierra del Fuego. b) Sampling design used, example at the Lasifashaj River (LAS). GAM: Gamma stream. AST: Asturiana stream. SAM: San Martín river. LAS: Lasifashaj river. ESM: Esmeralda stream. PIP: Pipo river.

Esmeralda (ESM, 54°42'50" S - 68°07'52" O), con una profundidad de 30 cm, un ancho pre-remoción de 7 m y una castorera de 6700 m²; 2) el río Lasifashaj (LAS, 54°42'44" S - 68°05'58" O), con una profundidad de 25 cm, un ancho pre-remoción de 6.5 m y una castorera de 4870 m², y 3) el río Pipo (PIP, 54°46'35" S - 68°34'02" O), con una profundidad de 40 cm, un ancho pre-remoción de 15.7 m y una castorera de 4200 m².

Dos sitios se ubicaron en la zona de transición. Se caracterizaron por estar en una zona con ondulaciones de poca pendiente y rodeados por pastizales de coirón fueguino (*Festuca gracillima*) y bosques de ñire (*Nothofagus antarctica*) y lenga (*Nothofagus pumilio*) (Oliva et al. 2001): 1) el río San Martín (SAM, 54°17'02" S - 67°02'44" O), con una profundidad de 16 cm, un ancho pre-remoción de 1 m y una castorera de 800 m², y 2) el arroyo Asturiana (AST, 54°14'42" S - 67°01'00" O), con una profundidad de 20 cm, un ancho pre-remoción de 1.3 m y una castorera de 12000 m².

Por último, se estableció un sitio de muestreo en la zona de estepa, caracterizado por un relieve con alternancia de lomadas y planicies, cubiertas por pastizales de *F. gracillima* y arbustos de mata negra (*Chilliostrichium diffusum*) y murtilla (*Empetrum rubrum*) (Oliva et al. 2001): 1) el chorrillo Gamma (GAM, 53°23'42" S - 68°31'40" O), con una profundidad de 30 cm, un ancho pre-remoción de 4 m y una castorera de 12000 m².

La remoción de *C. canadensis* fue llevada a cabo por restauradores ambientales. Se realizó sobre todo mediante trampeo, mientras que las castoreras se removieron a mano mediante la rotura del dique principal. En cada sitio se realizaron dos muestreos mediante pesca eléctrica (Smith-Root LR-24). Los primeros muestreos se realizaron antes de la remoción de las castoreras (noviembre de 2016 en ESM, diciembre de 2016 en LAS, febrero de 2017 en PIP, marzo de 2017 en SAM, agosto de 2017 en AST y abril de 2018 en GAM) a lo largo de secciones de 50 m, aguas arriba y aguas abajo de cada castorera (Figura 1b). Un año después de la remoción de las castoreras (noviembre de 2017 en ESM, diciembre de 2017 en LAS, febrero de 2018 en PIP y abril de 2018 en SAM) se realizaron muestreos en los mismos 50 m iniciales, excepto en AST y GAM, donde no se pudo completar la segunda etapa de muestreos por motivos operativos.

En cada muestreo se midieron, en simultáneo a la captura de peces, las variables ambientales

profundidad media (m), velocidad media de la corriente (m/s), caudal (m³/s), pH, conductividad (µS/cm), O₂ disuelto (mg/L), temperatura del agua (°C) y sólidos en suspensión (mg/L) (Boy et al. 2018). La altitud (m s. n. m.) de cada sitio se obtuvo mediante Google Earth (Tabla 1).

Los peces capturados se sacrificaron con Eugenol y fueron trasladados al laboratorio, en el Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET), donde se identificaron a nivel de especie, se contaron y se obtuvo su peso húmedo total (PT, g) y su longitud total (LT, mm). Luego se disectaron los estómagos que se conservaron en etanol (70%) para los análisis de dieta. El resto de cada individuo utilizado para los análisis de dieta (especimen sin el estómago), fue conservado a -20 °C para la determinación de la densidad energética.

Frecuencia de tallas y relación con variables ambientales

Se determinó la frecuencia de tallas para cada especie en cada sitio y para cada especie en todos los sitios juntos. Además, se analizó la relación entre los ejemplares capturados en cada sitio y las variables ambientales mencionadas previamente (i.e., profundidad media, velocidad media de la corriente, caudal, pH, conductividad, O₂, temperatura del agua, sólidos en suspensión y altitud).

Análisis de dieta

El estudio de la dieta se realizó en individuos que presentaron contenido estomacal, analizándose 67 estómagos de las especies *S. trutta* de SAM (n=29) y *S. fontinalis* de LAS (n=38). Los estómagos se seleccionaron aleatoriamente de peces de entre 34 mm y 230 mm LT (estimativamente, ejemplares juveniles del primer y segundo año; en algunos casos, con leve grado de maduración), teniendo en cuenta el momento (antes y después de la remoción de la castorera), y la sección (aguas arriba y aguas abajo de la castorera). Se extrajo el estómago de cada individuo y se identificó su contenido parcialmente digerido bajo lupa binocular (Leica M204) hasta el máximo nivel taxonómico posible, siguiendo a Domínguez y Fernández (2009).

Densidad energética

Se determinó la densidad energética (DE) en 88 individuos enteros de *S. trutta* de SAM (n=47) y de *S. fontinalis* de LAS (n=41). Para ello, se secaron a 60 °C hasta peso seco

Tabla 1. Sitios de muestreo y parámetros ambientales tomados de Boy et al. (2018). GAM: chorrillo Gamma. AST: arroyo Asturiana. SAM: río San Martín. LAS: río Lasifashaj. ESM: arroyo Esmeralda. PIP: río Pipo.

Table 1. Sampling sites and environmental parameters taken from Boy et al. (2018). GAM: Gamma stream. AST: Asturiana stream. SAM: San Martín river. LAS: Lasifashaj river. ESM: Esmeralda stream. PIP: Pipo river.

Sitio	Sección	Momento	Fecha de muestreo	Castorera (m ²)	Ancho medio (m)	Profundidad media (m)	Velocidad media (m/s)	Caudal (m ³ /s)	pH	Conductividad (µS/cm)	O2 disuelto (mg/L)	Temperatura del agua (°C)	Sólidos en suspensión (mg/L)	Altitud (m s. n. m.)
LAS	Arriba	Antes	DIC 2016	4870	7.43	0.25	0.32	0.46	7.33	64	10.6	8.4	3.9	258
LAS	Abajo	Antes	DIC 2016	4870	5.26	0.21	0.57	0.71	7.65	68	11.2	4.4	3	256
LAS	Arriba	Después	DIC 2017	-	4.6	0.3	0.6	1	7.53	47	10.4	7.9	1.18	258
LAS	Abajo	Después	DIC 2017	-	5.6	0.2	1.1	1.2	7.3	49	9.8	5.2	1.18	256
PIP	Arriba	Antes	FEB 2017	4200	11.5	0.45	0.56	3.93	7.2	122	10.3	11.1	7.6	206
PIP	Abajo	Antes	FEB 2017	4200	19.9	0.23	0.5	3.4	7.22	118	11.3	11.4	5.1	205
PIP	Arriba	Después	FEB 2018	-	16.3	0.38	0.39	1.74	7.75	122	14.4	6.8	14.8	206
PIP	Abajo	Después	FEB 2018	-	11.3	0.53	0.37	1.57	7.83	118	12	6.1	14.9	205
SAM	Arriba	Antes	MAR 2017	800	1.04	0.22	0.35	0.04	8.19	183	10.6	10.9	34.8	103
SAM	Abajo	Antes	MAR 2017	800	0.87	0.13	0.34	0.05	7.5	183	10.3	11.4	7.47	99
SAM	Arriba	Después	ABR 2018	-	1	0.11	0.31	0.04	7.1	174	12.7	4	94.9	103
SAM	Abajo	Después	ABR 2018	-	0.99	0.2	0.19	0.03	6.68	173	12.5	4.5	4.95	99
AST	Arriba	Antes	AGO 2018	12000	1.72	0.18	0.33	0.08	7.26	189	14.8	0.1	4.42	77
AST	Abajo	Antes	AGO 2018	12000	0.96	0.22	0.81	0.15	7.4	182	13.5	0.4	195	64
ESM	Arriba	Antes	NOV 2016	6700	9.03	0.25	0.36	1.07	7.82	27	6.3	12.6	5.02	248
ESM	Abajo	Antes	NOV 2016	6700	5.61	0.38	0.56	0.96	8.05	24	10	12.5	3	241
ESM	Arriba	Después	NOV 2017	-	5.9	0.3	0.6	0.9	7.59	26	13.3	8	2.67	248
ESM	Abajo	Después	NOV 2017	-	10.1	0.2	0.5	1.1	7.33	25	14.1	8.2	5.38	241
GAM	Arriba	Antes	ABR 2018	12000	5.33	0.38	0.2	0.42	7.35	248	12.8	1.9	2.2	112
GAM	Abajo	Antes	ABR 2018	12000	2.9	0.24	0.4	0.27	7.4	243	12.3	2.6	5	111

constante, luego se confeccionaron pellets de 20-200 mg y se quemaron en un calorímetro semi-micro Parr 1425 (Boy et al. 2008). Los valores obtenidos se expresaron en kJ/g PSLC (peso seco libre de cenizas).

