

**ROL TRÓFICO DE LA BALLENA JROBADA, *MEGAPTERA*
NOVAEANGLIAE (BOROWSKI, 1781), Y CARACTERIZACIÓN DE LA RED
TRÓFICA EN EL ÁREA MARINA COSTERA PROTEGIDA FRANCISCO
COLOANE, ESTRECHO DE MAGALLANES, CHILE**



Tesis
Entregada a La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De

Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad De Ciencias

Por

DANIELA PAZ HARO DÍAZ

Enero, 2019

Director de Tesis: Dr. Pablo Sabat K.

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por la candidata

DANIELA PAZ HARO DÍAZ

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 21 de Diciembre de 2018

Director de Tesis:

Dr. Pablo Sabat

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Ramiro Bustamante

Dr. Elie Poulin

Dra. Maritza Sepúlveda



Daniela Paz Haro Díaz

Nació en Punta Arenas en 1983. Es Bióloga Marina de la Universidad Austral de Chile. Desde el año 2008 se ha dedicado al estudio de los mamíferos marinos principalmente en las regiones de Aysén y Magallanes. En 2013 obtuvo el grado de Magíster en Ciencias en la Universidad de Magallanes, donde inició su investigación sobre la alimentación de la ballena jorobada en el Área Marina Francisco Coloane, estrecho de Magallanes. Desde el año 2017 trabaja como investigadora en el Centro Bahía Lomas de la Universidad Santo Tomás. Sus intereses de investigación se centran en ecología trófica y grandes depredadores.

Agradecimientos

Esta Tesis fue realizada con el apoyo económico de la Beca de Doctorado Nacional de la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICYT). Se agradece el apoyo económico de The Rufford Foundation para las salidas a terreno para la obtención de las muestras biológicas de esta Tesis.

Agradezco a las empresas Expedición FitzRoy y Whalesound Ltda. por su ayuda en la logística para la obtención de muestras, se agradece a don Juan Jose Salas, Roberto Mansilla y Francisco Martinez, y un agradecimiento especial a Juan Capella por toda su ayuda y por las muestras compartidas. Se agradece a Hugo Cardenas y a toda la tripulación de MaryPaz II por las salidas realizadas al Área Francisco Coloane para la obtención de muestras. Un especial agradecimiento a Carlos Lopez y Sergio Martinez por el material enviado para coleccionar muestras de piel de ballenas. Se agradece a Anelio Aguayo, Jorge Acevedo, Sergio Cornejo, Benjamin Caceres, Fernanda Ojeda, Mateo Caceres y Mathias Hüne por la ayuda en el trabajo de terreno y en la obtención de muestras.

Un especial agradecimiento a los colegas Mexicanos, Dr. Francisco Arrguin-Sanchez, Dr. Manuel Zetina-Rejon y Dr. Juan Carlos Hernandez-Padilla, por la estancia en La Paz, sus enseñanzas y ayuda en la construcción del modelo de este estudio. Se agradece a Dr. Sergio Neira por su ayuda, tiempo y paciencia en la construcción del modelo y en la interpretación de resultados. Se agradece a Cristian Vargas por su ayuda y por la información entregada sobre recursos pesqueros en la zona de estudio.

Agradezco la ayuda de mi Tutor Dr. Pablo Sabat a lo largo de todos estos años, por su tiempo y enseñanzas. Se agradece a Andres Sazo y a todos mis compañeros de Laboratorio. Se agradece la ayuda, correcciones y sugerencias de Dra. Maritza Sepulveda, Dr. Ramiro Bustamante y Dr. Ellie Poulin.

Agradezco a Celinda, Hernan, Camila, Armando, Mathias, Blanca y Ercira por todo el apoyo y ayuda a lo largo de estos años.

ÍNDICE DE MATERIAS

INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPÍTULO I: Análisis ontogénico y estacional de la dieta y del nicho isotópico de las ballenas jorobadas (<i>Megaptera novaeangliae</i>) en el estrecho de Magallanes.....	24
CAPÍTULO II: Rol trófico de la ballena jorobada (<i>Megaptera novaeangliae</i>) en el área de alimentación del estrecho de Magallanes, Chile.....	68
CAPÍTULO III: Estructura de la red trófica pelágica en el Área Marina Francisco Coloane, estrecho de Magallanes, Chile: aproximación al rol del langostino (<i>Munida gregaria</i>) y la sardina (<i>Sprattus fuegensis</i>).....	121
CONCLUSIONES GENERALES	155

LISTA DE TABLAS

CAPÍTULO I

Tabla 1. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de individuos juveniles y adultos de ballena jorobada en las tres temporadas de estudio en el área de alimentación de estrecho de Magallanes.

Tabla 2. Contribución de cada presa en la dieta de individuos juveniles y adultos de ballenas jorobadas en las distintas temporadas de alimentación analizadas en el estrecho de Magallanes.

Tabla 3. Área de la elipse estándar corregida para números bajos de muestras (SEA_C) y área de la elipse estándar Bayesiana (SEA_B) para individuos juveniles y adultos de ballenas jorobadas y durante los meses de verano y otoño en las tres temporadas de estudio en el estrecho de Magallanes. Probabilidades obtenidas con inferencia Bayesiana de que el área de la elipse estándar de un grupo (G1) sea mayor que la de otro grupo (G2), diferencias significativas se muestran en negrita.

Tabla 4. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de ballenas jorobadas que se alimentaron en los meses de verano y en otoño en las tres temporadas de estudio en el estrecho de Magallanes.

Tabla 5. Contribución de cada presa en la dieta de las ballenas jorobadas durante las estaciones de verano y otoño en los distintos años analizados en el estrecho de Magallanes.

ANEXO 1. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las presas de ballena jorobada en las tres temporadas de estudio en el estrecho de Magallanes.

CAPÍTULO II

Tabla 1. Valores de los índices estructurales estimados para cada grupo funcional del modelo trófico del Área Marina Francisco Coloane.

Tabla 2. Mortalidad por depredación (año^{-1}). Depredadores más importantes de las presas de la ballena jorobada son presentados en negrita.

Tabla 3. Índices funcionales e indicadores ecológicos de cada grupo funcional. Valores de los grupos en el modelo inicial y valores luego de la remoción (final) de las ballenas jorobadas del ecosistema del Área Marina Francisco Coloane.

ANEXO 1. Valores de los parámetros de entrada del modelo del ecosistema del Área Marina Francisco Coloane. Valores en negrita fueron estimados por el programa Ecopath.

ANEXO 2. Fuentes y referencias de los parámetros de entrada de cada grupo funcional del modelo trófico del Área Marina Francisco Coloane en el estrecho de Magallanes.

ANEXO 3. Detalle de la estimación de los parámetros P/B y Q/B y de los índices funcionales de los grupos considerados en el modelo trófico del ecosistema del Área Marina Francisco Coloane.

ANEXO 4. Resultados del análisis de contenido estomacal de peces ($n = 14$) considerados en el modelo trófico. %N corresponde al porcentaje numérico con respecto al total de ítem presas, P es el peso en gramos, % P es el porcentaje en peso, %FO corresponde al porcentaje de frecuencia ocurrencia, IRI es el índice de importancia relativa y %IRI es el porcentaje de importancia relativa.

CAPÍTULO III

Tabla 1. Nivel trófico e índices funcionales de cada grupo del ecosistema en Francisco Coloane.

Tabla 2. Flujos relativos ($t\ km\ año^{-1}$) en cada nivel trófico discreto en el ecosistema de Francisco Coloane, según lo propuesto por Christensen y col. (2000).

Tabla 3. Indicadores ecológicos e índices de flujos en el ecosistema del Área Marina Francisco Coloane.

Tabla 4. Matriz de dieta de los grupos funcionales del ecosistema. Depredadores y presas de langostinos y sardina son presentados en negrita.

LISTA DE FIGURAS

INTRODUCCIÓN GENERAL

Figura 1. Flujos de energía en los ecosistemas marinos. Flechas grises indican el flujo del control *bottom up*, flechas negras demuestran el flujo del control *top down* y flechas blancas señalan el control *wasp waist*. Figura modificada de Cury y col. (2003).

Figura 2. Distribución y migración de la población de ballenas jorobadas del Pacífico suroriental. Línea roja indica migración de ballenas que se alimentan en el estrecho de Magallanes. Líneas azules señalan migración de ejemplares que se alimentan en península Antártica. Figura modificada de Fleming & Jackson 2011.

CAPÍTULO I

Figura 1. Área de estudio. Ubicación geográfica del Área Marina Costera Protegida Francisco Coloane en el estrecho de Magallanes, Chile (A). Área Marina Francisco Coloane (B).

Figura 2. Contribución de las presas estimada por el modelo MixSIAR (intervalos de credibilidad de 95,75 y 50%) en la dieta de los individuos juveniles (A) y adultos (B) el año 2011 en el estrecho de Magallanes.

Figura 3. Contribución de las presas estimada por el modelo MixSIAR (intervalos de credibilidad de 95,75 y 50%) en la dieta de los individuos juveniles (A) y adultos (B) el año 2012 en el estrecho de Magallanes.

Figura 4. Contribución de las presas estimada por el modelo MixSIAR (intervalos de credibilidad de 95,75 y 50%) en la dieta de los individuos juveniles (A) y adultos (B) en la temporada de alimentación 2016/17 en el estrecho de Magallanes.

Figura 5. Área de la elipse estándar (SEA_C) de juveniles (rojo) y adultos (negro) de ballena jorobada en el estrecho de Magallanes en el año 2011.

Figura 6. Área de la elipse estándar (SEA_C) de juveniles (rojo) y adultos (negro) de ballena jorobada en el estrecho de Magallanes en el año 2012.

Figura 7. Área de la elipse estándar (SEA_C) de juveniles (rojo) y adultos (negro) de ballena jorobada en el área de alimentación del estrecho de Magallanes en la temporada 2016/2017.

Figura 8. Contribución de las presas estimada por el modelo MixSIAR (intervalos de credibilidad de 95,75 y 50%) en la dieta de las ballenas en verano (A) y en otoño (B) el año 2011 en el estrecho de Magallanes.

Figura 9. Contribución de las presas estimada por el modelo MixSIAR (intervalos de credibilidad de 95,75 y 50%) en la dieta de las ballenas jorobadas en los meses de verano (A) y en otoño (B) el año 2012 en el estrecho de Magallanes.

Figura 10. Contribución de las presas estimada por el modelo MixSIAR (intervalos de credibilidad de 95,75 y 50%) en la dieta de las ballenas en verano (A) y en otoño (B) la temporada 2016/17 en el estrecho de Magallanes.

Figura 11. Área de la elipse estándar (SEA_C) de las ballenas jorobadas en los meses de verano (rojo) y en otoño (negro) durante el año 2011 en el estrecho de Magallanes.

Figura 12. Área de la elipse estándar (SEA_C) de las ballenas jorobadas en los meses de verano (rojo) y en otoño (negro) durante el año 2012 en el estrecho de Magallanes.

Figura 13. Área de la elipse estándar (SEA_C) de las ballenas jorobadas en los meses de verano (rojo) y en otoño (negro) durante la temporada 2016/17 en el estrecho de Magallanes.

CAPÍTULO II

Figura 1. Impactos tróficos de los mamíferos marinos sobre los grupos funcionales del modelo del Área Marina Francisco Coloane.

Figura 2. Porcentaje de mortalidad de las presas de la ballena jorobada, atribuido a sus diferentes depredadores en el Área Marina Francisco Coloane.

Figura 3. Porcentaje de consumo de las presas de la ballena jorobada realizado por los distintos grupos funcionales del sistema.

Figura 4. (A) Disminución y (B) aumento de la biomasa relativa de los grupos funcionales del Área Marina Francisco Coloane con la remoción de la ballena jorobada del ecosistema.

Figura 5. Cambios en la biomasa relativa de las presas de la ballena al remover a la ballena jorobada del ecosistema de Francisco Coloane.

CAPÍTULO III

Figura 1. Diagrama de flujos del ecosistema del Área Marina Francisco Coloane. Los grupos se distribuyen en el eje vertical de acuerdo a su nivel trófico. El tamaño de los círculos es proporcional a la biomasa de los grupos funcionales. En azul los grupos de langostino y sardina.

Figura 2. Impactos tróficos ejercidos por los langostinos y la sardina sobre los otros grupos funcionales del ecosistema de Francisco Coloane.

Figura 3. Aumento y disminución en la biomasa relativa de los grupos funcionales del ecosistema, en los tres escenarios de control de flujos simulados para langostino (A) y sardina (B). Vulnerabilidades 1 (control *bottom up*), 2 (control trófico mixto) y 3 (control *top down*).

CONCLUSIONES GENERALES

Figura 1. Relación teórica entre la capacidad de auto-organización de un ecosistema con respecto al cambio en su orden. El círculo negro indica la tasa de ascendencia relativa (A/C) original del ecosistema en Francisco Coloane y el círculo blanco indica la tasa (A/C) luego de la remoción de las ballenas. Figura modificada de Arreguín-Sánchez (2014).

INTRODUCCIÓN GENERAL

La ecología es una ciencia que estudia las interacciones entre los organismos que constituyen una comunidad biológica, y que tiene como objetivos establecer los procesos que determinan la distribución y abundancia de los organismos (Krebs 2000). Un tema central en ecología es entender como las interacciones ecológicas influyen en la estructura de las comunidades (Menge 2004). En este sentido, Witman y col. (2004) indican que la estructura de las comunidades marinas es el reflejo de la integración de procesos ecológicos y evolutivos operando en diferentes escalas espaciales y temporales.

Tradicionalmente, los estudios sobre ecología de comunidades marinas se han focalizado en zonas bentónicas intermareales y submareales, debido principalmente al tamaño pequeño de los organismos, a su mayor abundancia y a su escasa movilidad (Menge 2004). Este tipo de estudios, han demostrado la importancia de interacciones biológicas, tales como competencia, depredación y mutualismo, sobre la estructura y dinámica de las comunidades. Así, se ha sugerido que la depredación es una de las interacciones clave en los ecosistemas (Martínez 1991), afectando directamente la distribución, abundancia y comportamiento de los organismos (MacArthur 1955). Asimismo, Morin (1999) señala que interacciones directas, como la competencia y la depredación, producen efectos indirectos en otras especies. En particular, el efecto ecológico llamado *cascada trófica*, demuestra como un depredador puede influir en la abundancia de los organismos de niveles tróficos inferiores a los que consume, ya que las cascadas tróficas corresponden a interacciones depredador-presa transmitidas a través de más de un nivel trófico en la cadena alimentaria (Paine 1980, Polis y col. 2000).

Respecto a las interacciones tróficas entre las especies que constituyen las comunidades, un concepto que caracteriza estos patrones de interacción es el de *redes tróficas*, que a su vez da fundamento al concepto de ecosistema dando cuenta del flujo de energía y materia en los

ecosistemas (Schindler y col. 1997, Arim y col. 2007). Así, las redes o tramas tróficas son modelos del flujo de energía y materia en las comunidades, que resultan de las interacciones consumidor-recurso (Vanni y col. 2004).

Los primeros diagramas tróficos para describir las interacciones dentro de las comunidades fueron realizados en la década de 1920 por Charles Elton (Elton 1927, Morin 1999). Sin embargo, fue Raymond Lindeman en la década de 1940, quien basándose en los estudios de C. Elton (Fretwell 1987) y utilizando los principios de la termodinámica para comprender el funcionamiento del ecosistema, introdujo los conceptos de cadena trófica, redes tróficas, eficiencia de transferencia ecológica y pirámides de energía (Lindeman 1942, Christensen 2013). Posteriormente, Lindeman (1942) propuso un modelo del ciclo de nutrientes expresado como flujos de energía e inició los estudios a nivel de ecosistema, los que fueron seguidos por los primeros estudios de redes tróficas iniciados por Pimm & Lawton (1977), Cohen (1978) y May (1981), entre otros. Estos estudios, que básicamente se centraron en la cuantificación de la abundancia y biomasa de los organismos, tendían a sobreestimar el rol de las especies que conforman un ecosistema. En las últimas décadas, con el objetivo de ampliar el entendimiento de la estructura trófica en los ambientes marinos, se ha utilizado información sobre estimaciones de flujos de energía, productividad biológica, y en ciertos casos, el tamaño (o masa) corporal de los organismos (Trites y col. 1999, Jacob 2005, Brose y col. 2005).

Existe una amplia gama de enfoques teóricos y metodológicos para estudiar redes tróficas (Walters y col. 1997, Arim y col. 2007, Plagányi 2007). Una aproximación básica es el análisis de las interacciones entre pocas especies o entre pares de especies, el que implica una escala espacial reducida. Una segunda aproximación es el análisis de módulos o grupos tróficos, que abarca el estudio de especies que presentan fuertes interacciones entre sí (e.g. depredación intragremio, competencia, cascadas tróficas) (Holt & Polis 1997). En esta aproximación, también se debería considerar el estudio de una cadena trófica en particular. Por último, el

análisis más completo es el estudio de la red trófica completa, el que considera todas las especies de la comunidad y sus interacciones. En este sentido, Martínez (1992) señaló que para una adecuada caracterización de una red alimentaria, se deben analizar el número de especies y el de interacciones tróficas entre ellas, para lo cual es necesario conocer la composición de la dieta de los organismos, permitiendo establecer de manera correcta el número de interacciones en un determinado ecosistema.

El estudio de la ecología trófica, tanto a nivel autoecológico (dieta de una especie focal) como comunitario (interacciones tróficas) también ha sido realizado desde distintas aproximaciones. Entre los métodos tradicionales se encuentran las observaciones directas de los hábitos de alimentación, el estudio de la dieta de animales en cautiverio, el análisis de fecas y el análisis de contenido estomacal (e.g. Cherel & Kooyman 1998, Smith & Whitehead 2000, Carpentieri y col. 2006, Acevedo y col. 2011). Sin embargo, la observación directa y el análisis de fecas son métodos difíciles de realizar en organismos marinos, y por su parte, los estudios en cautiverio no indican la composición de la dieta en el ambiente natural. En cuanto al análisis de contenido estomacal, si bien indica la dieta de un organismo en un tiempo y lugar determinado (Vander Zanden & Rassmussen 2001), se limita a entregar información de la composición reciente de la dieta, generando un sesgo de los resultados sobre el total de las presas consumidas. Por otra parte, existen metodologías que permiten inferir las relaciones tróficas en diferentes escalas de organización, como son el uso de ácidos grasos biomarcadores (Grahl-Nielsen & Mjaavatten 1991, Budge y col. 2006) y el análisis de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) (Minagawa & Wada 1984, Post 2002, Martínez del Río y col. 2009). El análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno ha demostrado ser una herramienta útil en estudios de dieta y relaciones tróficas de diversas especies, así como también en la estimación de patrones de migración y dinámica de nicho trófico de los organismos (Hobson y col. 1996, Post 2002,

Newsome y col. 2007, Sabat y col. 2013, Sepúlveda y col. 2017). El uso de isótopos estables posee ventajas frente a las técnicas tradicionales permitiendo estimar el número de niveles tróficos presentes en la red trófica y detectar diferencias en las señales isotópicas de organismos de un mismo nivel, lo cual podría indicar diferentes vías de transferencia de energía y/o variabilidad en la dieta dentro de una población (Fry 1988, Hobson y col. 1992, Jacob 2005). Además, se ha propuesto utilizar las proporciones isotópicas para estimar el denominado “nicho isotópico” de los organismos como una manera de aproximarse a la dimensión trófica del nicho ecológico (Layman *et al.* 2007, Newsome *et al.* 2007), al evaluar la dimensión scenopoética (e.g. hábitat de forrajeo) del nicho a través del análisis de $\delta^{13}\text{C}$ y los aspectos bionómicos del nicho (i.e. la posición de un consumidor en una red trófica) mediante el análisis de $\delta^{15}\text{N}$ (Post 2002, Newsome y col. 2007).

Respecto a los flujos de energía en los ecosistemas marinos, se han descrito tres tipos de flujos que ejercen un mecanismo de control en la trama trófica (Matson & Hunter 1992). Por un lado, muchos ecosistemas marinos presentan un mayor número de especies en los niveles tróficos inferiores (e.g. fitoplancton), respecto a los niveles superiores, los cuales a través de su abundancia ejercen un control de abajo a arriba (*bottom up*) sobre sus depredadores (Pace y col. 1999, Frederiksen y col. 2006). Por el contrario, en otros sistemas existe un control de arriba abajo (*top down*) ejercido por depredadores (e.g. peces, aves y mamíferos marinos) sobre sus presas, el que implica que la estructura y dinámica de ese ambiente está determinada por la depredación de estos grandes organismos, incluyéndose en este control el efecto antrópico ejercido por las pesquerías (Bowen 1997, Pace y col. 1999). Por último, un tercer control denominado cintura de avispa (*wasp waist*) ha sido indicado para sistemas marinos productivos, en los cuales existe un nivel trófico intermedio fundamental, el que está dominado por una o pocas especies que controlan la abundancia de los niveles tróficos inferiores y superiores, al ser

un vínculo entre ambos niveles (Cury y col. 2000, Cury y col. 2003, Hunt & McKinnell 2006) (Figura 1).

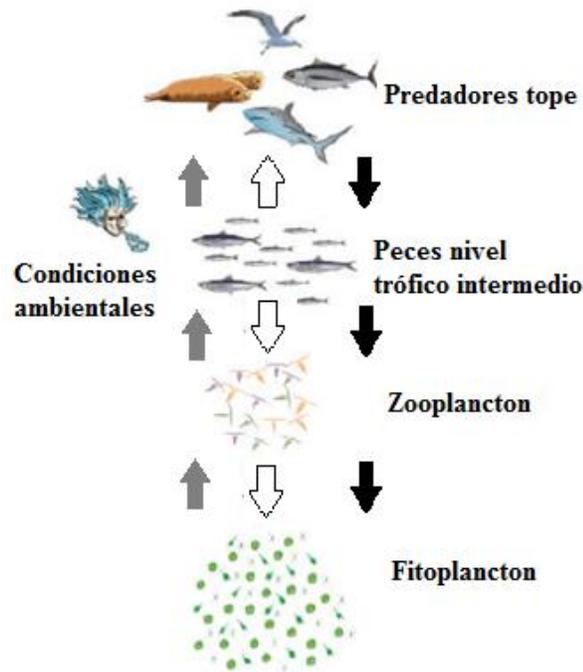


Figura 1: Flujos de energía en los ecosistemas marinos. Flechas grises indican el flujo del control *bottom up*, flechas negras demuestran el flujo del control *top down* y flechas blancas señalan el control *wasp waist*. Figura modificada de Cury y col. (2003).

El control que ejerce una especie sobre la abundancia de otras especies del ecosistema, ha sido analizado bajo el concepto de especie clave. Si bien existen diversas definiciones para este concepto, una especie clave es aquella con efectos significativos en la abundancia de otras especies y en la estructura de la red trófica (Paine 1966, Power y col. 1996). La propiedad de especie clave no sería intrínseca de la especie, sino una propiedad de la función que esa especie juega en una comunidad o ecosistema determinado. En este sentido, respecto a la función o el rol de los distintos grupos de organismos que componen las tramas tróficas marinas, se ha

documentado que especies constituyentes del zooplancton como eufáusidos y langostinos, tienen un rol pelago-bentónico, ya que transportan materia orgánica hacia el bentos a través de sus fecas y de su migración vertical, y un rol en la estructura de la red trófica debido a la transferencia de energía a los niveles tróficos superiores (Antezana 1999, Schnack-Schiel & Isla 2005, Vinuesa & Varisco 2007, Hamame & Antezana 2010). Asimismo, para peces pelágicos pequeños que presentan un posición central en las redes alimentarias, se ha indicado que son un enlace trófico entre el zooplancton y los grandes depredadores, incluyendo aves y mamíferos marinos (Cury y col. 2000, Frederiksen y col. 2006, Mintenbeck 2008). Por su parte, existe evidencia que indica que los depredadores tope, tales como los mamíferos marinos, inciden significativamente sobre la dinámica y estructura de las comunidades (Bowen 1997), modificando directamente la abundancia de sus presas e indirectamente la abundancia de otros organismos, ya sea por competencia, depredación o por consumir especies clave en los ecosistemas (Trites 2009). No obstante, el rol ecológico de mamíferos marinos como los cetáceos no se limitaría a su influencia como depredadores, sino que además ejercerían un efecto *bottom up* en los ecosistemas donde se alimentan, ya que juegan un rol importante en el reciclado y transporte de nutrientes, y en el ciclo del carbono a través de la defecación (Katona & Whitehead 1988, Lavery y col. 2010, Bombosch 2013, Doughty y col. 2016).

El rol de los grandes organismos en los ecosistemas marinos, a través de interacciones como la depredación, competencia o mediante la incorporación y transferencia de nutrientes, ha sido poco examinado (Hucke 2004, Ballance y col. 2006). Como resultado, el conocimiento obtenido sobre los patrones y procesos que ocurren en dichos ambientes puede resultar sesgado (Estes & Peterson 1998). En este sentido, una aproximación para la determinación de la función de los organismos, es el estudio del nicho ecológico, el cual según lo indicado por C. Elton representa el rol trófico de las especies (Leibold 1995). Si bien en la actualidad hay diferentes conceptos de nicho que enfatizan distintos aspectos ecológicos de los organismos, se considera el nicho

ecológico como un hipervolumen de n dimensiones (Hutchinson 1957, Newsome y col. 2007). Por otra parte, otra aproximación para determinar la función de los organismos, son los modelos ecosistémicos utilizados para cuantificar y describir las interacciones tróficas, los cuales han permitido estimar la función de organismos, tales como peces pelágicos y mamíferos marinos (Cury y col. 2000, Morissette y col. 2006, Morissette y col. 2010).

En la actualidad existe una amplia gama de modelos que permiten caracterizar la estructura y funcionamiento de los ecosistemas marinos, no obstante un enfoque muy utilizado es el enfoque Ecopath modificado por Christensen & Pauly (1992) para la estimación de flujos de energía en términos de biomasa entre los grupos funcionales (especies o grupos de especies) en un ecosistema marino. Actualmente, existe además un modelo dinámico de simulación en el tiempo llamado Ecosim (Walters y col. 1997) y un modelo espacial denominado Ecospace (Walters y col. 1999). Estos enfoques son relativamente sencillos de parametrizar y proporcionan una visión general de las interacciones dentro de la trama trófica. Este tipo de modelos ha permitido conocer la función que ejercen en el ecosistema distintos organismos (Duarte & García 2004, Morissette y col. 2006, Riofrío-Lazo y col. 2013).

En los últimos años, el estudio del rol de las grandes ballenas en los ecosistemas ha recibido gran atención (Clapham y col. 2007, Gerber y col. 2009), siendo cada vez más frecuente la aplicación de modelos para comprender la complejidad de las redes tróficas en las cuales intervienen los cetáceos así como sus interacciones tróficas (Aydin & Mueter 2007, Gerber y col. 2009). Poco se sabe sin embargo, sobre las consecuencias ecológicas de la caza de ballenas sobre las redes alimentarias (Katona & Whitehead 1988, Springer y col. 2003), aunque la evidencia sugiere que los ecosistemas marinos habrían experimentado un cambio dramático en su estructura como resultado de la eliminación de estos organismos (Pauly y col. 2002). Con la excepción de trabajos puntuales, tales como el reportado por Estes y col. (1998) sobre el efecto de las orcas (*Orcinus orca*) en la estructura de una comunidad al depredar sobre las nutrias

(*Enhydra lutris*); el estudio de Punt & Butterworth (1995) sobre las interacciones tróficas entre lobos marinos (*Arctocephalus pusillus*) y merluzas, y trabajos recientes que determinan la función de algunas especies de mamíferos marinos (e.g. Morissette y col. 2006, Morissette y col. 2010, Riofrío-Lazo y col. 2013, Sepúlveda y col. 2016), el rol de los mamíferos marinos en la estructura de las redes tróficas, aún no ha sido claramente determinado (Bowen 1997, Yodzis 2001, Ballance y col. 2006).

En esta Tesis, se estudió la ecología trófica de la población de ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) que se alimenta en el Área Marina Francisco Coloane en el estrecho de Magallanes. Se examinaron factores intrínsecos (i.e. clase etaria) y extrínsecos (i.e. estacionalidad) que influirían en la posición y amplitud de nicho isotópico de la población, analizando la composición de la dieta de las ballenas mediante modelos de mezcla y el área de nicho isotópico mediante elipses estándar (Capítulo 1). Posteriormente, se evaluó el rol trófico que ejercen los grandes cetáceos en sus áreas de alimentación, evaluando el rol que ejerce la ballena jorobada en la trama trófica del estrecho de Magallanes. Para ello, se construyó un modelo trófico con balance de masas de la red trófica de Francisco Coloane, analizando el rol de la ballena como depredador en ese sistema, y su rol en la estructura de la red mediante la estimación de índices de análisis de red y simulaciones de cambios de biomasa (Capítulo 2). Finalmente, se caracterizó la estructura de la red trófica de Francisco Coloane en términos de flujos de energía y de interacciones tróficas entre los grupos funcionales. Se examinó el rol del langostino (*Munida gregaria*) y de la sardina (*Sprattus fuegensis*), presas importantes de grandes depredadores en el área de estudio, mediante simulaciones de distintos controles de flujos de energía, y a través de índices de especie clave y de centralidad (Capítulo 3).

Modelo de estudio

En los primeros Capítulos se utilizó como modelo de estudio la ballena jorobada (*M. novaeangliae*), especie cosmopolita que presenta un ciclo migratorio anual, reproduciéndose durante los meses de invierno en zonas tropicales y sub-tropicales, y alimentándose durante verano y principios de otoño en aguas de altas latitudes (Chittleborough 1965, Mackintosh 1965, Dawbin 1966). Su alimentación generalista está compuesta por presas constituyentes del zooplancton y del necton (Tomilin 1967, Winn & Reichley 1985, Clapham & Mead 1999), y su dieta varía según la zona geográfica, existiendo áreas donde consume principalmente zooplancton (Tomilin 1967) y zonas en donde se alimenta de zooplancton y peces (Witteveen y col. 2012).

La población de ballenas jorobadas del Pacífico suroriental (Figura 2) se alimenta principalmente en la costa oeste de península Antártica (Mackintosh 1965), sin embargo, en el estrecho de Magallanes principalmente en las aguas del Área Marina Costera Protegida Francisco Coloane, parte de esta población de ballenas se alimenta anualmente en los meses de verano y principios de otoño (Gibbons y col. 1998, Gibbons y col. 2003, Acevedo y col. 2006). La dieta en esta zona estaría compuesta de eufáusidos (*Euphausia lucens*), langostinos (*M. gregaria*) y sardinas (*S. fuegensis*) (Gibbons y col. 2003, Acevedo y col. 2011, Haro y col. 2016).

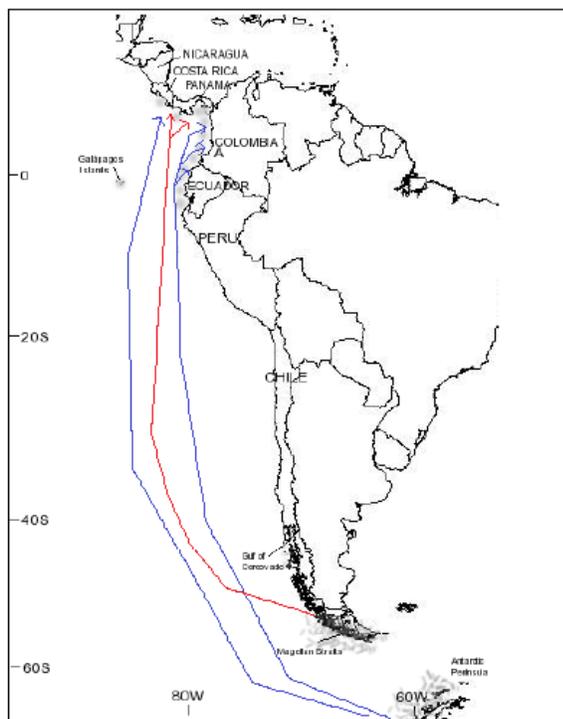


Figura 2: Distribución y migración de la población de ballenas jorobadas del Pacífico suroriental. Línea roja indica migración de ballenas que se alimentan en el estrecho de Magallanes. Líneas azules señalan migración de ejemplares que se alimentan en península Antártica. Figura modificada de Fleming & Jackson 2011.

En el Capítulo 3 se utilizaron como modelos de estudio el langostino o langostino de los canales (*M. gregaria*) y la sardina o también conocida como sardina fueguina o sardina austral (*S. fuegensis*). De manera de uniformar los distintos nombres dados para las mismas especies, se hará referencia a *Munida gregaria* como langostino y a *Sprattus fuegensis* como sardina a lo largo de toda la Tesis. Respecto al langostino, esta especie se distribuye en aguas de Nueva Zelanda y en Sudamérica. Por el océano Atlántico su distribución abarca entre los 35° y 55°S, alcanzando los 41°S por el océano Pacífico (Tapella y col. 2002, Pérez-Barros y col. 2008). Actualmente se considera que la especie *Munida gregaria* posee dos morfotipos, *gregaria* y *subrugosa*, los cuales hasta hace poco eran considerados especies diferentes (Pérez-Barros y col.

2008, Ravalli y col. 2012). En esta Tesis, se consideró el morfotipo *gregaria* como modelo de estudio, el cual forma grandes agregaciones y se distribuye en la capa superficial de la columna de agua, llegando a profundidades entre 40 y 60 m (Rodríguez & Bahamonde 1986, Retamal 1994, Tapella y col. 2002). Dos hábitos de alimentación se han descrito para el langostino; por una parte se alimenta de material en suspensión (i.e. materia orgánica, sedimento, fitoplancton) y por otra, depreda sobre zooplancton y macroalgas (Tapella y col. 2002, Romero y col. 2004, Vinuesa & Varisco 2007). En el estrecho de Magallanes se ha indicado una alta biomasa de *Munida spp.* (Arntz & Gorny 1996), siendo presa importante de diversos depredadores (Rodríguez & Bahamonde 1986). Debido a que los langostinos son intermediarios directos entre niveles tróficos inferiores y superiores, se ha sugerido que *Munida spp.*, sería una especie clave en los ecosistemas costeros del sur de Sudamérica (Antezana 1999, Tapella y col. 2002). En Francisco Coloane se ha indicado que el langostino es presa importante de peces, aves y mamíferos marinos (Acevedo y col. 2011, Acevedo y col. 2014, Haro y col. 2016, Hüne y col. 2018).

La sardina se distribuye en la zona sur de Sudamérica, en aguas de la plataforma continental, encontrándose entre los 40° y 55°S por el océano Atlántico, incluidas las islas Malvinas (Falklands) (Whitehead 1985, Mandirolas y col. 2000), y entre los 41° y 55°S por el Pacífico (Aranis y col. 2007, Niklitschek y col. 2009). Es una especie pelágica que habita zonas costeras, principalmente en los primeros 50 m de la columna de agua, forma cardúmenes y tolera bajas salinidades (Mandirolas y col. 2000, Aranis y col. 2006). La sardina es una especie zooplanctófaga a lo largo de todo su ciclo vital, alimentándose de copépodos, eufáusidos, anfípodos, ostrácodos entre otros componentes del zooplancton (Cousseau & Perrotta 2008, Zuleta & Rubilar 2010, Aranis y col. 2012). En la zona de fiordos y canales Chilenos, los peces pelágicos pequeños están representados por la sardina, registrándose altos valores de biomasa en primavera y otoño (Niklitschek y col. 2009, Cubillos y col. 2011). Esta especie es presa

importante de recursos pesqueros como merluzas y congrios, así como de aves y mamíferos marinos, presentando un rol clave tanto como depredador y como presa (Zuleta & Rubilar 2010, Neira y col. 2014). En el Área Marina Francisco Coloane, se ha indicado que la sardina es un componente importante en la dieta de ballenas, pingüinos y lobos marinos (Acevedo y col. 2011, Acevedo y col. 2014, Haro y col. 2016).

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo 1

Determinar la ecología trófica de *M. novaeangliae* en la zona de alimentación del Área Marina Costera Protegida Francisco Coloane en el estrecho de Magallanes.

Objetivos específicos

- Estimar la contribución de las presas en la dieta de la ballena jorobada.
- Estimar la amplitud de nicho isotópico de la ballena jorobada en el área de estudio.

Formulación de la Hipótesis 1

La posición y amplitud de nicho de una población o especie presenta variaciones que son dirigidas por factores intrínsecos (e.g. clase etaria) y extrínsecos (e.g. disponibilidad de alimento).

Hipótesis 1

Las diferencias en los requerimientos energéticos y nutricionales masa-específicos de *M. novaeangliae* durante su desarrollo, determinan que las distintas clases etarias presenten distintas preferencias alimentarias, lo que se traduce en diferencias en la amplitud de nicho. Paralelamente, cambios estacionales en el régimen de luz y en la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua, generan diferencias en la oferta de presas lo que se refleja en la amplitud de nicho estacional.

Predicciones

- Los individuos juveniles de ballena jorobada presentarán una mayor amplitud de nicho isotópico que los adultos en la zona de alimentación del Área Marina Francisco Coloane.
- Durante los meses de verano el nicho isotópico de las ballenas jorobadas será mayor que en los meses de otoño.

Objetivo 2

Determinar el rol trófico de la ballena jorobada en la red trófica del Área Marina Francisco Coloane en el estrecho de Magallanes.