Análisis de datos

Las variables LT, PT y K se compararon entre sitios y especies utilizando la prueba no paramétrica de Dunn. Además, se calculó el índice de condición somática de Fulton como $K=(PT/LT^3) \times 100$ (Tabla 2).

La relación entre los ejemplares capturados y las variables ambientales se analizó mediante un análisis de redundancia (RDA). Antes de realizar el RDA, se transformaron los datos de capturas mediante la transformación Hellinger (Borcard et al. 2018) y se estandarizaron las variables ambientales mediante la transformación normalizadora de la media (Gewers et al. 2018). El O₂ disuelto y el pH presentaron colinealidad y no se diferenciaron entre sitios (ANOVA, $F=1.15$, $P=0.38$ y $F=0.44$, $P=0.81$, respectivamente).

Los datos de abundancia relativa de ítems alimenticios se analizaron mediante métodos multivariados utilizando el software Primer

v.6 (Tagliaferro et al. 2015) como se indica a continuación. Los datos se transformaron mediante la raíz cuadrada y se realizó un análisis multivariado de escalamiento multidimensional (NMDS) para visualizar el ordenamiento de los individuos según los ítems alimenticios. A continuación, se analizaron las dietas mediante un análisis de similitudes (ANOSIM) con base de Bray Curtis. Por último, para identificar qué ítems contribuían mayormente a las diferencias en la dieta de los individuos entre los factores analizados (i.e., sección, momento o especie), se aplicó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER). Los valores de DE de los peces en cada sitio se analizaron mediante un ANOVA de dos vías, con el momento y la sección como factores.

RESULTADOS

Durante el estudio no se capturaron especies nativas de peces. En total se capturaron 324 peces pertenecientes a la familia Salmonidae: 201 *S. fontinalis*, 93 *S. trutta* y 30 *O. mykiss*. La LT difirió significativamente entre especies ($X^2=65.84$, $P<0.05$) y sitios ($X^2=76.89$, $P<0.05$). La mayor LT se observó en *S. trutta* de GAM (327 mm), y la menor se observó para *S.*

Table 2. Longitud total (LT), peso total (PT) e índice de Fulton (K) de los individuos capturados en los sitios de muestreo en la Isla Grande de Tierra del Fuego, aguas arriba y abajo de las castoreras, y antes y después de su remoción. GAM: chorrillo Gamma. AST: arroyo Asturiana. SAM: río San Martín. LAS: río Lasifashaj. ESM: arroyo Esmeralda. PIP: río Pipo. n: número de individuos.

Table 2. Total length (LT), total mass (PT) and Fulton's index (K) of the captured individuals from the sampling sites in the Isla Grande de Tierra del Fuego, upstream and downstream the beaver ponds, and before and after its removal. GAM: Gamma stream. AST: Asturiana stream. SAM: San Martín river. LAS: Lasifashaj river. ESM: Esmeralda stream. PIP: Pipo river. n: number of individuals.

Sitio	Sección	Momento	<i>Salvelinus fontinalis</i>			<i>Oncorhynchus mykiss</i>			<i>Salmo trutta</i>					
			LT (mm) (promedio±DE)	PT (g) (promedio±DE)	K (g/mm ³) (promedio±DE)	n	LT (mm) (promedio±DE)	PT (g) (promedio±DE)	K (g/mm ³) (promedio±DE)	n	LT (mm) (promedio±DE)	PT (g) (promedio±DE)	K (g/mm ³) (promedio±DE)	n
GAM	Arriba	Antes												
GAM	Abajo	Antes	213.89	132.19	1.35	1								
AST	Arriba	Antes	98.96±1.32	9.1±0.25	0.94±0.01	2								
AST	Abajo	Antes								175.49	54.41	1.01	1	
SAM	Arriba	Antes	146.29	34.08	1.09	1				125.73±27.04	27.32±19.35	1.2±0.05	16	
SAM	Arriba	Después								187.08±39.74	81.57±46.15	1.14±0.03	4	
SAM	Abajo	Antes	130.52	23.75	1.07	1				114.92±19.15	19.55±9.43	1.2±0.09	21	
SAM	Abajo	Después	113.51±38.26	17.24±14.44	1.04±0.07	2				159.43±51.45	60.15±76.85	1.1±0.07	44	
LAS	Arriba	Antes	38.39±29.22	1.97±7.5	0.69±0.13	34								
LAS	Arriba	Después	166.92±62.96	65.89±51.53	1.04±0.06	14								
LAS	Abajo	Antes	129.82±39.67	28.46±23.72	1.05±0.09	32								
LAS	Abajo	Después	89.98±38.05	12.36±19.26	1.05±0.1	40								
ESM	Arriba	Antes	59.2±39.16	6.17±18.39	0.98±0.16	18								
ESM	Arriba	Después	84.5±34.26	10.96±14.8	1.16±0.12	45								
ESM	Abajo	Antes												
ESM	Abajo	Después	100.36±42.78	22.04±26.04	1.39±0.38	11	157.32	45.62	1.17	1				
PIP	Arriba	Antes					151.78±15.17	41.25±12.6	1.14±0.07	4				
PIP	Arriba	Después					103.24±52.43	22.56±33.14	1.08±0.24	10	125.2	20.5	1.04	1
PIP	Abajo	Antes					123.16±30.57	24.89±15.4	1.17±0.05	3	70.83	4.43	1.25	1
PIP	Abajo	Después					89.14±40.26	11.98±20.77	1.07±0.09	12	119.73±53.54	27.22±32.2	1.1±0.03	3