Objetivos específicos

- Construir un modelo trófico con balance de masas de la red trófica en Francisco Coloane.
- Estimar índices funcionales y estructurales para la ballena jorobada a través del modelo de la red trófica del área de estudio.

Hipótesis 2

Debido al gran tamaño corporal de los cetáceos, que se traduce en requerimientos energéticos totales elevados a nivel individual y poblacional, *M. novaeangliae* ejerce un control *top down* sobre la abundancia de las poblaciones de sus presas, influyendo en la estructura y dinámica de las comunidades donde se alimentan.

Predicciones

- En el modelo trófico desarrollado para el área de estudio, la ballena jorobada será el depredador más importante para las poblaciones de sus presas.
- La remoción de la ballena jorobada desde el sistema, aumentará la biomasa de las poblaciones de presas.

Objetivo 3

Caracterizar la estructura de la red trófica del Área Marina Francisco Coloane, con énfasis en el rol del langostino y de la sardina.

Objetivos específicos

- Caracterizar las interacciones directas e indirectas entre los grupos funcionales de la red trófica.

- Determinar el nivel trófico relativo y estimar índices de especie clave y de centralidad para el langostino y la sardina.
- Analizar el control de flujos de energía en la red trófica mediante simulaciones para el langostino y la sardina en el área de estudio.

Formulación de la Hipótesis 3

Organismos como el langostino (*Munida gregaria*) y la sardina (*Sprattus fuegensis*) son presas que presentan una alta contribución en la dieta de grandes depredadores (e.g. merluzas, pingüinos, lobos y aves marinas) en el Área Marina Francisco Coloane.

Hipótesis 3

El langostino es una especie que participa en la conexión de los grupos funcionales del sistema, y la sardina una especie que conecta organismos de niveles tróficos inferiores y superiores de la red trófica, transfiriendo altos valores de flujo de energía.

Predicciones

- El langostino ejercerá un rol relacionado con la conexión de los grupos funcionales que componen la red trófica del área de estudio, presentando altos valores en los índices de centralidad.
- La sardina ejercerá un rol relacionado con la transferencia de flujos de energía en la red trófica, presentando altos valores en los flujos relativos de energía y en el índice de cercanía que cuantifica las rutas de flujos.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, J. Aguayo-Lobo, A. Pastene, L. 2006. Filopatría de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*, Borowski 1781), al área de alimentación del estrecho de Magallanes. Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 41: 11-19.
- Acevedo, J. Plana, J. Aguayo-Lobo, A. Pastene, L. 2011. Surface feeding behaviors in the Magellan Strait humpback whales. Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 46(3): 483-490.
- Acevedo, J. Haro, D. Riccialdelli, L. Aguayo-Lobo, A. Gende, S. Hendrix, N. Carabeo, J. 2014. Diagnóstico de las relaciones predador-presa en el Área Marina Costera Protegida Francisco Coloane. Informe Final. Fundación Cequa.
- Antezana, T. 1999. Plankton of Southern Chilean fjords: trends and linkages. Sci. Mar. 63(1): 69-80.
- Aranis, A. Caballero, L. Cerna, F. Gómez, A. López, A. Bernal, C. 2006. Monitoreo de la pesquería de pequeños pelágicos en aguas interiores de la X región, año 2004. Informe final Proyecto FIP 2004-39. Instituto de Fomento Pesquero.
- Aranis, A. Meléndez, R. Pequeño, G. Cerna, F. 2007. *Sprattus fuegensis* en aguas interiores de Chiloé, Chile (Osteichthyes: Clupeiformes: Clupeidae). Gayana 71: 102-113.
- Aranis, A. Gómez, A. Caballero, L. Eiseler, G. 2012. Principales aspectos biológico pesqueros de la pesquería pelágica artesanal del mar interior de Chiloé X región 2006-2011. XXXII Congreso de Ciencias del Mar, Sociedad Chilena de Ciencias del Mar.
- Arim, M. Marone, L. Jaksic. F.M. 2007. Redes tróficas. En Ediciones Universidad Católica de Chile (eds), Ecología de comunidades. pp 171-192. Segunda edición ampliada, Santiago.
- Aydin, K. Mueter, F. 2007. The Bering Sea-a dynamic food web perspective. Deep-Sea Res. II. 54: 2501-2525.
- Ballance, L. Pitman, R.L. Hewitt, R.P. Siniff, D.B. Trivelpiece, W.Z. Clapham, P.J. Brownell JR R.L. 2006. The removal of large whales from the Southern Ocean: evidence for long-term ecosystem effects?. En J.A. Estes, D.P. Demaster, D.F. Doak, T.E. Williams, y JR R.L. Brownell. (eds), Whales, whaling and ocean ecosystems. pp 215-230. University of California Press, Berkeley.
- Bombosch, A. 2013. Modelling habitat suitability of humpback and Antarctic minke whale feeding grounds in the southern ocean. PhD thesis. University of Bremen, Germany.
- Bowen, W.D. 1997. Role of marine mammals in aquatic ecosystems. Mar. Ecol. Prog. Ser. 158: 267-274.

Brose, U. Cushing, L. Berlow, E.L. Jonsson, T. Banasek-Richter, C. Bersier, L.F. Blanchard, J.L. Brey, T. Carpenter, S.R. Cattin-Blandenier, M.F. Cohen, J.E. Dawah, H.A. Dell, T. Francois Edwards, F. Harper-Smith, S. Jacob, U. Knapp, R.A. Mark, E. Ledger, M.E. Memmott, J. Mintenbeck, K. Pinnegar, J.K. Rall, B.C. Rayner, T. Ruess, L. Ulrich, W. Warren, P. Williams, R.J. Woodward, G. Yodzis, P. Martínez, N.D. 2005. Body sizes of consumers and their resources. *Ecology*. 86: 2545.

Budge, S.M. Iverson, S.J. Koopman, H.N. 2006. Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: a primer on analysis and interpretation. *Mar. Mamm. Sci.* 22: 759-801.

Carpenteri, P. Colloca, F. Belluscio, A. Criscoli, A. Ardizzone, G.D. 2006. Diel feeding periodicity and daily ration of shelf break fish species. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 86: 853-860.

Cherel, Y. Kooyman, G.L. 1998. The food of emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*) in the western Ross Sea (Antarctica). *Mar. Biol.* 130: 335-344.

Chittleborough, R.G. 1965. Dynamics of two population of humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonnaterre). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 16: 33-128.

Christensen, V. Pauly, D. 1992. ECOPATH II-A system for balancing steadystate ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Modell.* 61: 169-185.

Christensen, V. 2013. Ecological networks in fisheries: Predicting the future?. *Fisheries* 38: 76-81.

Clapham, P.J. Mead, J.G. 1999. *Megaptera novaeangliae*. *Mamm. Species.* 604: 1-9.

Clapham, P.J. Childerhouse, S. Gales, N.J. Rojas-Bracho, L. Tillman, M.F. Brownell, R.L. 2007. The whaling issue: conservation, confusion and casuistry. *Mar. Policy.* 31: 314-319.

Cohen, J.E. 1978. *Food Webs and Niche Space*. Princeton University Press, Princeton.

Cousseau, M.B. Perrotta, R.G. 2008. *Sprattus fuegensis* (Sardina fueguina). En Atlas de Sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino.

Cubillos, L. Paramo, J. Castro, L. Sobarzo, M. Peña, H. Soto, S. Rodríguez, A. Pedraza-García, M. Rebolledo, H. Castillo-Jordán, C. 2011. Estimación de abundancia, biomasa y distribución espacial de pequeños pelágicos en aguas interiores de la X y XI regiones y su relación con algunas variables ambientales, año. Informe final. Centro de Investigación Oceanográfica en el Pacífico Sur-Oriental (COPAS), Universidad de Concepción.

Cury, P. Bakun, A. Crawford, R.J.M. Jarre, A. Quinones, R.A. Shannon, L.J. Verheye, H.M. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *J. Mar. Sci.* 57: 603-618.

Cury, P. Shannon, L. Shin, Y.J. 2003. The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. En M. Sinclair y G. Valdimarsson (eds), *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. pp 103-123. FAO, Rome and CABI Publishing, Wallingford.

- Dawbin, W. H. 1966. The seasonal migratory cycle of humpback whales. En K.S. Norris (eds), Whales, Dolphins and Porpoises. pp 144-169. University of California Press, Berkley.
- Doughty, C.E. Roman, J. Faurby, S. Wolf, A. Haque, A. Bakker, E.S. Malhi, Y. Dunning Jr. J.B. Svenning, J.C. 2016. Global nutrient transport in a world of giants. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 113: 868-873.
- Duarte, L.O. García, C.B. 2004. Trophic role of small pelagic fishes in a tropical upwelling ecosystem. Ecol. Model. 172: 323-338.
- Elton, C. 1927. Animal ecology. Sidgwick and Jackson, London.
- Estes, J.A. Peterson, C.H. 1998. The dynamics of marine benthic/demersal ecosystems. White paper, Report of the OEUVRE Workshop, Ocean Ecology: Understanding and Vision for Research.
- Fleming, A. Jackson J.A. 2011. Global review of humpback whales. National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Memorandum, NOAA-TM-NMFS-SWFSC-474: 1-206.
- Frederiksen, M. Edwards, M. Richardson, A.J. Halliday, N.C. Wanless, S. 2006. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. J. Anim. Ecol. 75: 1259-1268.
- Fretwell, S. D. 1987. Food chain dynamics: the central theory of ecology?. Oikos. 50: 291-301.
- Fry, B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. Limnol. Oceanogr. 33: 1182-1190.
- Gerber, L.R. Morissette, L. Kaschner, K. Pauly, D. 2009. Should whales be culled to increase fishery yield?. Science. 323: 880-881.
- Gibbons, J. Capella, J. Matus, R. Guzmán, L. 1998. Presence of humpback whales, *Megaptera novaeangliae* (Balaenopteridae), in the Chilean Patagonian channels. An. Inst. Patagonia Ser. Cs. Nat. 26: 69-75.
- Gibbons, J. Capella, J. Valladares, C. 2003. Rediscovery of a humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) feeding ground in the Straits of Magellan, Chile. J. Cetac. Res. Manage. 5(2): 203-208.
- Grahl-Nielsen, O. Majaavatten, O. 1991. Dietary influence of fatty acid composition of blubber fat of seals as determined by biopsy: a multivariate approach. Mar. Biol. 110: 59-64.
- Hamamé, M. Antezana, T. 2010. Vertical diel migration and feeding of *Euphausia vallentini* within southern Chilean fjords. Deep-Sea Res. II. 57: 642-651.
- Haro, D. Riccialdelli, L. Acevedo, J. Aguayo-Lobo, A. Montiel, A. 2016. Trophic ecology of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Magellan Strait using carbon and nitrogen stable isotopes. Aquat. Mamm. 42(2): 233-244.

- Hobson, K.A. Welch, H.E. 1992. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 84: 9-18.
- Hobson, K.A. Schell, D.M. Renouf, D. Noseworthy, E. 1996. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 528-533.
- Holt, R.D. Polis, G.A. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Nat.* 147: 396-423.
- Hucke-Gaete, R. 2004. Distribución, preferencia de hábitat y dinámica espacial de la ballena azul en Chile: 1997-2004. Tesis Doctoral. Universidad Austral de Chile, Chile.
- Hüne, M. Davis, E. Murcia, S. Gutiérrez, D. Haro, D. 2018. Trophic relationships of a subtidal fish assemblage in the Francisco Coloane Coastal Marine Protected Area, southern Chilean Patagonia. *Polar Res.* 37(1): 1435107.
- Hunt, G.L. McKinnell, S. 2006. Interplay between top-down, bottomup, and wasp-waist control in control in marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 68: 115-124.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks: Cold Spring Harbor Symposium. *Quantitative Biol.* 22: 415-27.
- Jacob, U. 2005. Trophic dynamics of Antarctic shelf ecosystems - Food webs and energy flow budgets. PhD Thesis. Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Germany.
- Katona, S. Whitehead, H. 1988. Are cetacea ecologically important. *Oceanogr. Mar. Biol.* 26: 553-568.
- Krebs, C.J. 2000. *Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia.* Oxford University Press.
- Lavery, T.J. Roudnew, B. Gill, P. Seymour, J. Seuront, L. Johnson, G. Mitchell, J.G. Smetacek, V. 2010. Iron defecation by sperm whales stimulates carbon export in the Southern Ocean. *Proc. R. Soc. Lond. Biol.* 277 (1699): 3527-3531.
- Layman, C.A. Arrington, D.A. Montana C.G. Post, D.M. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology.* 88: 42-48.
- Leibold, M.A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology.* 76: 1371-1382.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology.* 23: 399-418.
- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology.* 36: 533-6.
- Mackintosh, N.A. 1965. *The stocks of whales.* Fishing News (Books) Ltd., London.

- Madirolas, A. Hansen, J.E. 2000. Sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*). En S. Bezzi, R. Akselman y E. Boschi (eds), Síntesis del estado de las pesquerías marítimas argentinas y de la Cuenca del Plata, años 1997-1998, con una actualización de 1999. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata.
- Martínez, N.D. 1991. Artifacts or attributes?. Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecol. Monogr.* 61: 367-392.
- Martínez, N. D.1992. Constant connectance in community food webs. *Amer. Naturalist.* 139: 1208-1218.
- Martínez del Río, C. Sabat, P. Anderson-Sprecher, R. González, S.P. 2009. Dietary and isotopic specialization: the isotopic niche of three *Cinclodes* ovenbirds. *Oecologia.* 161: 149-59.
- Matson, P.A. Hunter, M.D. 1992. The relative contributions of top-down and bottom-up forces in population and community ecology. *Ecology.* 73: 723.
- May, R.M. 1981. *Theoretical Ecology: Principles and Applications.* Sinauer Associates, Sunderland.
- Menge, B. 2004. Bottom-up/Top-Down Determination of Rocky Intertidal shorescape dynamics. En G.A. Polis, M.E. Power y G.R. Huxel (eds), *Food Webs at the landscape level.* pp 62-81. The University of Chicago Press, Chicago.
- Minagawa, M. Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relations between ^{15}N and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 48: 1135-1140.
- Mintenbeck, K. 2008. Trophic interactions within high Antarctic shelf communities-food web structure and the significance of fish. PhD Thesis. University of Bremen, Germany.
- Morin, P.J. 1999. Indirect Effects. En Blackwell Science, Inc. (eds), *Community Ecology.* pp 205-234. Blackwell Science, Inc., Massachusetts.
- Morissette, L. Hammill, M.O. Savenkoff, C. 2006. The trophic role of marine mammals in the northern gulf of St. Lawrence. *Mar. Mamm. Sci.* 22: 74-103.
- Morissette, L. Kaschner, K. Gerber, L.R. 2010. Ecosystem models clarify the trophic role of whales off Northwest Africa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 404: 289-302.
- Neira, S. Arancibia, H. Barros, M. Castro, L. Cubillos, L. Niklitschek, E. Alarcón, R. 2014. Rol ecosistémico de sardina austral e impacto de su explotación en la sustentabilidad de otras especies de interés comercial. Informe Final Proyecto FIP 2012-15. Universidad de Concepción.
- Newsome, S.D. Martínez del Río, C. Bearhop, C. Phillips, D.L. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5: 429-436.

- Niklitschek, E.J. Toledo, P. Hernández, E. Nelson, J. Soule, M. Herranz C. Murillo, C. Valenzuela, X. 2009. Identificación y evaluación hidroacústica de pequeños pelágicos en aguas interiores de la X y XI regiones, año 2007. Informe Final Proyecto FIP 2007-05. Universidad Austral de Chile.
- Pace, M. L. Cole, J.J. Carpenter, S.R. Kitchell, J.F. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 14: 483-488.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Paine, R.T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength, and community infrastructure. *J. Anim. Ecol.* 49: 667-685.
- Pauly, D. Christensen, V. Guénette, S. Pitcher, T.J. Rashid Sumaila, U. Walters, C.J. Watson, R. Zeller, D. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature.* 418: 689-695.
- Pérez-Barros, P. D'Amato, M.E. Guzmán, N.V. Lovrich, G.A. 2008. Taxonomic status of two South American sympatric squat lobsters, *Munida gregaria* and *Munida subrugosa* (Crustacea: Decapoda: Galatheidae), challenged by DNA sequence information. *Biol. J. Linnean Soc.* 94: 421-434.
- Pimm, S. L. Lawton, J. H. 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature.* 268: 329-331.
- Plagányi, E. 2007. Models for an ecosystem approach to fisheries. *FAO Fish Technol.* 477: 1-126.
- Polis, G.A. Sears, A.L.W. Huxel, G.R. Strong, D.R. Maron, J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends Ecol. Evol.* 15: 473-475.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology.* 83: 703-720.
- Power, M. E. Tilman, D. Estes, J.A. Menge, B.A. Bond, W.J. Mills, L.S. Daily, G. Castilla, J.C. Lubchenco, J. Paine, R.T. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience.* 46: 609-620.
- Punt, A. E. Butterworth, D. S. 1995. The effects of future consumption by the Cape fur seal on catches and catch rates of the Cape hakes. 4. Modelling the biological interaction between Cape fur seals *Arctocephalus pusillus pusillus* and Cape hakes *Merluccius capensis* and *M. paradoxus*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 16: 255-285.
- Ravalli, C. de la Garza, J. López Greco, L.L. 2012. Distribución de los morfotipos gregaria y subrugosa de la langostilla *Munida gregaria* (Decapoda, Galatheidae) en el Golfo San Jorge en la campaña de verano AE01/2011. Integración de los resultados con las campañas 2009 y 2010. Informe Técnico, INIDEP. 16: 1-13.
- Retamal, M. 1994. Los Decápodos de Chile. Universidad de Concepción, Concepción.

- Riofrío-Lazo, M. Arreguín-Sánchez, F. Zetina-Rejón, M.J. Escobar-Toledo, F. 2013. The ecological role of the Vaquita, *Phocoena sinus*, in the ecosystem of the Northern Gulf of California. *Ecosystems*. 16: 416-433.
- Rodríguez, L. Bahamonde, R. 1986. Contribución al conocimiento de *Munida subrugosa* (White, 1847) de la XII Región, Chile. En P. Arana (eds), *La pesca en Chile*. pp 283-296. Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.
- Romero, M.C. Lovrich, G.A. Tapella, F. Thatje, S. 2004. Feeding ecology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) in the Beagle Channel, Argentina. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 84: 359-365.
- Sabat, P. Ramirez-Otarola, N. Bozinovic, F. Martínez del Río, C. 2013. The isotopic composition and insect content of diet predict tissue isotopic values in a South American passerine assemblage. *J. Comp. Physiol. B.* 183: 419-430.
- Schindler, D. E. Carpenter, S.R. Cole, J.J. Kitchell, F. Pace, M.L. 1997. Influence of food web structure on carbon exchange between lakes and the atmosphere. *Science*. 277: 248-251.
- Schnack-Schiel, S.B. Isla, E. 2005. The role of zooplankton in the pelagic–benthic coupling of the Southern Ocean. *Sci. Mar.* 69(2): 39-55.
- Sepúlveda, M. Neira, S. Oliva, D. Pavés, H. Pavez, G. Santos, M. Sarmiento, R. 2016. Rol ecológico del lobo marino común en el territorio y aguas jurisdiccionales Chilenas. Informe final Proyecto FIP 2014-28. Universidad de Valparaiso.
- Sepúlveda, M. Pavez, G. Santos-Carvallo, M. Balbontín, C. Pequeño, G. Newsome, S. 2017. Spatial, temporal, age, and sex related variation in the diet of South American sea lions in southern Chile. *Mar. Mamm. Sci.* 33(2): 480-495.
- Smith, S.C. Whitehead, H. 2000. The diet of Galapagos sperm whales (*Physeter macrocephalus*) as indicated by fecal simple analysis. *Mar. Mamm. Sci.* 16: 315-325.
- Springer, A.M. Estes, J.A. van Vliet, G.B. Williams, T.M. Doak, D.F. Danner, E.M. Forney, K.A. Pfister, B. 2003. Sequential megafaunal collapse in the North Pacific Ocean; an ongoing legacy of industrial whaling?. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 100: 12223-12228.
- Tapella, F. Romero, M.C. Lovrich, G.A. Chizzini, A. 2002. Life history of the galatheid crab *Munida subrugosa* in subantarctic waters of the Beagle Channel, Argentina. En A.J. Paul et al. (eds), *Crabs in cold water regions: biology, management and economics*. pp 115-134. University of Alaska Sea Grant AK-SG-02-01.
- Tomilin, A.G. 1967. *Megaptera nodosa*. En: *Cetacea*. Vol. IX. Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries. pp. 246-295. Academy of Science of the USSR. Moscow. Translated from Russian Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem.

- Trites, A.W. Livingston, P.A. Mackinson, S. Vasconcellos, M.C. Springer, A.M. Pauly, D. 1999. Ecosystem change and the decline of marine mammals in the Eastern Bering Sea: Testing the Ecosystem Shift and Commercial Whaling Hypotheses. Fisheries Centre Research Reports, Volume 7.
- Trites, A.W. 2009. Predator-prey relationships. En W.F. Perrin, B. Wursig y H.G.M. Thewissen (eds), Encyclopedia of Marine Mammals. pp. 933-936. Academic Press, San Diego.
- Vander Zanden, M.J. Rasmussen, J.B. 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. Limnol. Oceanogr. 46(8): 2061-2066.
- Vanni, M.J. DeAngelis, D.L. Schindler, D.E. Huxel G.R. 2004. Overview: Cross-habitat flux of nutrients and detritus. En G.A. Polis, M.E. Power y G.R. Huxel (eds), Food Webs at the landscape level. pp 3-11. The University of Chicago Press, Chicago.
- Vinuesa, J.H. Varisco, M. 2007. Trophic ecology of the lobster krill *Munida gregaria* in San Jorge Gulf, Argentina. Invest. Mar. 35(2): 25-34.
- Walters, C. Christensen, V. Pauly, D. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Rev. Fish Biol. Fisher. 7: 139-172.
- Walters, C. Pauly, D. Christensen, V. 1999. Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. Ecosystems. 2: 539-554.
- Whitehead, P.J.P. 1985. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolfherrings. Part 1. Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. En Clupeoid fishes of the world, FAO Fisheries Synopsis, 125 (7): Part 1: 1-303.
- Winn, H.E. Reichley. N.E. 1985. Humpback whale *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781). En H. Ridgway y R. Harrison (eds), Handbook of Marine Mammals. Vol. 3. The Sirenians and Baleen Whales. pp. 241-273. Academic Press, London and Orlando.
- Witman, J.D. Patterson, M.R. Genovese, S.J. 2004. Benthic-Pelagic Linkages in subtidal communities: influence of food subsidy by internal waves. En G.A. Polis, M.E. Power y G.R. Huxel (eds), Food Webs at the landscape level. pp 133-153. The University of Chicago Press, Chicago.
- Witteveen, B.H. Worthy, G.A.J. Foy, R.J. Wynne, K.M. 2012. Modeling the diet of humpback whales: An approach using stable carbon and nitrogen isotopes in a Bayesian mixing model. Mar. Mamm. Sci. 28(3): 233-250.
- Yodzis, P. 2001. Must top predators be culled for the sake of fisheries?. Trends Ecol. Evol. 16: 78-84.
- Zuleta, A. Rubilar, P. 2010. Impacto del desarrollo de una pesquería de sardina austral (*Sprattus fuegensis*) en aguas interiores de las regiones X-XII. Informe Técnico. Centro de Estudios Pesqueros.

Capítulo I

Análisis ontogénico y estacional de la dieta y del nicho isotópico de las ballenas jorobadas

***(Megaptera novaeangliae)* en el estrecho de Magallanes**

Capítulo I: Análisis ontogénico y estacional de la dieta y del nicho isotópico de las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) en el estrecho de Magallanes

RESUMEN

Anualmente parte de la población de ballenas jorobadas del Pacífico suroriental se alimenta en el estrecho de Magallanes, presentando una dieta compuesta por zooplancton y sardinas. En este estudio se examinó la ecología trófica de esta población de ballenas, analizando cambios en la dieta y en la amplitud de nicho isotópico en relación a i) la ontogenia y ii) a la estacionalidad. Se analizó la composición de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en piel de ballenas jorobadas y en sus posibles presas, las que fueron colectadas entre febrero y mayo en los años 2011, 2012, 2016 y 2017. Para determinar la composición de la dieta se utilizaron modelos de mezcla en MixSIAR y la amplitud de nicho isotópico fue estimada mediante el área de la elipse estándar (SEA_C) en SIBER. Se encontraron diferencias significativas en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en los distintos años de estudio, así como diferencias interanuales en la dieta de las ballenas destacando el consumo de sardinas el año 2011, el de eufáusidos el 2012 y el de langostinos la temporada 2016/17. No se encontraron diferencias en la dieta de individuos juveniles y adultos, sin embargo, los langostinos fueron presa importante de los juveniles durante todas las temporadas. Una amplitud de nicho significativamente mayor se encontró en los juveniles el año 2011, sugiriendo mayor variabilidad en la dieta de esos individuos, sin embargo, este resultado debe ser considerado con precaución ya que no se encontraron diferencias en las señales isotópicas de juveniles y adultos. Durante los meses de verano y otoño no se encontraron mayores diferencias en las presas consumidas por las ballenas, y la amplitud de nicho no presentó diferencias significativas en ambos periodos analizados. Los resultados encontrados en

este estudio sugieren que la dieta de las ballenas jorobadas en el estrecho de Magallanes está compuesta principalmente por zooplancton, destacando en algunos años el consumo de sardina. El consumo de presas por parte de juveniles y adultos sería similar, y el área del nicho isotópico mayor en juveniles el año 2011, podría estar relacionada a sus altos requerimientos energéticos, haciendo necesario el consumo de distintas presas y/o el consumo de presas de alto valor energético como los langostinos. No existirían mayores diferencias en el consumo de presas ni en la amplitud de nicho isotópico de las ballenas durante los meses de verano y otoño, por tanto, se sugiere que la estacionalidad no tendría influencia en la amplitud de nicho de las ballenas jorobadas en el estrecho de Magallanes.

ABSTRACT

Every year part of the population of humpback whales of the Southeast Pacific feeds in the Magellan Strait, this diet consists of zooplankton and fuegian sprat. In this study the trophic ecology of this population of whales was examined, analyzing changes in the diet and in the width of the isotopic niche in relation to i) ontogeny and ii) seasonality. The composition of stable isotopes of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) in the skin of humpback whales and their possible prey were analyzed, which were collected between February and May in the years 2011, 2012, 2016 and 2017. To determine the composition of the diet, mixing models were used in MixSIAR and the isotopic niche width was estimated using the area of the standard ellipse (SEA_C) in SIBER. Significant differences were found in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in the different years of the study, as well as interannual differences in the diet of the whales, highlighting the consumption of fuegian sprat in 2011, euphausiids in 2012 and lobster krill in the 2016/17 season. No differences were found in the diet of juvenile and adult individuals; however, lobster krill were important prey of the juveniles during all seasons. Significantly greater niche width was found in juveniles in 2011, suggesting greater variability in the diet of these individuals, however, this result should be considered with caution since no differences were found in the isotopic signals of juveniles and adults. During the months of summer and autumn, no major differences were found in the prey consumed by the whales, and the width of the niche did not present significant differences in both periods analyzed. The results found in this study suggest that the diet of humpback whales in the Magellan Strait is mainly composed of zooplankton, highlighting the consumption of fuegian sprat in some years. The consumption of prey by juveniles and adults would be similar, and the larger area of the isotopic niche in juveniles in 2011, could be related to its high energy requirements, making it necessary to consume different prey and/or the consumption of high energetic value preys like lobster krill. There would not be

major differences in the consumption of prey or in the isotopic niche width of the whales during the summer and autumn months, therefore, it is suggested that seasonality would not influence the niche width of the humpback whales in the Magellan Strait.

INTRODUCCIÓN

El concepto de nicho ecológico posee múltiples definiciones, las cuales describen distintas características ecológicas de los organismos (Pianka 1981, Schoener 2009). Se ha indicado que nicho corresponde al rol funcional de los organismos (Elton 1927, Leibold 1995) y según lo propuesto por George Evelyn Hutchinson, nicho corresponde a un hipervolumen de n dimensiones en el cual un organismo puede existir (Hutchinson 1957, Newsome y col. 2007).

El concepto de amplitud de nicho, por su parte, se refiere a la variedad de recursos utilizados por un organismo o población (Pianka 1981, Jaksic & Marone 2007). Esta amplitud variaría debido a distintas causas como la variación en el número de individuos especialistas en una población (Van Valen 1965, Maldonado y col. 2017) o cambios en la disponibilidad de recursos en el ambiente (MacArthur & Pianka 1966, Pianka 1981). Además, existiría una dinámica de nicho, ya que tanto la posición, la amplitud y la sobreposición del nicho pueden variar a distintas escalas espaciotemporales (Jaksic & Marone 2007), ya sea por factores intrínsecos a los organismos, como cambios en la demanda de recursos relacionados a la ontogenia de los individuos o a un periodo de su ciclo de vida (Muñoz & Ojeda 1998, Vales y col. 2015), o por factores extrínsecos, tales como la disponibilidad de recursos en el ambiente, o eventos climáticos como el Niño/Oscilación del sur (Polis y col. 1997, Jaksic 2001).

En mamíferos, los requerimientos metabólicos de individuos inmaduros corresponderían al doble de los requerimientos de un mamífero adulto, debido principalmente a su activo crecimiento (Lavigne y col. 1986, Worthy 1987, Hansen y col. 1995). Asimismo, para mamíferos marinos como cetáceos, se han indicado altos requerimientos energéticos en individuos juveniles debido a los costos de energía asociados al crecimiento corporal y a los altos requerimientos metabólicos en comparación con los adultos (Fortune y col. 2013, Rechsteiner y col. 2013). Diferencias tróficas intrapoblacionales, han sido sugeridas entre

individuos juveniles y adultos de delfín listado (*Stenella coeruleoalba*) (Gómez-Campos y col. 2011) y de orca falsas (*Pseudorca crassidens*) (Riccialdelli & Goodall 2015) y en ballenas de groenlandia (*Balaena mysticetus*) se han documentado diferencias tróficas entre clases etarias y en distintas estaciones del año (Budge y col. 2008).

En las últimas décadas, estudios de los hábitos dietarios e interacciones tróficas en mamíferos marinos han utilizado el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno (SIA de sus siglas en inglés) ya que es una herramienta efectiva en especies que habitan en zonas de difícil acceso y con extensos patrones de movimientos (Newsome y col. 2010). Así, el SIA ha surgido como una alternativa a los métodos convencionales de estudio de ecología trófica, permitiendo reconstruir la dieta de los individuos de una población mediante modelos de mezcla (e.g. Witteveen y col. 2012, Monteiro y col. 2015, Sepúlveda y col. 2015). Además, se ha propuesto utilizar las proporciones isotópicas de los tejidos de un consumidor para estimar el “nicho isotópico” de los organismos como una aproximación a la dimensión trófica del nicho ecológico (Layman y col. 2007, Newsome y col. 2007, Jackson y col. 2011). El nicho isotópico se ha definido como un espacio (área) bivariado o “espacio δ ” donde los valores isotópicos corresponden a las coordenadas de uno de los planos. Este “espacio δ ” (e.g. $\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$) es comparable al espacio n -dimensional definido para nicho ecológico, ya que la composición isotópica de los tejidos de un organismo está directamente influenciada tanto por lo que consume como por el hábitat que utiliza (Newsome y col. 2007). Los valores isotópicos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) son generalmente usados para cuantificar el nicho isotópico ya que estos valores en los tejidos de un consumidor, están estrechamente relacionados con su dieta (Layman y col. 2007). De este modo, el SIA de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en tejidos animales, permite la evaluación de aspectos del nicho como el área de forrajeo, a través del análisis de $\delta^{13}\text{C}$, y la posición de un consumidor en una red alimentaria, mediante el análisis de $\delta^{15}\text{N}$ (Post,

2002, Newsome y col. 2007). De esta forma, diferencias en el nicho isotópico entre los individuos pueden indicar diferencias en las áreas de alimentación y/o diferencias en la diversidad de presas consumidas.

En el sistema de fiordos y canales del sur de Chile, los patrones de productividad están influenciados por factores como el régimen de luz y el aporte de agua dulce rica en nutrientes (Pizarro y col. 2000, González y col. 2013, Aracena y col. 2015), factores que varían en escalas estacionales provocando modificaciones en la productividad y en la cadena alimentaria del sistema. En el estrecho de Magallanes, el Área Marina Francisco Coloane es una zona de alimentación de grandes depredadores como pingüinos, lobos marinos y ballenas (Aguayo y col. 2011, Haro y col. 2013). Altas concentraciones de biomasa fitoplanctónica (i.e. Clorofila-a) han sido registradas en esta zona durante primavera (Saggiomo y col. 2011), favoreciendo el incremento de la abundancia zooplanctónica. Anualmente, parte de la población de ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) del Pacífico suroriental se alimenta en esta zona (Gibbons y col. 2003, Acevedo y col. 2006), presentando una dieta compuesta por zooplancton y sardinas (Acevedo y col. 2011, Haro y col. 2016). A pesar de conocerse las especies presas de la ballena jorobada en esta zona de alimentación, no existen estudios de nicho trófico, que analicen diferencias en la dieta y en la amplitud de nicho en distintas clases etarias y a lo largo de la temporada de alimentación.

Con el objetivo de analizar la ecología trófica de las ballenas jorobadas en el estrecho de Magallanes, se analizaron posibles factores intrínsecos e extrínsecos que influirían en la dinámica de nicho de esta población, analizándose potenciales cambios en la dieta y en la amplitud de nicho isotópico en relación a i) la ontogenia de los individuos (factor intrínseco) y a ii) la estacionalidad de su periodo de alimentación (factor extrínseco). Se predice que i) los individuos juveniles presentarán mayor amplitud de nicho isotópico, lo que reflejaría mayor diversidad de presas consumidas, aprovechando la oferta alimentaria del sistema y satisfaciendo

sus mayores requerimientos energéticos en comparación a los adultos (Fortune y col. 2013, Rechsteiner y col. 2013) y ii) que de acuerdo al régimen de luz en zonas de alta latitud y a la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua, durante los meses de verano el nicho isotópico de las ballenas jorobadas será mayor que en los meses de otoño.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de muestras

Las muestras de piel de ballena jorobada fueron obtenidas entre febrero y mayo los años 2011, 2012, 2016 y 2017 en su área de alimentación en el estrecho de Magallanes, específicamente en el Área Marina Costera Protegida Francisco Coloane (53°38'S, 72°14'W) (Figura 1). Las muestras fueron obtenidas usando un rifle Paxarms y una ballesta modificada para la colecta de tejido (Barrett-Lennard y col. 1996, Krützen y col. 2002). Cada individuo muestreado fue previamente foto-identificado a través de su aleta caudal (Katona y col. 1979). Según la edad de madurez sexual indicada para ballenas jorobadas, se consideraron juveniles a los individuos entre 1 a 5 años de edad y adultos a los animales mayores de 5 años (Chittleborough 1965, Clapham & Mayo 1987, Clapham & Mead 1999).

Durante las mismas salidas de campo, se colectaron muestras de presas de ballena jorobada según información de la composición de su dieta en esa zona (Gibbons y col. 2003, Acevedo y col. 2011, Haro y col. 2016) y según lo descrito en otras zonas de alimentación del hemisferio sur (Tomilin 1967, Winn & Reichley 1985, Clapham & Mead 1999, Findlay y col. 2017). Se colectaron eufáusidos, *Euphausia lucens* y *Euphausia vallentini* (n = 12), y anfípodos, *Themisto gaudichaudii* (n = 13), mediante una red de zooplancton de 250 µm realizando arrastres oblicuos hasta 40 m de profundidad. Langostinos, *Munida gregaria* (n = 31) y sardinas, *Sprattus fuegensis* (n = 20) fueron obtenidos con redes de pesca de 5 mm de malla en aguas superficiales. Una vez colectadas, las muestras de ballenas y de presas fueron almacenadas en papel aluminio e inmediatamente congeladas y posteriormente congeladas a -80°C hasta su análisis.

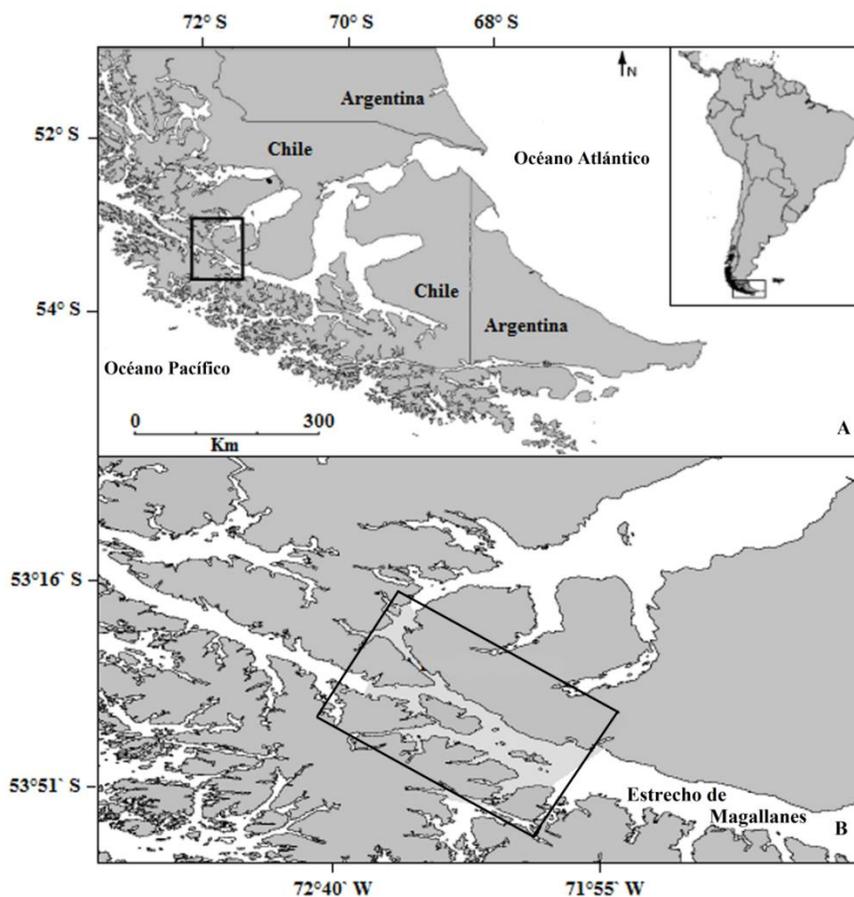


Figura 1: Área de estudio. Ubicación geográfica del Área Marina Costera Protegida Francisco Coloane en el estrecho de Magallanes, Chile (A). Área Marina Francisco Coloane (B).