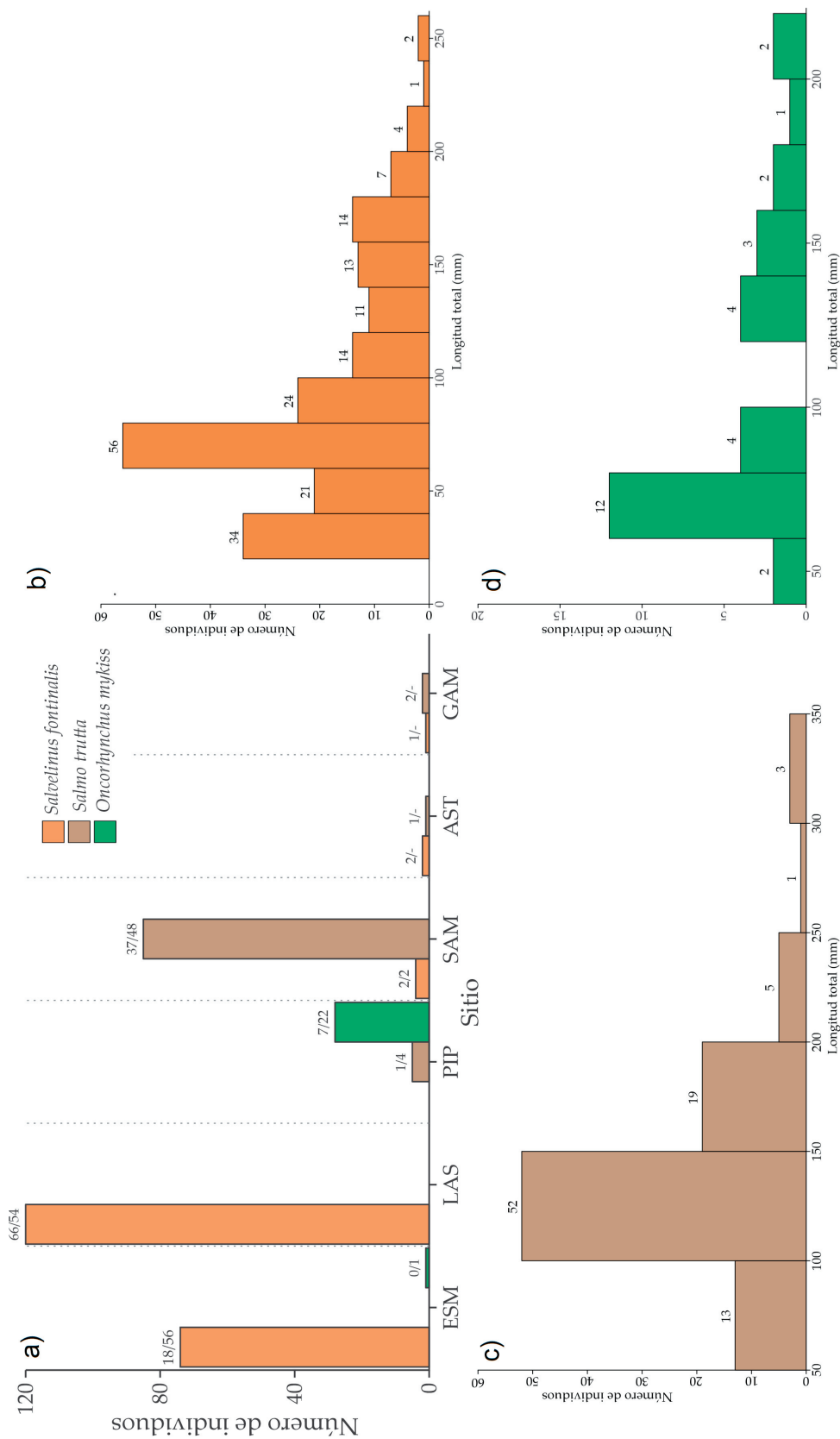


Figura 2. a) Número de individuos capturados en los sitios de muestreo. b) Frecuencia de tallas de *Salvelinus fontinalis*. c) *Salmo trutta*. d) *Oncorhynchus mykiss*. GAM: chorrillo Gamma. AST: arroyo Asturiana. SAM: río San Martín. LAS: río Lasifashaj. ESM: arroyo Esmeralda. PIP: río Pipo. N arriba de las barras (antes/después de la remoción de las castoreas). **Figure 2.** Number of individuals collected in the sampling sites. b) Size frequency of *Salvelinus fontinalis*. c) *Salmo trutta*. d) *Oncorhynchus mykiss*. GAM: Gamma stream. AST: Asturiana stream. SAM: San Martín river. LAS: Lasifashaj river. PIP: Pipo river. N above the bars (before/after beaver ponds removal).

fontinalis de LAS (22.44 mm). El PT también fue significativamente diferente entre especies ($X^2=70.04$, $P<0.05$) y sitios ($X^2=79.14$, $P<0.05$). El mayor PT fue para *S. trutta* en GAM (412.8 g), y el menor fue para *S. fontinalis* en LAS (0.06 g). El K también difirió entre especies ($X^2=42.35$, $P<0.05$) y sitios ($X^2=101.72$, $P<0.05$). El mayor K se observó para *S. fontinalis* en GAM (2.24 g/cm³), y el menor se observó para *S. fontinalis* en LAS (0.50 g/cm³) (Tabla 2). Las variables ambientales obtenidas de Boy et al. (2018) se detallan en la Tabla 1.

El 98% de los individuos de *S. fontinalis* fue capturado en ESM (37%) y en LAS (61%); el 94% de *S. trutta* fue capturado en SAM, y el 97% de *O. mykiss* fue capturado en PIP (Tabla 2, Figura 2). El RDA mostró una relación significativa entre las especies de salmónidos y las variables ambientales ($R^2=0.732$, R^2 ajustado=0.576, $F=4.694$, $P<0.05$) y un porcentaje

de explicación del 45.8%, 25.7% y 1.73% para los ejes canónicos 1, 2 y 3, respectivamente. Se observó la presencia de *O. mykiss* en lugares con mayor caudal y mayor profundidad y, en menor medida, mayor temperatura. *Salmo trutta* presentó mayor proporción en los lugares con mayor conductividad y sólidos en suspensión, mientras que *S. fontinalis* se observó en los lugares con mayor velocidad de corriente (Tabla 3, Figura 3).

En los sitios en donde se realizó el muestreo antes y después de la remoción de las castoreras (LAS, PIP, SAM y ESM), se capturaron 131 individuos (86 *S. fontinalis*, 38 *S. trutta* y 7 *O. mykiss*) y 187 (112 *S. fontinalis*, 52 *S. trutta* y 23 *O. mykiss*) antes y después de la remoción de las castoreras, respectivamente (Tabla 2).

La LT promedio y el K promedio de *S. fontinalis* fueron mayores aguas arriba de la castorera en LAS ($X^2=18.41$, $P<0.05$ y $X^2=35.68$,

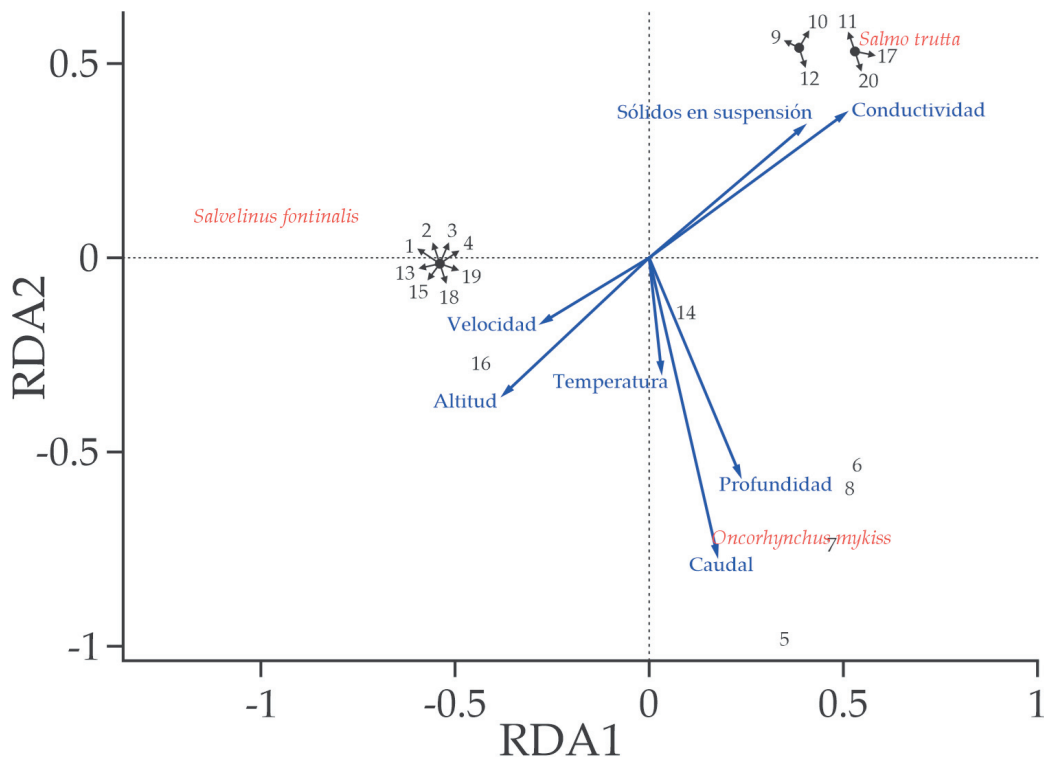


Figura 3. Biplot del análisis de redundancia (RDA) entre la abundancia de salmónidos y las variables ambientales. Los números indican las 20 combinaciones entre sitio/sección/momento (1: LAS/arriba/antes. 2: LAS/abajo/antes. 3: LAS/arriba/después. 4: LAS/abajo/después. 5: PIP/arriba/antes. 6: PIP/abajo/antes. 7: PIP/arriba/después. 8: PIP/abajo/después. 9: SAM/arriba/antes. 10: SAM/abajo/antes. 11: SAM/arriba/después. 12: SAM/abajo/después. 13: ESM/arriba/antes. 14: ESM/abajo/antes. 15: ESM/arriba/después. 16: ESM/abajo/después. 17: GAM/arriba/antes. 18: GAM/abajo/antes. 19: AST/arriba/antes. 20: AST/abajo/antes).