Procesamiento de muestras y análisis de isótopos estables

Tanto la piel de ballenas como las presas fueron lavadas con agua destilada para eliminar posibles restos de sal. En los langostinos y las sardinas se extrajo tejido muscular como muestra a utilizar para los análisis. Todas las muestras fueron secadas a 60°C por 48 h, posteriormente fueron homogenizadas hasta transformarse en polvo con un mortero de porcelana y bisturí. Debido a que los lípidos están disminuidos en ^{13}C respecto a otras macromoléculas (e.g. proteínas), se asume que el $\delta^{13}\text{C}$ tiende a ser menor en muestras con un alto contenido de lípidos (DeNiro & Epstein 1977), por tanto se extrajeron lípidos de todas las muestras en un extractor

soxlhet con éter de petróleo durante 3 h. Finalmente ~0.5 mg de muestra fueron pesados y colocados en capsulas de estaño para la lectura isotópica de carbono y nitrógeno en un espectrómetro de masas de razones isotópicas en el Center for Stable Isotopes de la University of New Mexico. Los resultados fueron expresados en δ (delta) en partes por mil (‰), a través de la formula

$$\delta X = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estandar}}) - 1] \times 1,000$$

donde X es ^{13}C o ^{15}N , y R corresponde a la proporción de los isótopos $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (Boutton 1991, Unkovich y col. 2001). Los estándares de referencia utilizados en la comparación fueron Vienna Peedee Belemnite (VPDB) para el $\delta^{13}\text{C}$, y el nitrógeno atmosférico para el $\delta^{15}\text{N}$. La precisión analítica (± 1 DE) fue estimada en ± 0.17 y $\pm 0.18\text{‰}$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente.

Análisis de datos

Un análisis de varianza (ANOVA) y una prueba *a posteriori* de Tukey HSD fueron utilizados para determinar diferencias en los valores isotópicos de las ballenas jorobadas en los diferentes años de estudio. Cuando no se cumplieron los supuestos de la estadística paramétrica se utilizaron las pruebas de Kruskal-Wallis y de Mann-Whitney-Wilcoxon. Un análisis de varianza multivariado (MANOVA) fue utilizado para evaluar posibles diferencias en los valores isotópicos entre individuos juveniles y adultos, y entre ballenas muestreadas en verano y en otoño los años 2011 y 2012. Para los análisis de la temporada 2016/17 se utilizó la prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon. En todas las pruebas la significancia estadística se limitó a 95% (i.e. $p < 0,05$). Todos los análisis estadísticos fueron realizados en R (R Development Core Team 2013).

Para los análisis estacionales, se consideró la tasa de renovación isotópica expresada como vida media, que corresponde al tiempo requerido para que un tejido cambie la mitad de su composición isotópica de su valor de equilibrio inicial (Boecklen y col. 2011). Se consideró el tiempo de vida media indicado en piel de cetáceos que fluctúa entre 11 a 24 días en $\delta^{13}\text{C}$ y entre 14 a 48 días en $\delta^{15}\text{N}$ (Browning y col. 2014, Giménez y col. 2016), considerándolo como tiempo suficiente para evidenciar variación en la alimentación y una señal isotópica conservadora.

Estimación de dieta

La composición de la dieta de la ballena jorobada fue estimada utilizando modelos de mezcla isotópicos Bayesianos en MixSIAR paquete complementario de R (Parnell y col. 2010). MixSIAR utiliza los valores isotópicos de un consumidor y de sus presas, junto con los factores de discriminación trófica para evaluar la contribución relativa de diferentes presas en la dieta de un determinado organismo (Stock & Semmens 2013). Los modelos de mezcla requieren que las distintas presas sean isotópicamente diferentes (Phillips 2001), por tanto se realizaron pruebas estadísticas para confirmar diferencias en los valores isotópicos de cada presa en cada año de estudio (i.e. ANOVA, prueba de Tukey, prueba de Kruskal-Wallis y Mann-Whitney-Wilcoxon). Para corregir los valores entre la dieta y el consumidor, se utilizaron factores de discriminación trófica de $1,0 \pm 0,3\text{‰}$ en $\delta^{13}\text{C}$ y de $2,1 \pm 0,6\text{‰}$ en $\delta^{15}\text{N}$ según lo indicado para piel de cetáceos (Borrell y col. 2012, Browning y col. 2014, Giménez y col. 2016, Busquets-Vass y col. 2017). Se corrieron tres modelos de mezcla para determinar la dieta de los individuos juveniles y adultos cada año de estudio y tres modelos para analizar la dieta de las ballenas al inicio (verano) y al final (otoño) de cada temporada de alimentación. Cada modelo se corrió con tres cadenas de Markov de Monte Carlo (MCMC) descartando las primeras 200.000 iteraciones, seguidas por 300.000 iteraciones para calcular la distribución posterior y estimar los intervalos de credibilidad superior e inferior de 95%.

Estimación del nicho isotópico

La amplitud de nicho fue estimada utilizando el área de nicho isotópico de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para individuos juveniles y adultos, y para los individuos muestreados en los meses de verano y otoño en cada temporada de estudio. El área de nicho isotópico fue estimada a través del área de la elipse estándar (SEA de sus siglas en inglés) corregida para tamaños de muestra pequeños (SEA_C) (Jackson y col. 2011). SEA_C es expresada en ‰^2 y corresponde a una medida promedio del nicho isotópico de la población en estudio. Además, se calculó la estimación Bayesiana de SEA (SEA_B) para realizar comparaciones del nicho isotópico entre grupos. Para esto se utilizaron simulaciones MCMC con 100.000 iteraciones, las cuales permitieron estimar la probabilidad de que un área de nicho isotópico sea menor que otra. Tanto SEA_C como SEA_B son independientes del tamaño de muestra, entregando una correcta descripción del nicho isotópico. Para la estimación de SEA_C y SEA_B se utilizó SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses) paquete complementario de *R* (Jackson y col. 2011).

RESULTADOS

Un total de 68 muestras de piel de ballena jorobada fueron colectadas en los diferentes años de estudio, encontrándose diferencias inter-anales significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($F = 54,63$, $p < 0,01$) y $\delta^{15}\text{N}$ ($X^2 = 16,178$, $p < 0,01$). Debido a que los valores isotópicos no presentaron diferencias significativas entre los años 2016 y 2017 ($\delta^{13}\text{C}$: HSD = 0,37, $p = 0,39$; $\delta^{15}\text{N}$: W = 42, $p = 0,31$) y al bajo número de muestras obtenido el año 2016 ($n = 4$), se combinaron los valores de ambos años para los análisis de dieta y de nicho isotópico.

Cambios ontogénicos de la dieta y del nicho isotópico

La composición isotópica de la piel de ballena no presentó diferencias entre las dos clases etarias en ninguna de las tres temporadas analizadas (2011: MANOVA, Wilks $\lambda = 0,84$, $p = 0,41$; 2012: MANOVA, Wilks $\lambda = 0,92$, $p = 0,47$; 2016/17: $\delta^{13}\text{C}$, $t = -0,97$, $p = 0,34$; $\delta^{15}\text{N}$, W = 145,5, $p = 0,63$) (Tabla 1).

Tabla 1: Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de individuos juveniles y adultos de ballena jorobada en las tres temporadas de estudio en el área de alimentación de estrecho de Magallanes.

Año	Rango Etario	N	$\delta^{13}\text{C}$ (\pm DE)	$\delta^{15}\text{N}$ (\pm DE)
2011	Juveniles	7	$-16,0 \pm 0,9$	$15,2 \pm 1,1$
	Adultos	6	$-15,9 \pm 0,6$	$15,8 \pm 0,5$
2012	Juveniles	9	$-16,7 \pm 0,6$	$14,1 \pm 0,6$
	Adultos	11	$-16,4 \pm 0,4$	$14,2 \pm 0,6$
2016/17	Juveniles	12	$-17,6 \pm 0,4$	$13,7 \pm 2,0$
	Adultos	22	$-17,4 \pm 0,7$	$13,3 \pm 1,8$
Total		67		

Los resultados de los modelos de mezcla revelaron que el año 2011 el langostino (promedio \pm DE = $34,6 \pm 24,3\%$, intervalo de credibilidad 95% = 4,2 - 82,4%) y la sardina (promedio \pm DE = $34,0 \pm 25,6\%$, intervalo de credibilidad 95% = 1,5 - 79,2%) presentaron la mayor contribución promedio en la dieta de los individuos juveniles de ballena jorobada. En adultos, las presas con una mayor contribución promedio fueron la sardina (promedio \pm DE = $37,5 \pm 21,9\%$, intervalo de credibilidad 95% = 4,5 - 74,8%) y el krill (promedio \pm DE = $27,2 \pm 19,7\%$, intervalo de credibilidad 95% = 2,4 - 65,6%) (Tabla 2, Figura 2). El año 2012 el krill fue la presa más importante en la dieta de juveniles (promedio \pm DE = $43,2 \pm 25,6\%$, intervalo de credibilidad 95% = 3,6 - 84,8%) y adultos (promedio \pm DE = $34,6 \pm 18,2\%$, intervalo de credibilidad 95% = 5,6 - 66,0%) (Figura 3) y la temporada 2016/17 la presa más importante fue el langostino tanto para los individuos juveniles (promedio \pm DE = $64,4 \pm 19,9\%$, intervalo de credibilidad 95% = 26,2 - 92,3%) como para los adultos (promedio \pm DE = $51,3 \pm 21,2\%$, intervalo de credibilidad 95% = 16,7 - 85,3%) (Tabla 2, Figura 4).

Tabla 2: Contribución de cada presa en la dieta de individuos juveniles y adultos de ballenas jorobadas en las distintas temporadas de alimentación analizadas en el estrecho de Magallanes.

Temporada		2011	2012	2016/17
Rango	Presas	Promedio (\pm DE)	Promedio (\pm DE)	Promedio (\pm DE)
Etario				
Juveniles	Anfípodos	8 \pm 10	17 \pm 17	18 \pm 14
	Eufáusidos	24 \pm 23	44 \pm 25	11 \pm 10
	Langostinos	35 \pm 24	24 \pm 21	64 \pm 20
	Sardina	34 \pm 26	15 \pm 13	6 \pm 7
Adultos	Anfípodos	10 \pm 9	20 \pm 15	25 \pm 16
	Eufáusidos	27 \pm 20	37 \pm 19	16 \pm 13
	Langostinos	26 \pm 18	21 \pm 14	51 \pm 21
	Sardina	38 \pm 22	23 \pm 14	7 \pm 7

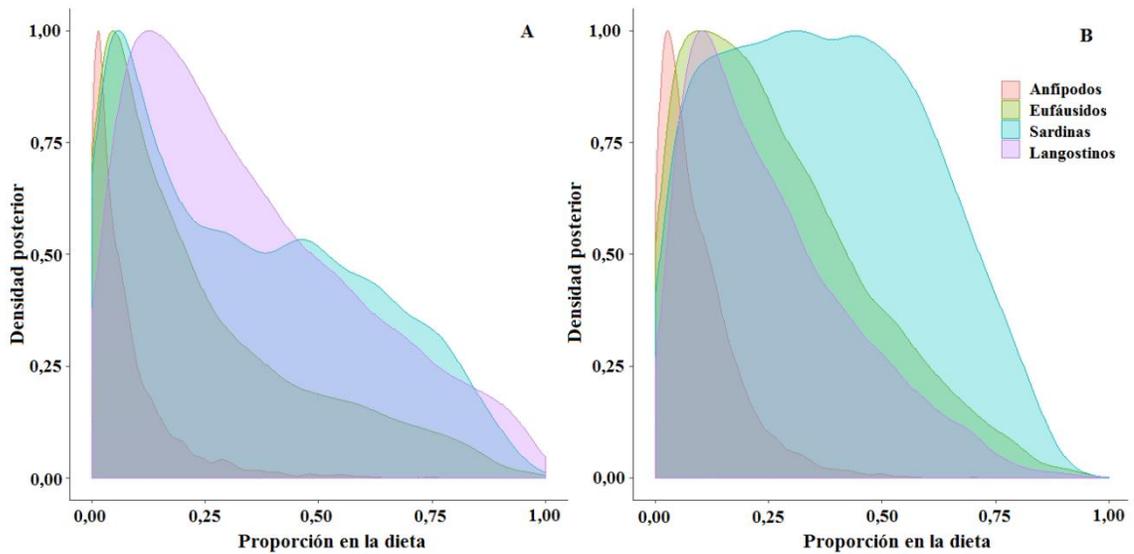


Figura 2: Contribución de las presas estimada por el modelo MixSIAR (intervalos de credibilidad de 95,75 y 50%) en la dieta de los individuos juveniles (A) y adultos (B) el año 2011 en el estrecho de Magallanes.

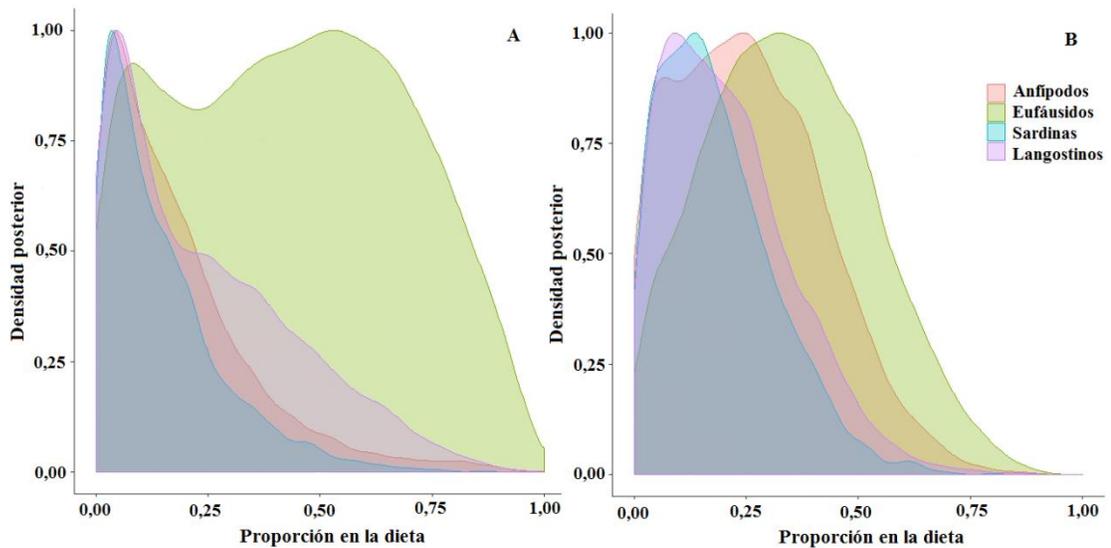


Figura 3: Contribución de las presas estimada por el modelo MixSIAR (intervalos de credibilidad de 95,75 y 50%) en la dieta de los individuos juveniles (A) y adultos (B) el año 2012 en el estrecho de Magallanes.

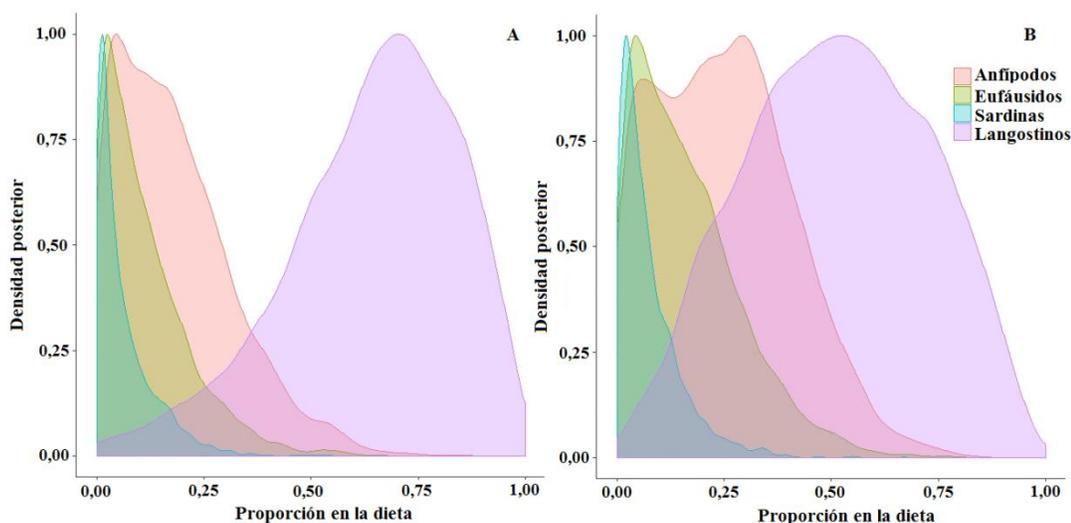


Figura 4: Contribución de las presas estimada por el modelo MixSIAR (intervalos de credibilidad de 95,75 y 50%) en la dieta de los individuos juveniles (A) y adultos (B) en la temporada de alimentación 2016/17 en el estrecho de Magallanes.

El área de la elipse estándar (SEA_C) de los individuos juveniles el año 2011 fue mayor que el área de los adultos, presentando ambas áreas una sobreposición correspondiente al 29% del SEA_C de los juveniles y al 81% de los adultos (Figura 5). Un resultado similar fue encontrado el año 2012, donde los juveniles presentaron un SEA_C mayor, con una sobreposición correspondiente al 47% y al 86% del SEA_C de juveniles y adultos respectivamente (Figura 6). La temporada 2016/17 el SEA_C de los adultos fue mayor, con una sobreposición del 82% y 58% del SEA_C de juveniles y adultos respectivamente (Figura 7). Sin embargo, las probabilidades obtenidas con inferencia Bayesiana de que las áreas de la elipse estándar (i.e. nicho isotópico) difieran en su amplitud, indicaron que solo el año 2011 los juveniles presentaron un SEA_C significativamente mayor que los adultos (Tabla 3).