Figure 3. Biplot of the redundancy analysis (RDA) between salmonids' abundance and environmental variables. Numbers indicate the 20 combinations between site/section/moment (1: LAS/upstream/before. 2: LAS/downstream/before. 3: LAS/upstream/after. 4: LAS/downstream/after. 5: PIP/upstream/before. 6: PIP/downstream/before. 7: PIP/upstream/after. 8: PIP/downstream/after. 9: SAM/upstream/before. 10: SAM/downstream/before. 11: SAM/upstream/after. 12: SAM/downstream/after. 13: ESM/upstream/before. 14: ESM/downstream/before. 15: ESM/upstream/after. 16: ESM/downstream/after. 17: GAM/upstream/before. 18: GAM/downstream/before. 19: AST/upstream/before. 20: AST/downstream/before).

Tabla 3. Análisis de redundancia (RDA) entre la abundancia de salmónidos y las variables ambientales. RDA1, 2 y 3 indican los ejes canónicos 1, 2 y 3, respectivamente.

Table 3. Redundancy analysis (RDA) between salmonids' abundance and environmental variables. RDA1, 2 and 3 indicate canonical axes 1, 2 and 3, respectively.

		RDA1	RDA2	RDA3
Scores de las especies	Eigenvalues	0.2652	0.1487	0.0099
	Proporción explicada	0.4583	0.2569	0.0173
	<i>Salvelinus fontinalis</i>	-0.9634	-0.1089	0.1466
	<i>Salmo trutta</i>	0.6652	-0.573	0.1361
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	0.3862	0.7154	0.1313
Scores para las variables explicativas	Temperatura	0.0383	0.3605	-0.2423
	Sólidos en suspensión	0.486	-0.4147	-0.0562
	Profundidad	0.2814	0.6804	-0.326
	Conductividad	0.6127	-0.4531	0.3419
	Caudal	0.2086	0.9263	0.1075
	Altitud	-0.4586	0.4273	0.5175
	Velocidad de corriente	-0.3429	0.2074	-0.2687

$P < 0.05$ para LT y K, respectivamente) y mayores aguas abajo en ESM ($X^2=4.89$, $P < 0.05$ y $X^2=9.56$, $P < 0.05$ para LT y K, respectivamente). También fueron mayores después de la remoción en LAS ($X^2=7.21$, $P < 0.05$ y $X^2=22.34$, $P < 0.05$ para LT y K, respectivamente) y en ESM ($X^2=12.53$, $P < 0.05$ y $X^2=19.44$, $P < 0.05$ para LT y K, respectivamente). El PT fue mayor aguas abajo de la castorera y después de la remoción, tanto en LAS ($X^2=19.02$, $P < 0.05$ y $X^2=7.47$, $P < 0.05$ para la sección y el momento, respectivamente) como en ESM ($X^2=6.95$, $P < 0.05$ y $X^2=15.60$, $P < 0.05$ para la sección y el momento, respectivamente) (Tabla 2). En

el caso de *O. mykiss* la LT y el PT fueron mayores antes de la remoción de la castorera en PIP ($X^2=7.02$, $P < 0.05$ y $X^2=7.02$, $P < 0.05$ para LT y PT, respectivamente) y no difirieron entre secciones ($X^2=0.84$, $P=0.36$ y $X^2=0.92$, $P=0.33$ para LT y PT, respectivamente). Por su parte, el K no difirió entre secciones ($X^2=1.95$, $P=0.16$) ni momentos ($X^2=2.04$, $P=0.15$) (Tabla 2). En el caso de *S. trutta*, la LT ($X^2=19.56$, $P < 0.05$) y el PT ($X^2=16.62$, $P < 0.05$) fueron mayores después de la remoción en SAM y no difirieron entre secciones ($X^2=0.84$, $P=0.77$ y $X^2=0.01$, $P=0.97$ para LT y PT, respectivamente). El K fue mayor antes de la remoción ($X^2=28.95$, $P < 0.05$) y aguas

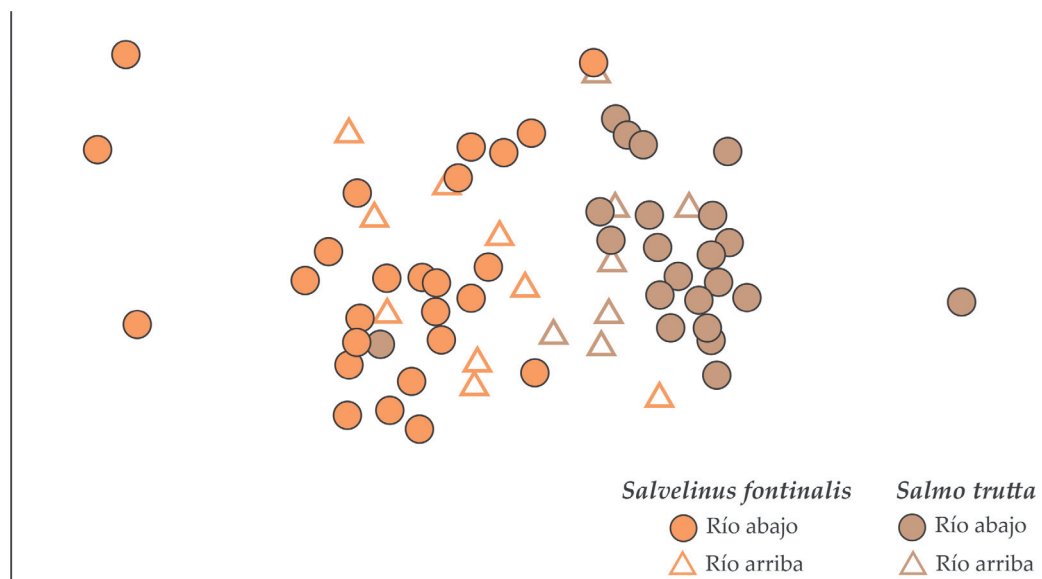


Figura 4. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico considerando la dieta de *Salvelinus fontinalis* en el río Lasifashaj (LAS) y *Salmo trutta* en el río San Martín (SAM), río arriba y río abajo de la castorera. Nivel de estrés de ordenamiento=0.15.

Figure 4. Non-metric multidimensional scaling analysis considering the diet of *Salvelinus fontinalis* from Lasifashaj river (LAS) and *Salmo trutta* from San Martín river (SAM), upstream and downstream of the beaver dam. Stress level of ordination=0.15.

arriba de la castorera ($X^2=10.58$, $P<0.05$) (Tabla 2).

Análisis de dieta

Antes y después de remover las castoreras se observaron diferencias interespecíficas en las dietas de *S. trutta* y *S. fontinalis*, al igual que aguas abajo y arriba de las castoreras, tanto mediante el ordenamiento como a través el análisis estadístico (ANOSIM: R -global=0.524, $P<0.05$) (Figura 4). Además, se observaron cambios intraespecíficos en la dieta entre estas dos especies antes y después de la remoción de las castoreras (R -global=0.25, $P<0.05$, R -global=0.37, $P<0.05$, respectivamente), pero no entre secciones.

En *S. trutta*, el contenido estomacal presentó mayores abundancias del anfípodo *Hyaella* sp. y de simúlidos, principalmente antes de la remoción de la castorera. Después de la remoción, los caracoles (*Chilina* sp.) y algunos tricópteros (*Oxyethira* sp. y otros Glossosomatidae) aumentaron su contribución a la dieta. La disimilitud promedio para los grupos fue de 66.47% (Tabla 4). En el caso de *S. fontinalis*, se observó una disminución en la cantidad de quironómidos y coleópteros después de la remoción de la castorera. En esta especie, la disimilitud promedio fue de 75.38%, y su contenido estomacal presentó mayor diversidad de ítems presa que *S. trutta* (Tabla 5).

Tabla 4. Contribución de los ítems presa en el análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) para *Salmo trutta* del río San Martín (SAM). La disimilitud promedio para los grupos fue 66.47%. Abundancia promedio: valor promedio de ítems para todos los estómagos. $N=29$.

Table 4. Prey item contribution in the similarity percentage analysis (SIMPER) for *Salmo trutta* from the San Martín river (SAM). Mean dissimilarity for the groups was 66.47%. Abundancia promedio: mean value of items for all stomachs. $N=29$.

Ítem presa	Abundancia promedio (antes)	Abundancia promedio (después)	Disimilitud promedio	Diferencia acumulada (%)
<i>Hyaella</i>	3.58	1.92	15.57	23.42
<i>Chilina</i>	0.59	1.15	8.85	36.73
Simuliidae	1.21	0.19	7.47	47.97
<i>Oxyethira</i>	0.71	0.74	7.07	58.60
Glossosomatida	0.44	0.69	5.83	67.38
Chironomidae (pupa)	0.38	0.29	3.84	73.15
Chironomidae (larva)	0.53	0.22	3.82	78.89
<i>Smicridea</i>	0.53	0.00	3.55	84.24
Acari	0.28	0.11	2.32	87.73
Elmidae (adulto)	0.00	0.22	1.62	90.16

Tabla 5. Contribución de los ítems presa en el análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) para *Salvelinus fontinalis* del río Lasifashaj (LAS). La disimilitud promedio para los grupos fue 75.38%. Abundancia promedio: valor promedio de ítems para todos los estómagos. $N=38$.

Table 5. Prey item contribution in the similarity percentage analysis (SIMPER) for *Salvelinus fontinalis* from the Lasifashaj River (LAS). Mean dissimilarity for the groups was 75.38%. Abundancia promedio: mean value of items for all stomachs. $N=38$.

Ítem presa	Abundancia promedio (antes)	Abundancia promedio (después)	Disimilitud promedio	Diferencia acumulada (%)
Chironomidae (pupa)	2.10	1.09	13.61	18.06
Chironomidae (larva)	2.16	1.01	12.30	34.38
Elmidae (adulto)	0.96	0.08	7.97	44.95
<i>Hyaella</i>	0.55	0.56	5.48	52.22
Empididae	0.21	0.34	3.28	56.58
Hydrophilidae	0.11	0.32	3.28	60.92
Leptophebidae	0.33	0.06	2.91	64.78
Simuliidae	0.16	0.30	2.89	68.61
Corydallidae	0.34	0.18	2.84	72.37
Megaloptera	0.22	0.18	2.48	75.66
Hydrobiosidae	0.29	0.06	2.32	78.74
Nematoda	0.16	0.06	1.90	81.26
Acari	0.28	0.00	1.64	83.43
Macrophytes	0.11	0.06	1.24	85.07
Terrestrial	0.16	0.00	1.08	86.50
Gripopterygidae	0.05	0.06	0.90	87.70
Collembola	0.13	0.00	0.84	88.81

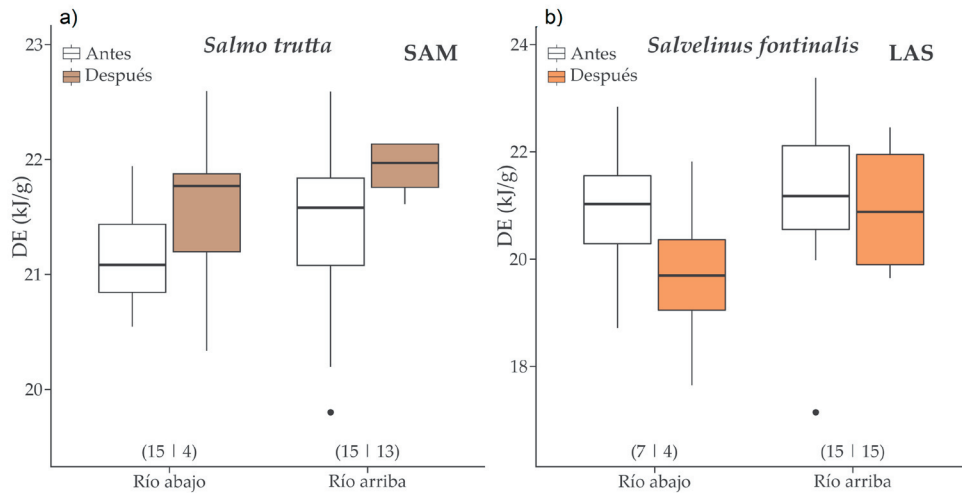


Figura 5. a) Densidad energética de *Salmo trutta* en el río San Martín (SAM). b) Densidad energética de *Salvelinus fontinalis* en el río Lasifashaj (LAS). N debajo de las cajas (antes y después de la remoción de las castoreras).

Figure 5. a) Energy density of *Salmo trutta* from San Martín river (SAM). b) Energy density of *Salvelinus fontinalis* from Lasifashaj river (LAS). N below the boxes (before and after the removal of beaver dams).

Densidad energética

Salmo trutta en SAM mostró una DE mayor después de la remoción de la castorera (ANOVA 2f, $F=6.01$, $P<0.05$). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre río arriba y río abajo de la castorera (ANOVA 2f, $F=0.86$, $P=0.36$; interacción no significativa ANOVA 2f, $F=0.02$, $P=0.89$) (Figura 5a). *Salvelinus fontinalis* en LAS mostró una DE menor después de la remoción de la castorera (ANOVA 2f, $F=7.07$, $P<0.05$), y se observó una mayor DE río arriba de la castorera (ANOVA 2f, $F=4.77$, $P<0.05$; interacción no significativa (ANOVA 2f, $F=0.72$, $P=0.40$) (Figura 5b).

DISCUSIÓN

En este trabajo se estudió por primera vez el efecto de la remoción de castoreras de *C. canadensis* sobre la fauna íctica del sector argentino de la Isla Grande de Tierra del Fuego, teniendo en cuenta su efecto sobre la condición, la densidad energética y la dieta de las diferentes especies de peces. En los seis sitios de estudio se capturaron tres especies de peces introducidas pertenecientes a la familia Salmonidae. Luego de remover las castoreras se observó un aumento en la captura de salmónidos en general y cambios en sus tallas, pesos, condición y densidad energética, y en las dietas de *S. fontinalis* y *S. trutta*. En particular, en *S. fontinalis* de LAS y ESM se observaron tallas, pesos y condición mayores, y densidad energética menor; en *O. mykiss* (PIP), tallas y pesos mayores, y

en *S. trutta* (SAM), tallas, pesos y densidad energética mayores, y menor condición. Hasta el presente, en Tierra del Fuego no se había estudiado el efecto de la remoción de castores sobre la condición, la densidad energética y la dieta de salmónidos. Por otro lado, se observó que cada especie de salmónido estuvo asociada a determinadas condiciones ambientales: *O. mykiss*, a mayor caudal, profundidad y temperatura; *S. trutta*, a mayor conductividad y sólidos en suspensión, y *S. fontinalis*, a mayor velocidad de corriente.

Gran cantidad de trabajos documentaron que las castoreras tienen un efecto positivo sobre la abundancia de salmónidos (Cunjak 1996; Collen and Gibson 2001; Arismendi et al. 2020) debido al incremento de la superficie de agua disponible para los organismos acuáticos, lo que se traduce en mayor disponibilidad de espacio y recursos (Johnston and Naiman 1990). Por ejemplo, las castoreras pueden resultar ambientes propicios para que se desarrollen macroinvertebrados, lo que enriquece la oferta alimenticia para los peces (Arismendi et al. 2020). Sin embargo, también pueden tener un efecto negativo sobre las poblaciones de peces, ya que los diques pueden actuar como barreras para su migración, como se observó para *S. trutta* en Estados Unidos (Gard 1961; Lokteff et al. 2013). En este trabajo, el incremento en las capturas de las tres especies de salmónidos luego de remover las castoreras (~43% en total, y más del triple en el caso de *O. mykiss*) podría deberse a que la restauración de los cauces naturales permite que estas especies

se muevan más libremente a lo largo de los ríos y arroyos. Es probable que los salmónidos juveniles utilicen los embalses de las castoreras como sitios de refugio y alimentación, y luego de su remoción se redistribuyan a lo largo del cauce (Malison et al. 2014). Si bien no existe otra información sobre el efecto de la remoción de castoreras en la fauna íctica en el Hemisferio Sur, Niles et al. (2013) también observaron un aumento en la abundancia de *S. fontinalis* luego de la remoción de castoreras en el río Middlefork, Virginia Occidental. En este sentido, se requieren más estudios en los que se incluyan muestreos en el embalse de las castoreras.