Tabla 3: Área de la elipse estándar corregida para números bajos de muestras (SEA_C) y área de la elipse estándar Bayesiana (SEA_B) para individuos juveniles y adultos de ballenas jorobadas y durante los meses de verano y otoño en las tres temporadas de estudio en el estrecho de Magallanes. Probabilidades obtenidas con inferencia Bayesiana de que el área de la elipse estándar de un grupo (G1) sea mayor que la de otro grupo (G2), diferencias significativas se muestran en negrita.

Rango Etario / Estacionalidad	n	SEA_C	SEA_B	Intervalos de credibilidad 95%	G1 > G2
Rango etario					
G.1 Juveniles 2011	7	3,00	3,12	1,13 - 5,80	0,03
G.2 Adultos 2011	6	1,07	1,06	0,34 - 2,05	
G.1 Juveniles 2012	9	1,19	1,18	0,49 - 2,05	0,11
G.2 Adultos 2012	11	0,65	0,67	0,31 - 1,11	
G.1 Juveniles 2016/17	12	2,79	2,78	1,37 - 4,51	0,15
G.2 Adultos 2016/17	22	3,94	3,96	2,39 - 5,69	
Estacionalidad					
G.1 Verano 2011	8	2,34	2,34	0,93 - 4,15	0,68
G.2 Otoño 2011	5	1,81	1,88	0,51 - 3,87	
G.1 Verano 2012	9	0,75	0,77	0,32 - 1,33	0,52
G.2 Otoño 2012	11	0,69	0,73	0,34 - 1,21	
G.1 Verano 2016/17	17	4,04	4,05	2,26 - 6,12	0,62
G.2 Otoño 2016/17	18	3,65	3,63	2,06 - 5,44	

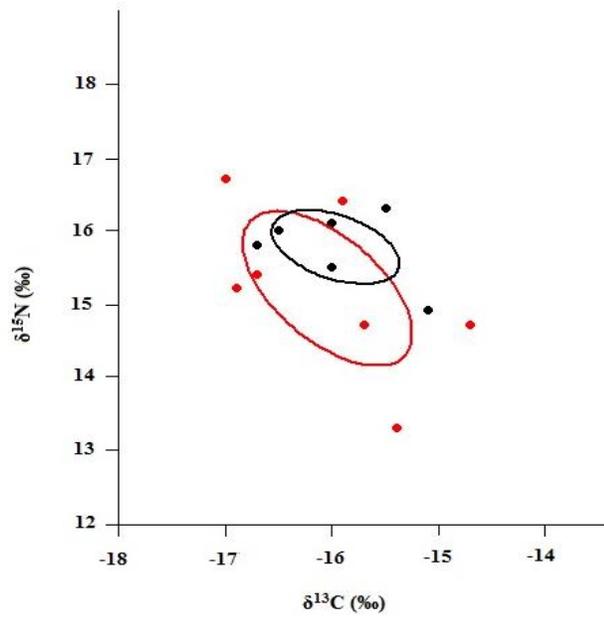


Figura 5: Área de la elipse estándar ($SEAc$) de juveniles (rojo) y adultos (negro) de ballena jorobada en el estrecho de Magallanes en el año 2011.

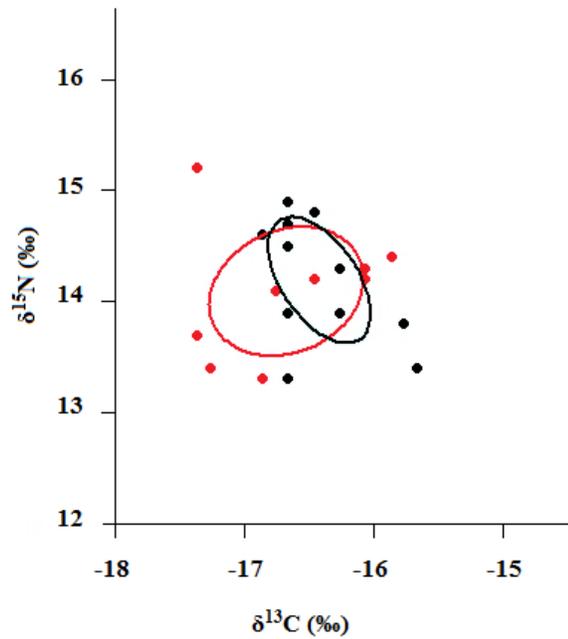


Figura 6: Área de la elipse estándar ($SEAc$) de juveniles (rojo) y adultos (negro) de ballena jorobada en el estrecho de Magallanes en el año 2012.

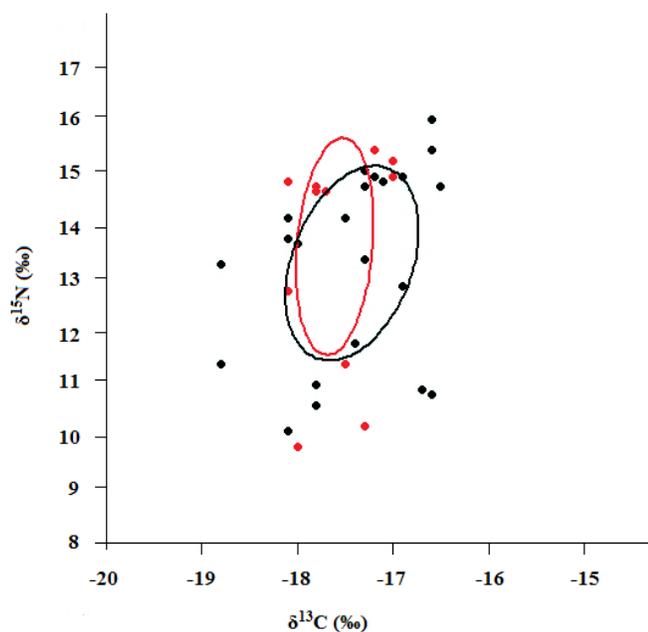


Figura 7: Área de la elipse estándar ($SEAC_C$) de juveniles (rojo) y adultos (negro) de ballena jorobada en el área de alimentación del estrecho de Magallanes en la temporada 2016/2017.

Cambios estacionales de la dieta y del nicho isotópico

No se encontraron diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}C$ y de $\delta^{15}N$ de las ballenas jorobadas que se alimentaron en los meses de verano y en otoño en los años 2011 y 2012 (2011: MANOVA, Wilks $\lambda = 0,85$, $p = 0,44$; 2012: MANOVA, Wilks $\lambda = 0,78$, $p = 0,12$). Sin embargo, la temporada 2016/17 las ballenas jorobadas presentaron valores de $\delta^{15}N$ significativamente mayores en los meses de verano en comparación al otoño ($W = 220$, $p = 0,03$), no encontrándose esta diferencia en $\delta^{13}C$ ($t = 0,66$, $p = 0,51$) (Tabla 4).

Tabla 4: Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de ballenas jorobadas que se alimentaron en los meses de verano y en otoño en las tres temporadas de estudio en el estrecho de Magallanes.

Año	Estación	N	$\delta^{13}\text{C}$ (\pm DE)	$\delta^{15}\text{N}$ (\pm DE)
2011	Verano	8	$-15,9 \pm 0,7$	$15,2 \pm 1,0$
	Otoño	5	$-16,2 \pm 0,8$	$15,9 \pm 0,7$
2012	Verano	9	$-16,8 \pm 0,4$	$13,9 \pm 0,6$
	Otoño	11	$-16,5 \pm 0,5$	$14,5 \pm 0,7$
2016/17	Verano	17	$-17,4 \pm 0,8$	$14,1 \pm 1,6$
	Otoño	18	$-17,5 \pm 0,6$	$12,8 \pm 1,9$
Total		68		

Los modelos de mezcla indicaron que en el año 2011 las presas con mayor contribución promedio en la dieta de las ballenas jorobadas en los meses de verano fueron la sardina (promedio \pm DE = $38,4 \pm 26,8\%$, intervalo de credibilidad 95% = 1,6 - 81,4%) y el langostino (promedio \pm DE = $31,7 \pm 23,7\%$, intervalo de credibilidad 95% = 3,8 - 80,0%) y en otoño fueron la sardina (promedio \pm DE = $37,1 \pm 22,4\%$, intervalo de credibilidad 95% = 3,7 - 74,3%) y el krill (promedio \pm DE = $26,4 \pm 19,8\%$, intervalo de credibilidad 95% = 1,9 - 65,5%) (Tabla 5, Figura 8). En el año 2012 las presas con mayor contribución promedio en verano fueron el krill (promedio \pm DE = $39,2 \pm 23,7\%$, intervalo de credibilidad 95% = 3,3 - 79,5%) y el langostino (promedio \pm DE = $28,6 \pm 20,5\%$, intervalo de credibilidad 95% = 1,3 - 66,3%) y en otoño el krill (promedio \pm DE = $35,4 \pm 19,2\%$, intervalo de credibilidad 95% = 5,3 - 68,2%) y los anfípodos (promedio \pm DE = $23,6 \pm 16,8\%$, intervalo de credibilidad 95% = 1,4 - 54,6%) (Tabla 5, Figura 9). En la temporada 2016/17 el langostino fue el mayor contribuyente promedio tanto en los meses de verano (promedio \pm DE = $50,2 \pm 22,7\%$, intervalo de credibilidad 95% = 12,9 - 88,2%) como en otoño (promedio \pm DE = $61,9 \pm 18,4\%$, intervalo de credibilidad 95% = 25,6 - 86,6%) (Tabla 5, Figura 10).

Tabla 5: Contribución de cada presa en la dieta de las ballenas jorobadas durante las estaciones de verano y otoño en los distintos años analizados en el estrecho de Magallanes.

Temporada		2011	2012	2016/17
Estación	Presas	Promedio (\pm DE)	Promedio (\pm DE)	Promedio (\pm DE)
Verano	Anfípodos	8 \pm 9	16 \pm 15	23 \pm 16
	Eufáusidos	22 \pm 22	40 \pm 24	21 \pm 16
	Langostinos	32 \pm 24	30 \pm 20	50 \pm 23
	Sardina	38 \pm 27	15 \pm 11	7 \pm 7
Otoño	Anfípodos	12 \pm 10	19 \pm 15	17 \pm 12
	Eufáusidos	26 \pm 20	35 \pm 19	14 \pm 10
	Langostinos	25 \pm 18	20 \pm 14	62 \pm 18
	Sardina	37 \pm 22	26 \pm 16	7 \pm 8

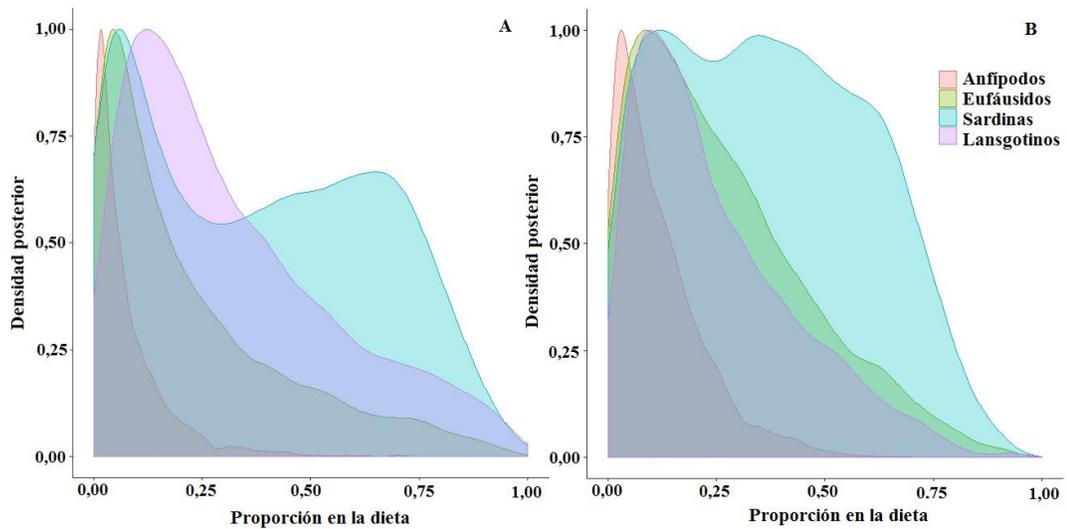


Figura 8: Contribución de las presas estimada por el modelo MixSIAR (intervalos de credibilidad de 95,75 y 50%) en la dieta de las ballenas en verano (A) y en otoño (B) el año 2011 en el estrecho de Magallanes.

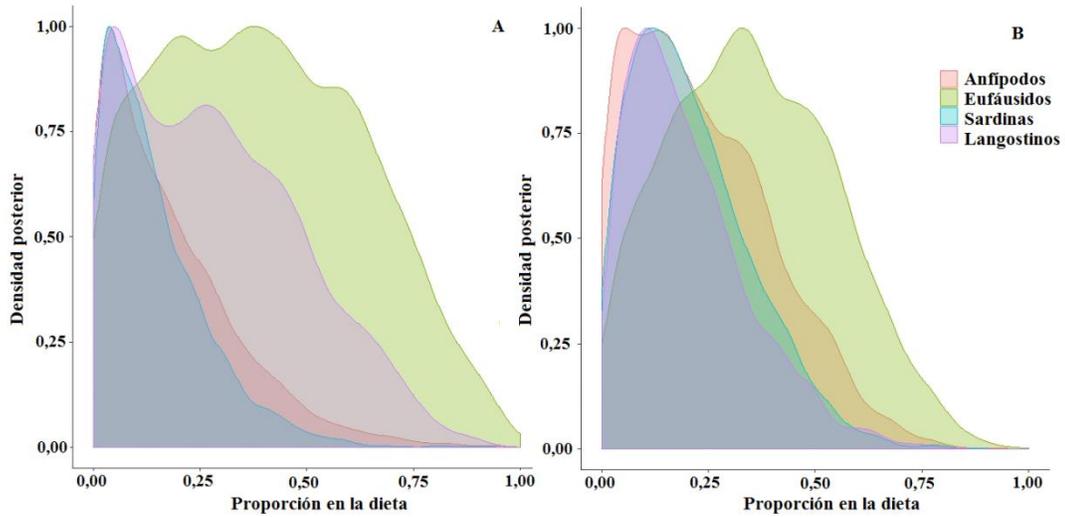


Figura 9: Contribución de las presas estimada por el modelo MixSIAR (intervalos de credibilidad de 95,75 y 50%) en la dieta de las ballenas jorobadas en los meses de verano (A) y en otoño (B) el año 2012 en el estrecho de Magallanes.

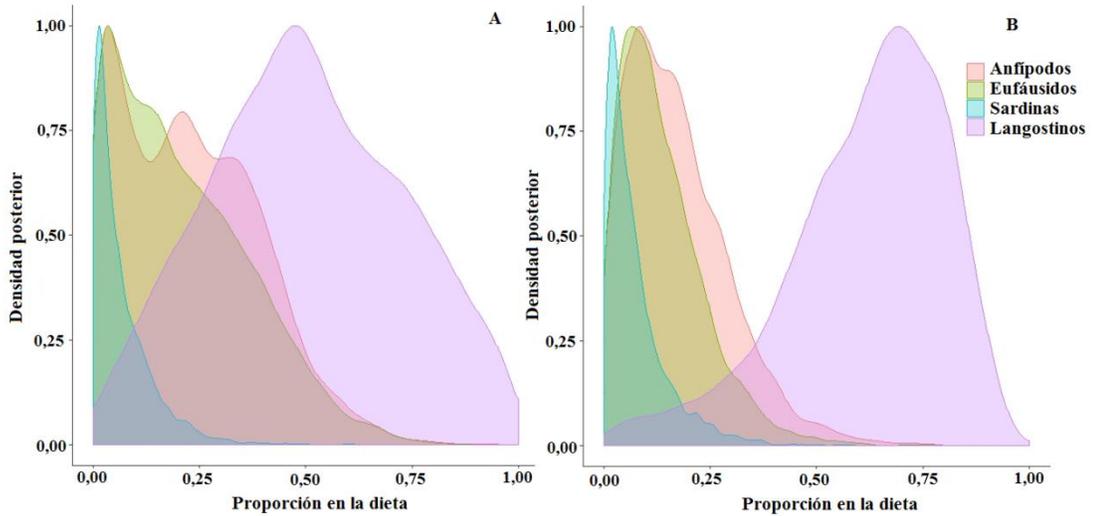


Figura 10: Contribución de las presas estimada por el modelo MixSIAR (intervalos de credibilidad de 95,75 y 50%) en la dieta de las ballenas en verano (A) y en otoño (B) la temporada 2016/17 en el estrecho de Magallanes.

El área de la elipse estándar (SEA_C) de las ballenas en los meses de verano fue mayor que en otoño en las tres temporadas de estudio, con valores de sobreposición de ambas áreas correspondientes al 48% en verano y al 62% en otoño el año 2011 (Figura 11). El año 2012 la sobreposición de ambas SEA_C fue de 34% y 37% en verano y otoño respectivamente (Figura 12) y la temporada 2016/17 la sobreposición fue de 51% y 56% en verano y otoño respectivamente (Figura 13). Sin embargo, las probabilidades obtenidas con inferencia Bayesiana, indicaron que estas diferencias entre estaciones no fueron significativas (Tabla 3).

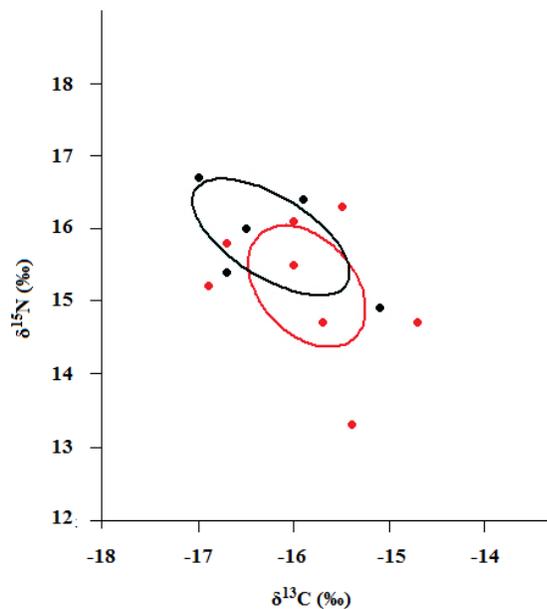


Figura 11: Área de la elipse estándar (SEA_C) de las ballenas jorobadas en los meses de verano (rojo) y en otoño (negro) durante el año 2011 en el estrecho de Magallanes.