En el presente estudio, ninguno de los sitios de muestreo se encuentra a menos de 15 km de alguna desembocadura, ya sea marina o de agua dulce. Esto explicaría que no se capturaran especies nativas de galáxidos como *G. maculatus* o *A. zebra*, ya que se suelen encontrar en cercanía a las desembocaduras de cursos de agua, tanto de lagos y lagunas como del mar por su estrategia de vida migradora (McDowall 1968, 1971). Por ejemplo, en el sector argentino de la IGTdF, se encontró a *G. maculatus* solo en cursos de agua con descarga al mar (poblaciones diádromas) y en lagos y lagunas (poblaciones encerradas) (Boy et al. 2007; Cussac et al. 2020; Rojo et al. 2020). El tipo de ambiente puede influir en la ausencia de especies de peces nativos en los sitios analizados; sin embargo, no puede descartarse el efecto de las interacciones interespecíficas, ya que se observó que los salmónidos pueden competir por los recursos o depredar sobre ellos, como en el caso de *G. maculatus* (Penaluna et al. 2009; Tagliaferro et al. 2015; Hüne et al. 2022). Las represas de *C. canadensis* representarían un tipo de interacción negativa, pudiendo afectar la migración de *G. maculatus* (que por su talla generalmente menor que 120 mm no suele superar desniveles de más de 20 cm [Vila et al. 1999; Baker 2003]) e influir en la migración río arriba de la lamprea *G. macrostoma*, como observaron Bashinskiy y Osipov (2016) en Rusia en *Eudontomyzon mariae* (Berg 1931). Si bien la ausencia de peces nativos no se puede atribuir al tipo de ambiente, a la competencia o a la depredación por parte de salmónidos, o a la fragmentación de su hábitat por las represas de *C. canadensis*, se requieren más estudios en ambientes de la IGTdF para determinar la presencia y distribución de estas especies, sobre todo en cursos de agua sin *C. canadensis*.

En general, se encontró que cada especie de salmónido estuvo asociada a un hábitat con condiciones ambientales particulares: *S. fontinalis* se asoció a ambientes con mayor velocidad de corriente; *S. trutta*, a ambientes con mayor conductividad y sólidos en suspensión, y *O. mykiss*, a ambientes con mayor caudal y profundidad. Si bien hay autores que atribuyen estas diferencias a la desigual introducción espacial para la pesca deportiva desde comienzos de la década de 1930 (Vila et al. 1999), en este caso no sería la razón más influyente, ya que la introducción de estas tres especies de salmónidos en la IGTdF (especialmente *O. mykiss* y *S. trutta*) fue en numerosos ambientes y con superposición entre ellas (Macchi and Vigliano 2014). Por ejemplo, *O. mykiss* se introdujo en las cuatro cuencas hidrográficas presentes en la isla (Figura 1). Sin embargo, el 97% de los individuos de esta especie se capturó en el sitio PIP, ubicado al suroeste del ambiente cordillerano. Lo mismo ocurre en *S. trutta*, introducida regularmente en los mismos ambientes que *O. mykiss*, pero capturada solo en el sitio SAM, al este de la zona de transición. *Salvelinus fontinalis* es un caso particular, ya que se introdujo en la zona sur de la cordillera y en la zona de transición (Macchi and Vigliano 2014), pero resultó la especie más numerosa en los sitios de muestreo. Estas diferencias sugieren una preferencia de cada especie por un ambiente en particular como así también diferencias en la capacidad de dispersión de cada especie o competencia interespecífica.

Los cambios en la dieta observados en *S. trutta* y *S. fontinalis* se deberían a una ampliación del hábitat disponible debido a la eliminación de barreras físicas, y una consecuente mayor movilidad de los individuos en el curso de agua. En este sentido, se observó que el *home range* de estas especies es de más de 300 m (Jackson 1980; Hartman and Logan 2010). Además, la restauración del cauce de los cursos de agua implicaría un cambio en la diversidad de macroinvertebrados presentes, con efectos potenciales sobre la dieta de los peces. Por ejemplo, los tricópteros —uno de los ítems que aumentó su representación en la dieta de *S. trutta* luego de la remoción de las castoreras— prefieren ambientes con mayor velocidad de corriente y mayor oxigenación (Bispo et al. 2006). El género *Chilina*, por otro lado, podría haber aumentado su contribución a la dieta de *S. trutta* luego de la remoción, ya que es un género que suele frecuentar sitios de

sustrato rocoso (Gutiérrez Gregoric et al. 2012) y las castoreras a menudo suelen producir cauces con fondos fangosos modificando la comunidad de macroinvertebrados (Niles et al. 2013). Asimismo, no se descarta una influencia ontogenética en la variación de la dieta de cada especie.

Los cambios observados en la densidad energética de *S. fontinalis* a lo largo del estudio se pueden relacionar con los cambios en la dieta antes mencionados. La disminución de su densidad energética luego de remover las castoreras se podría relacionar con la menor representación entre sus ítems alimentarios de los coleópteros, de alto valor energético (23 kJ/g) (Ciancio et al. 2007). Por el contrario, la mayor densidad energética observada en *S. trutta* después de la remoción de las castoreras no respondería a los cambios en sus ítems alimentarios, dado que disminuyó la representación de macroinvertebrados del género *Hyalella* (17 kJ/g) (Ciancio et al. 2007) y aumentó la de ítems de menor valor energético como los caracoles del género *Chilina* (4 kJ/g) (Ciancio et al. 2007) y los tricópteros (3 kJ/g) (Johnson et al. 2006). Asimismo, las condiciones ambientales también pueden influir en la densidad energética de un organismo (Rand and Hinch 1998). En este sentido, una velocidad de corriente mayor demanda mayor esfuerzo y gasto energético (Rand et al. 2006), que se refleja en un detrimento de su densidad energética si la demanda no es suplida por la dieta. Así, en el caso de *S. fontinalis*, la menor densidad energética observada luego de la remoción de las castoreras podría estar influenciada también por la restauración de la

corriente natural (mayor velocidad y mayor movilidad), con el consiguiente incremento del gasto energético, ya que esta especie se observó en sitios con mayor velocidad de corriente.

CONCLUSIÓN

En este trabajo se observó que la restauración de los ambientes estudiados no aumentó la riqueza de especies ícticas, al menos en el año del estudio. En ningún curso de agua se registraron especies nativas. Los resultados sugieren que eliminar la barrera física que constituyen las castoreras de *C. canadensis* favorecería a) una distribución más extendida de los salmónidos a lo largo del curso de agua, y b) cambios en la densidad energética y condición de los salmónidos, que podrían estar asociados en *S. trutta* a cambios en sus ítems alimentarios, y en *S. fontinalis* a cambios en su dieta o a mayores requerimientos energéticos para afrontar el aumento del caudal. No obstante, se evidencia la necesidad de más estudios que incluyan muestreos en los embalses de las castoreras de *C. canadensis*.

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a S. Rimbau, D. Aureliano, M. Rubel, P. Rodríguez, V. García, M. Granitto, J. Escobar, P. Jusim, A. González Calderón y A. Anzar por su ayuda en los muestreos y campañas. A las estancias Rolito, Pirinaica y Sara y al Parque Nacional Tierra del Fuego por los permisos para los muestreos. Este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (P-UE 2016) y por el proyecto GEF GCP/ARG/023/GFF.

REFERENCIAS

- Allan, J. D., and A. S. Flecker. 1993. Biodiversity conservation in running waters. *BioSciences* 43:32-43. <https://doi.org/10.2307/1312104>.
- Anderson, C. B., G. Martínez Pastur, M. V. Lencinas, P. K. Wallem, M. C. Moorman, and A. D. Rosemond. 2009. Do introduced North American beavers *Castor canadensis* engineer differently in southern South America? An overview with implications for restoration. *Mammal Review* 39:33-52. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2008.00136.x>.
- Anderson, C. B., M. Tagliaferro, A. Fisk, A. D. Rosemond, M. L. Sanchez, and M. T. Arts. 2020. Fatty acids elucidate sub-Antarctic stream benthic food web dynamics invaded by the North American beaver (*Castor canadensis*). *Polar Biology* 43:423-433. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02644-z>.
- Arismendi, I., B. E. Penaluna, and C. Jara. 2020. Introduced beaver improve growth of non-native trout in Tierra del Fuego, South America. *Ecology and Evolution* 10:9454-9465. <https://doi.org/10.1002/ece3.6636>.
- Baker, C. F. 2003. Effect of fall height and notch shape on the passage of inanga (*Galaxias maculatus*) and common bullies (*Gobiomorphus cotidianus*) over an experimental weir. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 37:283-290. <https://doi.org/10.1080/00288330.2003.9517166>.
- Bashinskiy, I. V., and V. V. Osipov. 2016. Beavers in Russian forest-steppe - characteristics of ponds and their impact on fishes and amphibians. *Russian Journal of Theriology* 15:34-42. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.15.1.06>.
- Bispo, P. C., L. G. Oliveira, L. M. Bini, and K. G. Sousa. 2006. Ephemeroptera, plecoptera and trichoptera assemblages from riffles in mountain streams of central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. *Brazilian Journal of Biology* 66:611-622. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000400005>.
- Borcard, D., F. Gillet, and P. Legendre. 2018. Numerical ecology with R. Springer Cham. <https://doi.org/10.1007/978->

- 3-319-71404-2.
- Boy, C. C., V. J. García, M. Granitto, P. Rodríguez, J. H. Rojo, and M. Tagliaferro. 2018. Calidad del agua e ictiofauna en arroyos fueguinos antes y después de la remoción de los diques de castor (*Castor canadensis*). Ministerio de Ciencia Tecnología e Innovación Productiva, Ushuaia, Argentina.
- Boy, C. C., E. Morriconi, and J. Calvo. 2007. Reproduction in puyen, *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae), in the southernmost extreme of distribution. *Journal of Applied Ichthyology* 23:547-554. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00842.x>.
- Boy, C. C., A. F. Pérez, D. A. Fernández, J. Calvo, and E. R. Morriconi. 2008. Energy allocation in relation to spawning and overwintering of a diadromous Puyen (*Galaxias maculatus*) population in the southernmost limit of the species distribution. *Polar Biology* 32:9-14. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0495-z>.
- Bruno Videla, P. H. 1978. Los salmónidos en Tierra del Fuego. Dirección de Intereses Marítimos.
- Chalde, T., and F. M. Llompert. 2021. Fish distribution in a southern Patagonian river invaded by Chinook salmon. *Hydrobiologia* 848:3489-3501. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04603-z>.
- Chalde, T., C. F. Nardi, and D. A. Fernández. 2019. Early warning: detection of exotic coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) by environmental DNA and evidence of establishment at the extreme south of Patagonia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 76:2343-2349. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0271>.
- Ciancio, J. E., M. A. Pascual, and D. A. Beauchamp. 2007. Energy density of Patagonian aquatic organisms and empirical predictions based on water content. *Transactions of the American Fisheries Society* 136:1415-1422. <https://doi.org/10.1577/T06-173.1>.
- Collen, P., and R. J. Gibson. 2001. The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and the subsequent effects on fish - a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10:439-461. <https://doi.org/10.1023/A:1012262217012>.
- Coronato, A., E. Mazzoni, M. Vázquez, and F. Coronato. 2017. Patagonia: una síntesis de su geografía física. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Argentina.
- Crooks, J. A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97:153-166. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970201.x>.
- Cunjak, R. A. 1996. Winter habitat of selected stream fishes and potential impacts from land-use activity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 53:267-282. <https://doi.org/10.1139/f95-275>.
- Cussac, V. E., M. E. Barrantes, C. C. Boy, K. Górski, E. Habit, M. E. Lattuca, and J. H. Rojo. 2020. New insights into the distribution, physiology and life histories of South American Galaxiid fishes, and potential threats to this unique fauna. *Diversity* 12:178-193. <https://doi.org/10.3390/d12050178>.
- Cussac, V. E., E. M. Habit, J. González, M. A. Battini, J. P. Barriga, and S. Crichigno. 2012. Los peces de agua dulce de la Patagonia: una puesta al día. P. 13. Informe Técnico, INIBIOMA, CONICET - Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
- Cussac, V. E., S. Ortubay, G. Iglesias, D. Milano, M. E. Lattuca, J. P. Barriga, M. Battini, and M. Gross. 2004. The distribution of South American galaxiid fishes: the role of biological traits and post-glacial history. *Journal of Biogeography* 31: 103-121. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.01000.x>.
- Davis, E. F., A. E. J. Valenzuela, S. Murcia, and C. B. Anderson. 2016. Habitat use by invasive North American beaver during intermediate and long-term colonization periods in Southern Patagonia. *Mastozoología Neotropical* 23:51-61.
- Domínguez, E., and H. R. Fernández. 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y Biología. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
- FAO. 2022. Evaluación final del proyecto "Fortalecimiento de la gobernanza para la protección de la biodiversidad mediante la formulación e implementación de la Estrategia Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras." Serie de evaluaciones descentralizadas, Santiago de Chile.
- Fernández, D. A., J. Ciancio, S. G. Ceballos, C. Riva-Rossi, and M. A. Pascual. 2010. Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*, Walbaum 1792) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego: the onset of an invasion. *Biological Invasions* 12:2991-2997. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9731-x>.
- García, V. J., E. R. Hotchkiss, and P. Rodríguez. 2022. Ecosystem metabolism in sub-Antarctic streams and rivers impacted by non-native beaver. *Aquatic Sciences* 84. <https://doi.org/10.1007/s00027-022-00876-1>.
- García, V. J., and P. Rodríguez. 2018. Efecto del castor en el metabolismo del perifiton y en variables limnológicas de ríos y arroyos fueguinos. *Ecología Austral* 28:593-605. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.3.0.708>.
- Gard, R. 1961. Effects of beaver on trout in Sagehen Creek, California. *The Journal of Wildlife Management* 25:221-242. <https://doi.org/10.2307/3797848>.
- Gewers, F. L., G. R. Ferreira, H. F. de Arruda, F. N. Silva, C. H. Comin, D. R. Amancio, and L. da F. Costa. 2018. Principal Component Analysis: A natural approach to data exploration. arXiv arXiv:1804.02502v2. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1804.02502>.
- Gibson, P. P., and J. D. Olden. 2014. Ecology, management, and conservation implications of North American beaver (*Castor canadensis*) in dryland streams. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24:391-409. <https://doi.org/10.1002/aqc.2432>.
- Giller, P., and L. Greenberg. 2015. The relationship between individual habitat use and diet in brown trout. *Freshwater Biology* 60:256-266. <https://doi.org/10.1111/fwb.12472>.
- Gutiérrez Gregoric, D. E., V. Núñez, and A. Rumi. 2012. Population dynamics of freshwater gastropod *Chilina fluminea*