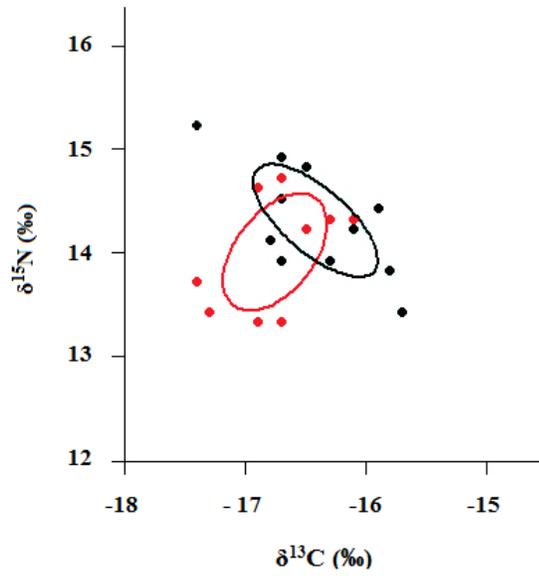


Figura 12: Área de la elipse estándar (SEA_C) de las ballenas jorobadas en los meses de verano (rojo) y en otoño (negro) durante el año 2012 en el estrecho de Magallanes.

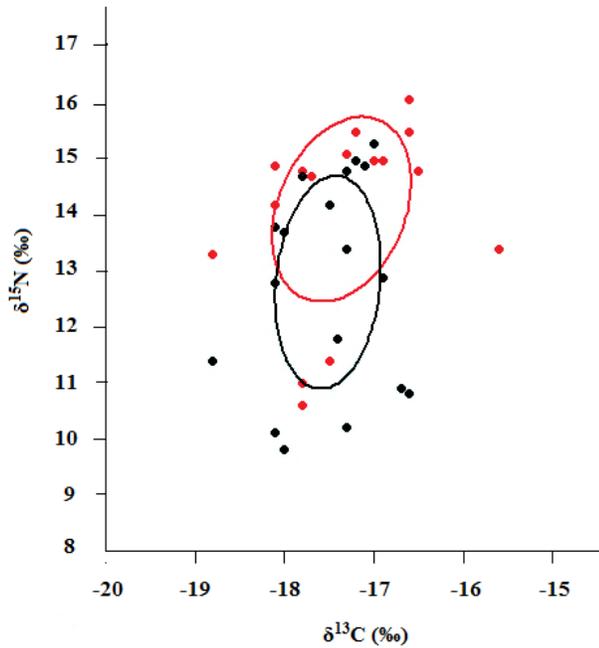


Figura 13: Área de la elipse estándar (SEA_C) de las ballenas jorobadas en los meses de verano (rojo) y en otoño (negro) durante la temporada 2016/17 en el estrecho de Magallanes.

DISCUSIÓN

Estudios de ecología trófica de depredadores como aves y mamíferos marinos pueden entregar información sobre la biomasa disponible de las poblaciones de sus presas (Santos y col. 2001, Piatt y col. 2007, Henning y col. 2018), sugiriendo que estos organismos pueden ser considerados especies centinelas indicando cambios en la salud y en el estado del ecosistema (Diamond & Devlin 2003, Wells y col. 2004, Bossart 2011). En este estudio se encontraron diferencias significativas en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en piel de ballena jorobada en las tres temporadas, así como diferencias interanuales en la dieta, destacando el mayor consumo de sardina en el año 2011, de krill el año 2012 y de langostino en la temporada 2016/17. Estos resultados coinciden con lo informado para la población de ballena jorobada del Pacífico noreste (Witteveen y col. 2012) y para la población del Atlántico noroeste (Todd 1997), donde se han reportado diferencias interanuales en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, sugiriéndose cambios en las presas consumidas.

En general, variaciones interanuales en la composición isotópica se deberían a cambios en la disponibilidad de presas (Thompson y col. 1995, Witteveen y col. 2012) y/o a cambios en los valores isotópicos en organismos localizados en la base de la trama trófica (Wainwright y col. 1993). Con respecto al efecto de la disponibilidad de presas, existen reportes de variaciones en la dieta de aves y mamíferos marinos según la oferta alimentaria disponible en el sistema (Nemoto 1959, Thompson y col. 1995, Fleming y col. 2016). En particular, los grandes cetáceos necesitan que la densidad de las presas sobrepase cierto umbral para que la alimentación sobre un recurso específico sea beneficiosa (Read 2001, Goldbogen y col. 2008). Por tanto, el consumo de distintos tipos de presa dependería del costo metabólico asociado a la alimentación y a su disponibilidad en el sistema. Así, las ballenas utilizan zonas de alta productividad para su alimentación, presentando variaciones anuales en la diversidad de presas consumidas,

prefiriendo ciertos tipos de presa en algunos años respecto a otros, según la biomasa disponible de esas presas (Nemoto 1959). Respecto a cambios en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en la base de la red trófica, se han reportado variaciones interanuales las cuales estarían relacionadas con las diferentes fuentes que los productores primarios utilizan para la fotosíntesis, proceso que influye en el $\delta^{13}\text{C}$ que es integrado en la red trófica (DeNiro & Epstein 1978, Kelly 2000, Fry 2008), y por otra parte, con procesos oceanográficos y biológicos, que modifican la cantidad de nitrógeno inorgánico disuelto, las fuentes primarias de nitrógeno inorgánico utilizadas por el fitoplancton (e.g. nitritos, nitratos, amonio) y la absorción de isótopos de nitrógeno en la dieta (Ambrose & DeNiro 1986). En este sentido, Wainwright y col. (1993) indicaron que cambios en las características de las masas de aguas y en la disponibilidad de carbono y nitrógeno inorgánico disuelto, producen cambios en la composición isotópica del fitoplancton, los cuales se traspasan a los próximos niveles de la red trófica.

En el área de estudio, no existen estimaciones de abundancia de las poblaciones de las presas analizadas, sin embargo, los ejemplares de ballena jorobada estudiados, mostraron claras diferencias en la presa principal consumida en cada temporada, lo cual podría sugerir cambios en la abundancia de esas presas. En este sentido, Fleming y col. (2016) señalaron que el estudio de la dieta de la ballena jorobada en el Pacífico norte, es un posible predictor de los tipos de presa dominantes en ese sistema.

Los resultados encontrados, indicaron una leve tendencia a la disminución en ambos valores de isótopos analizados en piel de ballenas en las distintas temporadas (Tabla 1). Esta tendencia no fue observada en las distintas especies de presas en los diferentes años de estudio (Anexo 1), por tanto, esta variación isotópica en *Megaptera novaeangliae* no obedecería a cambios significativos en la composición isotópica en la base de la red trófica en el periodo de estudio.

Sin embargo, debido a que el Área Marina Francisco Coloane presenta gran aporte de agua dulce (i.e. aporte fluvial, pluvial y glacial), y a que es una zona compuesta por masas de aguas subantárticas provenientes del océano Pacífico, por aguas estuarinas y en menor proporción por aguas provenientes del océano Atlántico (Antezana y col. 1992, Valdenegro & Silva 2003), eventualmente podrían ocurrir cambios en las características de las masas de agua y en la disponibilidad de compuestos inorgánicos disueltos de carbono y nitrógeno, los que podrían generar cambios en la composición isotópica del fitoplancton, transfiriendo a toda la red trófica (Wainwright y col. 1993).

Cambios ontogénicos de la dieta y del nicho isotópico

Diversas especies de mamíferos marinos presentan claras diferencias en sus hábitos alimentarios durante su ciclo de vida, debido a cambios fisiológicos, a sus requerimientos energéticos, y a la habilidad en la búsqueda y captura de sus presas (Heithaus y col. 2018). En cetáceos, variaciones ontogénicas en la dieta han sido sugeridas para algunas poblaciones. Por ejemplo, en ballenas de Groenlandia (*B. mysticetus*) se ha indicado que los juveniles presentan cambios isotópicos estacionales a diferencia de los adultos (Schell y col. 1989) y en belugas (*Delphinapterus leucas*) los animales adultos presentan mayores valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, lo que sugiere la existencia de diferencias en la dieta entre rangos etarios (Marcoux y col. 2012). Sin embargo, los resultados de este estudio revelaron que no hubo diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de juveniles y adultos de ballenas jorobadas en ninguna de las tres temporadas de estudio, lo que indica que no existirían mayores diferencias en las presas consumidas por ambas clases etarias. Estos resultados son similares a lo reportado en otras especies de rorcuales, como por ejemplo en ballenas azules (*Balaenoptera musculus*) en el golfo de California, en donde Busquets-Vass (2008) documentó que no existen diferencias en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de ejemplares juveniles y adultos, y en ballena fin (*Balaenoptera physalus*) en la costa

noroeste de España, donde los valores isotópicos entre clases etarias son similares, lo que sugiere que los individuos se alimentan de la misma presa a lo largo de todo su ciclo de vida (Borrell y col. 2012).

El análisis con modelos de mezcla señaló ligeras diferencias en la dieta de juveniles y adultos, indicando que las presas principales de los juveniles el año 2011 fueron los langostinos y la sardina y para los adultos la sardina y los eufáusidos. El año 2012 los eufáusidos fueron la presa principal para ambas clases etarias, sin embargo, el segundo ítem en importancia fue el langostino para los juveniles y la sardina para los adultos. En la temporada 2016/17 los langostinos tuvieron una alta contribución en la dieta seguido por los anfípodos tanto para juveniles como adultos. Con estos resultados se observa que los langostinos fueron una presa importante para los juveniles en las tres temporadas analizadas. En general, las ballenas jorobadas presentan una dieta generalista con grandes diferencias en las presas consumidas en las distintas áreas de alimentación (Tomilin 1967, Filatova y col. 2013), existiendo áreas donde las ballenas consumen principalmente peces (Hain y col. 1982, Todd 1997) y zonas donde su dieta esta compuesta exclusivamente de zooplancton (Tomilin 1967, Stockin & Burgess 2005). Estos resultados sugieren que en el estrecho de Magallanes la dieta de las ballenas jorobadas estaría compuesta principalmente de componentes zooplanctónicos, destacando en algunos años el consumo de sardina, presa que ha sido indicada como parte de la dieta por observación directa de ejemplares alimentándose en grandes cardúmenes de esta especie (Gibbons y col. 2003, Acevedo y col. 2011).

El área de la elipse estándar, utilizada como una variable *proxi* de amplitud de nicho, fue significativamente mayor en los individuos juveniles el año 2011. Este resultado podría estar relacionado a los altos requerimientos energéticos de los individuos juveniles, en comparación a los de adultos (Worthy 2001, Fortune y col. 2013), haciendo necesario el consumo de las distintas presas disponibles, o bien el consumo de presas de alto valor energético. Los resultados

encontrados señalaron que el langostino tuvo una contribución significativa en la dieta de los juveniles en las tres temporadas analizadas, lo que indica que es una presa importante en su dieta. Asimismo, los resultados encontrados la temporada 2016/17, indican que los individuos juveniles tuvieron una amplitud de nicho menor en comparación con los adultos, siendo más especialistas en su alimentación y consumiendo principalmente langostino durante esa temporada. Esto último, podría estar relacionado a las diferencias en el contenido energético de las presas. En general, se ha reportado que los peces tienen una mayor densidad energética que los crustáceos (Anthony y col. 2000, Schaafsma y col. 2018), sin embargo, de los cuatro ítems presas analizados en este estudio, el langostino sería la presa con mayor aporte energético (Ciancio y col. 2007). En efecto, la densidad energética de *Munida gregaria* (11,01 KJ/g) es mayor que la de la sardina (*S. fuegensis*: 7,15 KJ/g), el krill (*E. lucens*: 2,51 KJ/g) y los anfípodos (*T. gaudichaudii*: 3,11 KJ/g) (Ciancio y col. 2007). De este modo, el consumo mayoritario de langostino, suministraría los altos requerimientos energéticos requeridos por los juveniles de cetáceos principalmente para su crecimiento (Worthy 2001).

Cambios estacionales de la dieta y del nicho isotópico

El tiempo de vida media indicado en piel en cetáceos, de 11 a 24 días para $\delta^{13}\text{C}$ y de 14 a 48 días para $\delta^{15}\text{N}$ (Browning y col. 2014, Giménez y col. 2016), indican que las muestras analizadas en este estudio representan la dieta de las ballenas jorobadas durante el verano (i.e. biopsias colectadas en febrero y marzo), y durante el otoño (i.e. biopsias colectadas en abril y fines de mayo). Estudios previos en mamíferos marinos han utilizado la variabilidad isotópica intra-anual para analizar la dieta estacional. Por ejemplo, Hobson y col. (1996) realizaron un estudio en focas analizando los valores isotópicos en los bigotes de los ejemplares, Schell y col. (1989) analizaron cambios isotópicos estacionales utilizando barbas de ballenas, y Jaume (2004) y

Gulka y col. (2017) analizaron cambios estacionales en los hábitos alimentarios utilizando piel de cetáceos.

En este estudio se encontraron diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en verano y otoño la temporada 2016/17, siendo estos valores significativamente mayores en verano. Estos resultados sugieren que en los años 2011 y 2012 no hubo diferencias en el tipo de presas consumidas a lo largo de la temporada de alimentación de la ballena jorobada en el estrecho de Magallanes. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ significativamente mayores en verano en la temporada 2016/17, estarían relacionados a un mayor consumo de presas con valores de $\delta^{15}\text{N}$ más alto que el langostino, específicamente anfípodos y eufáusidos, presas que presentaron mayores valores promedios de $\delta^{15}\text{N}$ esa temporada (Anexo 1). Este resultado podría estar relacionado con las proliferaciones primaverales de fitoplancton, las cuales han sido registradas en el área de estudio, indicándose altas concentraciones de Clorofila-a y de biomasa fitoplanctónica durante primavera (Antezana y col. 2002, Saggiomo y col. 2011), promoviendo un aumento en la abundancia de organismos constituyentes del zooplancton, como anfípodos y eufáusidos.

Por otra parte, diferencias estacionales en $\delta^{15}\text{N}$ han sido reportadas previamente en otras especies de cetáceos, atribuyéndolas a un cambio en la presa consumida en las distintas estaciones. Por ejemplo, Todd (1997) reportó una variación en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en piel de ballenas jorobadas del Atlántico noroeste, indicando mayor $\delta^{13}\text{C}$ y valores de $\delta^{15}\text{N}$ significativamente más altos en verano con respecto al otoño, atribuyéndolos al desove de *Mallotus villosus*, especie principal en la dieta de las ballenas en esa zona geográfica. De Stephanis y col. (2008) reportan cambios intra-anales en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en piel de calderones de aleta larga (*Globicephala melas*), atribuyéndolos a cambios en la dieta de los individuos, y Jaume (2004) indica mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ en piel de ballena fin (*B. physalus*) durante el verano en comparación al invierno, sugiriendo un cambio en la presa consumida en ambas estaciones.

Sin embargo, a pesar de las diferencias encontradas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en ambas estaciones en la temporada 2016/17, los modelos de mezcla indicaron que las presas con mayor contribución en la dieta de las ballenas fueron las mismas especies en verano y en otoño de cada temporada (i.e. sardinas en el año 2011, krill en el año 2012 y langostinos la temporada 2016/17). Estos resultados coinciden con los análisis de amplitud de nicho isotópico, el cual fue similar en verano y otoño en todas las temporadas, reforzando la idea de que no habría diferencias en los hábitos tróficos de las ballenas jorobadas a lo largo de la temporada de alimentación en el estrecho de Magallanes. Por tanto, estos resultados sugieren fuertemente que las distintas presas estarían disponibles a lo largo de la temporada de alimentación de las ballenas en el área de estudio. En este sentido, datos de presencia/ausencia de presas, provenientes de 29 cruceros entre noviembre y mayo en el Área Marina Francisco Coloane, señalan que las presas de la ballena jorobada estarían presentes durante toda la temporada de alimentación (Arata y col. 2014). Sin embargo, no existen estimaciones de biomasa y/o abundancia de las especies presa en la zona de fiordos y canales Magallánicos, que permitan reafirmar estos resultados o analizar posibles variaciones estacionales. No obstante, algunos estudios reportan la presencia de eufáusidos en primavera (Palma & Arevena 2001), en verano y a principios de otoño (Hamame & Antezana 2010) en el área de estudio. Para langostinos (*M. gregaria* y *M. subrugosa*) solo existen registros de biomasa en la cuenca central del estrecho de Magallanes fuera de la zona de estudio (Rodríguez & Bahamonde 1986), y registros de abundancias elevadas durante octubre y en los meses de abril, mayo y junio en canal Beagle (55°S, 68°W) (Tapella y col. 2002). Para la población de sardinas hay reportes de capturas pesqueras en la zona norte de su área de distribución, indicándose las mayores capturas entre febrero y mayo en la isla de Chiloé y Patagonia norte (Aranis y col. 2006, Leal & Aranis 2012). Por tanto, estos estudios sugieren la presencia de las especies presa en la zona de fiordos y canales a lo largo del periodo de alimentación de las ballenas.

Los resultados encontrados sugieren que las ballenas jorobadas se alimentarían de las mismas presas en ambas estaciones, y la disminución en la productividad primaria en los meses de otoño, no influiría mayormente en la abundancia de las presas. En este sentido, se ha señalado que grandes cetáceos como ballenas y cachalotes (*Physeter macrocephalus*) contribuyen en la producción primaria de las áreas donde se alimentan (Lavery y col. 2010, Roman & McCarthy 2010, Smith y col. 2013). Efectivamente, a través de sus fecas, ricas en nutrientes, estos organismos ayudan a fertilizar y promover la productividad en el sistema, suministrando nutrientes limitantes como el nitrógeno y el fierro en distintos ecosistemas (Smith y col. 2013, Roman y col. 2014). Además, durante los buceos para su alimentación, promoverían la mezcla vertical de las masas de agua, mezcla que puede ser de gran importancia en condiciones de estratificación en la columna de agua (Roman y col. 2014).

En conclusión, los resultados de la composición isotópica de carbono y nitrógeno en piel de ballenas, indicaron que existen diferencias interanuales en el consumo de presas por parte de la ballena jorobada en el estrecho de Magallanes, destacando el consumo de sardina el año 2011 (i.e. 34,0 a 38,4% de la dieta), el consumo de krill el año 2012 (i.e. 34,6 a 43,2% de la dieta) y el de langostino en la temporada 2016/17 (i.e. 50,2 a 64,4% de la dieta). Estos resultados indicarían que el modelo de estudio analizado podría ser un predictor de las presas dominantes en este ecosistema, según lo indicado por Fleming y col. (2016) para ballenas jorobadas del Pacífico norte.