- (Chiliniidae) in a temperate climate environment in Argentina. *The Veliger* 51:109-116.
- Hartman, K. J., and M. N. Logan. 2010. Movement and habitat use by transplanted adult brook trout in an Appalachian headwater stream. *Northeastern Naturalist* 17:357-372. <https://doi.org/10.1656/045.017.0302>.
- Henn, J. J., C. B. Anderson, and G. M. Pastur. 2016. Landscape-level impact and habitat factors associated with invasive beaver distribution in Tierra del Fuego. *Biological Invasions* 18:1679-1688. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1110-9>.
- Hrabik, T. R., M. P. Carey, and M. S. Webster. 2001. Interactions between Young-of-the-Year exotic rainbow smelt and native yellow perch in a northern temperate lake. *Transactions of the American Fisheries Society* 130:568-582. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130<0568:IBYOTY>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130<0568:IBYOTY>2.0.CO;2).
- Hüne, M., D. Haro, E. F. Davis, D. Gutiérrez, C. B. Anderson, and P. Sabat. 2022. Niche overlap in sympatric introduced trout from a southern Patagonian river: evidence from stomach contents and stable isotope analysis. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 17:304-312. <https://doi.org/10.54451/PanamJAS.17.3.304>.
- Jackson, P. D. 1980. Movement and home range of brown trout, *Salmo trutta* Linnaeus, in the Aberfeldy River, Victoria. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 31:837-845. <https://doi.org/10.1071/MF9800837>.
- Johnson, R. L., S. C. Blumenshine, and S. M. Coghlan. 2006. A bioenergetic analysis of factors limiting brown trout growth in an Ozark tailwater river. *Environmental Biology of Fishes* 77:121-132. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9059-7>.
- Johnston, C. A., and R. J. Naiman. 1990. The use of a geographic information system to analyze long term landscape alteration by beaver. *Landscape Ecology* 4:5-19. <https://doi.org/10.1007/BF02573947>.
- Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386. <https://doi.org/10.2307/3545850>.
- Keller, R. P., J. Geist, J. M. Jeschke, and I. Kühn. 2011. Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. *Environmental Sciences Europe* 23:23. <https://doi.org/10.1186/2190-4715-23-23>.
- Lizarralde, M. S. 1993. Current status of the introduced beaver (*Castor canadensis*) population in Tierra del Fuego, Argentina. *Ambio* 22:351-358.
- Lokteff, R. L., B. B. Roper, and J. M. Wheaton. 2013. Do Beaver dams impede the movement of Trout? *Transactions of the American Fisheries Society* 142:1114-1125. <https://doi.org/10.1080/00028487.2013.797497>.
- Lucas, A. 1996. *Bioenergetics of Aquatic Animals*. Taylor and Francis, London, United Kingdom.
- Macchi, P. J., and P. H. Vigliano. 2014. Salmonid introduction in Patagonia: the ghost of past, present and future management. *Ecología Austral* 24:162-172. <https://doi.org/10.25260/EA.14.24.2.0.19>.
- Malison, R. L., M. S. Lorang, D. C. Whited, and J. A. Stanford. 2014. Beavers (*Castor canadensis*) influence habitat for juvenile salmon in a large Alaskan river floodplain. *Freshwater Biology* 59:1229-1246. <https://doi.org/10.1111/fwb.12343>.
- Martínez Pastur, G., M. V. Lencinas, J. Escobar, P. Quiroga, L. Malmierca, and M. S. Lizarralde. 2006. Understorey succession in areas of *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego (Argentina) affected by *Castor canadensis*. *Applied Vegetation Science* 9:143-154. [https://doi.org/10.1658/1402-2001\(2006\)9\[143:USINFI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1402-2001(2006)9[143:USINFI]2.0.CO;2).
- McDowall, R. M. 1968. *Galaxias maculatus* (Jenyns), the New Zealand whitebait. Fisheries Research Division, Marine Dept., Wellington.
- McDowall, R. M. 1971. Fishes of the family Aplochitonidae. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 1:31-52. <https://doi.org/10.1080/03036758.1971.10419354>.
- McIntosh, A. R., C. R. Townsend, and T. A. Crowl. 1992. Competition for space between introduced brown trout (*Salmo trutta* L.) and a native galaxiid (*Galaxias vulgaris* Stokell) in New Zealand stream. *Journal of Fish Biology* 41:63-81. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb03170.x>.
- Moorman, M. C., D. B. Eggleston, C. B. Anderson, A. Mansilla, and P. Szejner. 2009. Implications of beaver *Castor canadensis* and trout introductions on native fish in the Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. *Transactions of the American Fisheries Society* 138:306-313. <https://doi.org/10.1577/T08-081.1>.
- Naiman, R. J., J. M. Melillo, and J. E. Hobbie. 1986. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). *Ecology* 67:1254-1269. <https://doi.org/10.2307/1938681>.
- Nardi, C. F., J. Sánchez, D. A. Fernández, M. Á. Casalnuovo, J. H. Rojo, and T. Chalde. 2020. Detection of lamprey in Southernmost South America by environmental DNA (eDNA) and molecular evidence for a new species. *Polar Biology* 43:369-383. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02640-3>.
- Niles, J. M., K. J. Hartman, and P. Keyser. 2013. Short-term effects of Beaver dam removal on Brook Trout in an Appalachian headwater stream. *Northeastern Naturalist* 20:540-551. <https://doi.org/10.1656/045.020.0317>.
- Oliva, G., L. González, and P. Rial. 2001. El ambiente en la Patagonia Austral. Pp. 17-80 en P. Borrelli, and G. Oliva (eds.). *Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral*. Ediciones INTA, Río Gallegos, Argentina.
- Penaluna, B. E., I. Arismendi, and D. Soto. 2009. Evidence of interactive segregation between introduced trout and native fishes in northern patagonian rivers, Chile. *Transactions of the American Fisheries Society* 138:839-845. <https://doi.org/10.1577/T08-134.1>.
- Premoli, A. C., M. A. Aizen, T. Kitzberger, and E. Raffaele. 2006. Situación ambiental en los bosques andino patagónicos. Pp. 281-290 en A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi and J. Corcuera (eds.). *La Situación Ambiental Argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Rand, P. S., and S. G. Hinch. 1998. Swim speeds and energy use of up-river migrating sockeye salmon: simulating metabolic power and assessing risk of energy depletion. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 1832-1841. <https://doi.org/10.1139/f98-068>.

- Rand, P. S., S. G. Hinch, J. Morrison, M. G. G. Foreman, M. J. MacNutt, J. S. Macdonald, M. C. Healey, A. P. Farrell, and D. A. Higgs. 2006. Effects of river discharge, temperature, and future climates on energetics and mortality of adult migrating Fraser River Sockeye salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* 135:655-667. <https://doi.org/10.1577/T05-023.1>.
- Riva-Rossi, C., D. A. Barrasso, C. F. Baker, A. P. Quiroga, C. Baigún, and N. G. Basso. 2020. Revalidation of the Argentinian pouched lamprey *Geotria macrostoma* (Burmeister, 1868) with molecular and morphological evidence. *PLoS ONE* 15:e0233792. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233792>.
- Rojo, J. H., P. Rodríguez, and C. C. Boy. 2020. Morphological differentiation in the widespread fish *Galaxias maculatus*: do darker environments imply bigger eyes? *Hydrobiologia* 847:2863-2872. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04278-y>.
- Saunders, D. L., J. J. Meeuwig, and C. J. Vincent. 2002. Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conservation Biology* 16:30-41. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.99562.x>.
- Schiavini, A., M. L. Carranza, G. Deferrari, J. Escobar, L. Malmierca, and A. G. Pietrek. 2016. Erradicación de especies invasoras: ciencia, actitud y entendimiento. El castor en Tierra del Fuego. *Mastozoología Neotropical* 23:279-288.
- Simberloff, D., and B. Von Holle. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1:21-32. <https://doi.org/10.1023/A:1010086329619>.
- Stuart, R. E., T. Ingram, and G. P. Closs. 2023. Growth and diet of inanga (*Galaxias maculatus*) within a small New Zealand coastal pond system. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 57:88-103. <https://doi.org/10.1080/00288330.2021.1968009>.
- Tagliaferro, M., I. Arismendi, J. Lancelotti, and M. Pascual. 2015. A natural experiment of dietary overlap between introduced rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and native puyen (*Galaxias maculatus*) in the Santa Cruz River, Patagonia. *Environmental Biology of Fishes* 98:1311-1325. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0360-6>.
- Traba, R., and C. Ríos Cardoza. 1985. Nota sobre la dieta de *Salmo trutta* (L.) en Tierra del Fuego, Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia* 16:87-90.
- Vila, I., L. S. Fuentes, and M. Saavedra. 1999. Ictiofauna en los sistemas límnicos de la Isla Grande, Tierra del Fuego, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72:273-284.
- Washko, S., N. Willby, and A. Law. 2022. How beavers affect riverine aquatic macroinvertebrates: a review. *PeerJ* 10:e13180. <https://doi.org/10.7717/peerj.13180>.