Aunque una amplitud de nicho significativamente mayor se encontró en los juveniles el año 2011, este resultado debe ser considerado con precaución ya que i) solo fue encontrado en ese año de estudio y ii) no se encontraron diferencias en los promedios de las señales isotópicas entre juveniles y adultos. Por tanto, el factor intrínseco analizado (i.e. ontogenia) no influyó significativamente en la dinámica de nicho de esta población de ballenas. Por último, aunque el área de nicho isotópico de las ballenas presentó una tendencia al aumento durante los meses de

verano, estos resultados no fueron significativos en ninguna de las temporadas analizadas, sugiriéndose que la estacionalidad no tendría un efecto importante sobre la amplitud de nicho de esta población. Según los resultados encontrados, se sugiere que factores extrínsecos como la oferta alimentaria y fluctuaciones en la abundancia de las poblaciones de presas, podrían influir en la dinámica de nicho trófico de las ballenas jorobadas en el estrecho de Magallanes.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, J. Aguayo-Lobo, A. Pastene, L. 2006. Filopatría de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*, Borowski 1781), al área de alimentación del estrecho de Magallanes. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 41: 11-19.
- Acevedo, J. Plana, J. Aguayo-Lobo, A. Pastene, L. 2011. Surface feeding behaviors in the Magellan Strait humpback whales. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 46(3): 483-490.
- Aguayo-Lobo, A. Acevedo, J. Cornejo, S. 2011. La ballena jorobada, Conservación en el Parque Marino Francisco Coloane. Ocho Libros, Santiago.
- Ambrose, A. DeNiro, M.J. 1986. The isotopic ecology of East African mammals. *Oecología.* 69: 395-406.
- Anthony, J.A. Roby, D.D. Turco, K.R. 2000. Lipid content and energy density of forage fishes from the northern Gulf of Alaska. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 248: 53-78.
- Antezana, T. Guglielmo, L. Ghirardelli, E. 1992. Microbasins within the Strait of Magellan affecting zooplankton distribution. En V.V. Gallardo, O. Ferretti y H.I. Moyano (eds), *Oceanografía en Antártica.* pp 453-458. Ediciones documentadas, Santiago.
- Antezana, T. Giraldo, A. Hamame, M. 2002. Clorofila y alimentación del zooplancton fraccionado por tamaño, en subcuencas del Sistema de Canales Magallánicos y fueguinos durante la primavera de 1998. *Cienc. Tecnol. Mar.* 25: 109-130.
- Aracena, C. Kilian, R. Lange, C.B. Bertrand, S. Lamy, F. Arz, H.W. De Pol-Holz, R. Baeza, O. Pantoja, S. Kissel, C. 2015. Holocene variations in productivity associated with changes in glacier activity and freshwater flux in the central basin of the Strait of Magellan. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 436: 112-122.
- Aranis, A. Caballero, L. Cerna, F. Gomez, A. Lopez, A. Bernal, C. 2006. Monitoreo de la Pesquería de Pequeños Pelágicos en Aguas Interiores de la X Región, Año 2004. Informe final Proyecto FIP 2004-39. Instituto de Fomento Pesquero.
- Arata, J.A. Vila, A.R. Matus, R. Droguett, D. Silva-Quintas, C. Falabella, V. Robertson, G. Haro, D. 2014. Use and exploitation of channel waters by the black-browed albatross. *Polar Biol.* 37: 565-571.
- Barrett-Lennard, L.G. Smith, T.G. Ellis, G.M. 1996. A cetacean biopsy system using lightweight pneumatic darts, and its effect on the behavior of killer whales. *Mar. Mamm. Sci.* 12: 14-27.
- Boutton, T.W. 1991. Stable carbon isotope ratios of natural materials: 1. Samples preparation and mass spectrometric analysis. En D. Coleman y B. Fry (eds), *Carbon isotope techniques.* pp 155-171. Academic Press, New York.

- Boecklen, W.J. Yarnes, C.T. Cook, B.A. James, A.C. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42: 411-440.
- Borrell, A. Abad-Oliva, N. Gómez-Campos, E. Giménez, J. Aguilar, A. 2012. Discrimination of stable isotopes in fin whale tissues and application to diet assessment in cetaceans. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 26(14): 1596-1602.
- Bossart, G.D. 2011. Marine mammals as sentinel species for oceans and human health. *Vet. Pathol.* 48: 676-690.
- Browning, N.E. Dold, C. I-Fan, J. Worthy, G.A.J. 2014. Isotope turnover rates and diet-tissue discrimination in skin of ex situ bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *J. Exp. Biol.* 217: 214-221.
- Budge, S.M. Springer, A.M. Iverson, S.J. Sheffield, G. Rosa, C. 2008. Blubber fatty acid composition of bowhead whales, *Balaena mysticetus*: implications for diet assessment and ecosystem monitoring. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 359: 40-46.
- Busquets-Vass, G. 2008. Variabilidad de isótopos estables de nitrógeno y carbono en piel de ballena azul (*Balaenoptera musculus*). Tesis de Magister en Ciencias. Instituto Politécnico Nacional, Mexico.
- Busquets-Vass, G. Newsome, S.D. Calambokidis, J. Serra-Valente, G. Jacobsen, J.K. Aguíñiga-García, A.S. Gendron, D. 2017. Estimating blue whale skin isotopic incorporation rates and baleen growth rates: Implications for assessing diet and movement patterns in mysticetes. *Plos One.* 12: e0177880.
- Chittleborough, R.G. 1965. Dynamics of two population of humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonaterre). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 16: 33-128.
- Ciancio, J.E. Pascual, M.A. Beauchamp, D.A. 2007. Energy density of Patagonian aquatic organisms and empirical predictions based on water content. *Trans. Am. Fish. Soc.* 136: 1415-1422.
- Clapham, P.J. Mayo, C.A. 1987. Reproduction and recruitment of individually identified humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, observed in Massachusetts Bay, 1979-1985. *Can. J. Zool.* 65: 2853-2863.
- Clapham, P.J. Mead, J.G. 1999. *Megaptera novaeangliae*. *Mamm. Species.* 604: 1-9.
- DeNiro, M. J. Epstein, S. 1977. Mechanisms of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science.* 197: 261-263.
- DeNiro, M.J. Epstein, S. 1978. Influence of diet on distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 42: 495-506.
- De Stephanis, R. García-Tíscar, S. Verborgh, P. Esteban-Pavo, R. Perez, S. Minvielle-Sebastia, L. Guinet, C. 2008. Diet of the social groups of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) in the Strait of Gibraltar. *Mar. Biol.* 154: 603-612.

- Diamond, A.W. Devlin, C.M. 2003. Seabirds as indicators of changes in marine ecosystems: ecological monitoring on machias seal island. *Environ. Monit. Assess.* 88: 153-175.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Filatova, O.A. Witteveen, B.H. Goncharov, A.A. Tiunov, A.V. Goncharova, M.I. Burdin, A.M. Hoyt, E. 2013. The diets of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on the shelf and oceanic feeding grounds in the western North Pacific inferred from stable isotope analysis. *Mar. Mamm. Sci.* 29(3): E253-E265.
- Findlay, K.P. Mduduzi Seakamela, S. Meýer, M.A. Kirkman, S.P. Barendse, J. Cade, D.E. Hurwitz, D. Kennedy, A.S. Kotze, P.G.H. McCue, S.A. Thornton, M. Vargas-Fonseca, O.A. Wilke, C.G. 2017. Humpback whale “super-groups”—A novel low-latitude feeding behaviour of Southern Hemisphere humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Benguela Upwelling System. *Plos One.* 12: e0172002.
- Fleming, A.H. Clark, C.T. Calambokidis, J. Barlow, J. 2016. Humpback whale diets respond to variance in ocean climate and ecosystem conditions in the California Current. *Glob. Change Biol.* 22: 1214-1224.
- Fortune, S.M.E. Trites, A.W. Mayo, C.A. Rosen, D.A.S. Hamilton, P.Q. 2013. Energetic requirements of North Atlantic right whales and the implications for species recovery. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 478: 253-272.
- Fry, B. 2008. *Stable Isotope Ecology*. Springer (eds), Berlin.
- Gibbons, J. Capella, J. Valladares, C. 2003. Rediscovery of a humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) feeding ground in the Straits of Magellan, Chile. *J. Cetac. Res. Manage.* 5(2): 203-208.
- Giménez, J. Ramírez, F. Almunia, J. Manuela, M.G. de Stephanis, R. 2016. From the pool to the sea: Applicable isotope turnover rates and diet to skin discrimination factors for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 475: 54-61.
- Goldbogen, J.A. Calambokidis, J. Croll, D.A. Harvey, J.T. Newton, K.M. Oleson, E.M. Schorr, G. Shadwick, R.E. 2008. Foraging behavior of humpback whales: kinematic and respiratory patterns suggest a high cost for a lunge. *J Exp Biol.* 211: 3712-3719.
- Gómez-Campos, E. Borrell, A. Cardona, L. Forcada, J. Aguilar, A. 2011. Overfishing of small pelagic fishes increases trophic overlap between immature and mature striped dolphins in the mediterranean. *Plos One.* 6: e24554.
- González, H.E. Castro, L.R. Daneri, G. Silva, N. Tapia, F. Teca, E. Vargas, C. 2013. Land-ocean gradient in haline stratification and its effects on plankton dynamics and trophic carbon fluxes in Chilean Patagonian fjords (47°-50°S). *Prog. Oceanogr.* 119: 32-47.

- Gulka, J. Carvalho, P.C. Jenkins, E. Johnson, K. Maynard, L. Davoren, G.K. 2017. Dietary niche shifts of multiple marine predators under varying prey availability on the northeast newfoundland coast. *Front. Mar. Sci.* 4: 324.
- Hain, J.H.W. Carter, G.R. Kraus, S.D. Mayo, C.A. Winn, H.E. 1982. Feeding-behavior of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the western North-Atlantic. *Fish. Bull.* 80: 259-268.
- Hamame, M. Antezana, T. 2010. Vertical diel migration and feeding of *Euphausia vallentini* within southern Chilean fjords. *Deep-Sea Res. II.* 57: 642-651.
- Hansen, S. Lavigne, D.M. Innes, S. 1995. Energy metabolism and thermoregulation in juvenile harbor seals (*Phoca vitulina*) in air. *Physiol. Zool.* 68: 290-315.
- Haro, D. Aguayo-Lobo, A. Acevedo, J. 2013. Características oceanográficas y biológicas de las comunidades del plancton y necton del Área marina costera Protegida Francisco Coloane: una revisión. *An. Inst. Patagonia.* 41(1): 77-90.
- Haro, D. Riccialdelli, L. Acevedo, J. Aguayo-Lobo, A. Montiel, A. 2016. Trophic ecology of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Magellan Strait using carbon and nitrogen stable isotopes. *Aquat. Mamm.* 42(2): 233-244.
- Heithaus, M.R. Dill, L.M. Kiszka, J.J. 2018. Feeding strategies and tactics. En B. Würsig, J.G.M. Thewissen y K.M. Kovacs (eds), *Encyclopedia of marine mammals.* pp 354-362. Academic Press, San Diego.
- Henning, B. de Sá Carvalho, B. Pires, M.M. Bassoi, M. Marigo, J. Bertozzi, C. Araújo, M.S. 2018. Geographical and intrapopulation variation in the diet of a threatened marine predator, *Pontoporia blainvillei* (Cetacea). *Biotropica.* 50(1): 157-168.
- Hobson, K.A. Schell, D.M. Renouf, D. Noseworthy, E. 1996. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 528-533.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks: Cold Spring Harbor Symposium. *Quantitative Biol.* 22: 415-27.
- Jackson, A.L. Inger, R. Parnell, A.C. Bearhop, S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER-Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.* 80: 595-602.
- Jaksic, F.M. 2001. Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography.* 24(3): 241-250.
- Jaksic, F.M. Marone, L. 2007. Nicho. En Ediciones Universidad Católica de Chile (eds), *Ecología de Comunidades.* pp 31-46. Segunda edición ampliada, Santiago.

- Jaume, M. 2004. Hábitos alimentarios del rorcual común *Balaenoptera physalus* en el Golfo de California mediante el uso de isótopos estables de nitrógeno y carbono. Tesis de Magister en Ciencias. Instituto Politécnico Nacional, Mexico.
- Katona, S. Baxter, B. Brazier, O. Kraus, S. Perkins, J. Whitehead, H. 1979. Identification of humpback whales by fluke photographs. En H.E. Winn y B.L. Olla (eds), Behavior of marine animals, Vol. 3. pp 33-34. Plenum Press, New York.
- Kelly, F.J. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. Can. J. Zool. 78(1): 1-27.
- Krützen, M. Barré, L.M. Möller, L.M. Heithaus, M.R. Simms, C. Sherwin, W.B. 2002. A biopsy system for small cetaceans: Darting success and wound healing in *Tursiops spp.* Mar. Mamm. Sci. 18: 863-878.
- Lavigne, D.M. Innes, S. Worthy, G.A.J. Kovaks, K.M. Schmitz, O.J. Hickie, J.P. 1986. Metabolic rates of seals and whales. Can. J. Zool. 64: 279-284.
- Lavery, T.J. Roudnew, B. Gill, P. Seymour, J. Seuront, L. Johnson, G. Mitchell, J.G. Smetacek, V. 2010. Iron defecation by sperm whales stimulates carbon export in the Southern Ocean. Proc. R. Soc. Lond. Biol. 277 (1699): 3527-3531.
- Layman, C.A. Arrington, D.A. Montana, C.G. Post, D.M. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. Ecology. 88: 42-48.
- Leal, E. Aranis, A. 2012. Evaluación de stock y antecedentes reproductivos de sardina austral (*Sprattus fuegensis*) en aguas interiores de la X región. XXXII Congreso de Ciencias del Mar, Sociedad Chilena de Ciencias del Mar.
- Leibold, M.A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. Ecology. 76: 1371-1382.
- MacArthur, R.H. Pianka, E.R. 1966. On optimal Use of a patchy environment. Amer. Naturalist. 100: 603-9.
- Maldonado, K. Bozinoviz, F. Newsome, S.D. Sabat, P. 2017. Assessing the niche variation hypothesis and phylogenetic conservatism on individual specialization in a community of passerine birds. Ecology. 98(4): 903-908.
- Marcoux, M. McMeans, B.C. Fisk, A.T. Ferguson, S.H. 2012. Composition and temporal variation in the diet of beluga whales, derived from stable isotopes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 471: 283-291.
- Monteiro, S. Ferreira, M. Vingada, J.V. López, A. Brownlow, A. Méndez-Fernandez, P. 2015. Application of stable isotopes to assess the feeding ecology of long-finned pilot whale (*Globicephala melas*) in the Northeast Atlantic Ocean. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 465: 56-63.
- Muñoz, A.A. Ojeda, F.P. 1998. Guild structure of carnivorous intertidal fishes of the Chilean coast: implications of ontogenetic dietary shifts. Oecologia. 114: 563-573.

- Nemoto, T. 1959. Food of baleen whales with reference to whale movements. Scientific Report of the Whales Research Institute, Tokyo. 14: 149-290.
- Newsome, S.D. Martínez del Rio, C. Bearhop, C. Phillips, D.L. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5: 429-436.
- Newsome, S. D. Clementz, M.T. Koch P.L. 2010. Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Mar. Mamm. Sci.* 26(3): 509-572.
- Palma, S. Aravena, G. 2001. Distribución de quetognatos, eufáusidos y sifonóforos en la región Magallánica. *Cienc. Tecnol. Mar.* 24: 47-59.
- Parnell, A.C. Inger, R. Bearhop, S. Jackson, A.L. 2010. Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation. *Plos one.* 5(3): e9672.
- Phillips, D.L. 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia.* 127: 166-170.
- Pianka, E.R. 1981. Competition and niche theory. En R.M. May (eds), *Theoretical Ecology.* pp 167-196. Blackwell Scientific, Oxford.
- Piatt, J.F. Sydeman, W.J. Wiese, F. 2007. Introduction: a modern role for seabirds as indicators. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 352: 199-204.
- Pizarro, G.J. Iriarte, L. Montecino, V. Blanco, J.L. Guzmán L. 2000. Distribución de la biomasa fitoplanctónica y productividad primaria máxima de fiordos y canales australes (47°-50°S) en octubre 1996. *Cienc. Tecnol. Mar.* 23: 25-48.
- Polis, G.A. Hurd, S.D. Jackson, C.T. Pinero, F.S. 1997. El Niño effects on the dynamics and control of an island ecosystem in the Gulf of California. *Ecology.* 78: 1884-1897.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology.* 83: 703-718.
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Read, A.J. 2001. Trends in the maternal investment of harbour porpoises are uncoupled from the dynamics of their primary prey. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 268: 573-577.
- Rechsteiner, E.U. Rosen, D.A.S. Trites, A.W. 2013. Energy requirements of Pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*) as predicted by a bioenergetic model. *J. Mamm.* 94: 820-832.
- Riccialdelli, L. Goodall, R.N.P. 2015. Intra-specific trophic variation in false killer whales (*Pseudorca crassidens*) from the southwestern South Atlantic Ocean through stable isotopes analysis. *Mamm. Biol.* 80(4): 298-302.

- Rodríguez, L. Bahamonde, R. 1986. Contribución al conocimiento de *Munida subrugosa* (White, 1847) de la XII Región, Chile. En P. Arana (eds), La Pesca en Chile. pp 283-296. Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.
- Roman, J. McCarthy, J. 2010. The whale pump: marine mammals enhance primary productivity in a coastal basin. Plos One. 5: e13255.
- Roman, J. Estes, J.A. Morissette, L. Smith, C.R. Costa, D. McCarthy, J. Nation, J.B. Nicol, S. Pershing, A. Smetacek, V. 2014. Whales as marine ecosystem engineers. Front. Ecol. Environ. 12: 377-85.
- Saggiomo, V. Santarpia, I. Saggiomo, M. Margiotta, F. Mangoni, O. 2011. Primary production processes and photosynthetic performance of a unique periantarctic ecosystem: the Strait of Magellan. Polar Biol. 34(9): 1255-1267.
- Santos, M.B. Clarke, M.R. Pierce, G.J. 2001. Assessing the importance of cephalopods in the diets of marine mammals and other top predators: problems and solutions. Fish. Res. 52: 121-139.
- Schaafsma, F.L. Cherel, Y. Flores, H. van Franeker, J.A. Lea, M.A. Raymond, B. van de Putte, A.P. 2018. Review: the energetic value of zooplankton and nekton species of the Southern Ocean. Mar. Biol. 165: 129.
- Schell, D.M. Saube, S.M. Haubenstock, N. 1989. Bowhead whale (*Balaena mysticetus*) growth and feeding as estimated by $\delta^{13}\text{C}$ techniques. Mar. Biol. 103: 433-443.
- Schoener, T. 2009. The niche. En S.A. Levin (eds), Princeton Guide to Ecology. pp 3-13. Princeton University Press, Princeton.
- Sepúlveda, M. Newsome, S.D. Pavez, G. Oliva, D. Costa, D.P. Hückstädt, L.A. 2015. Using Satellite Tracking and Isotopic Information to Characterize the Impact of South American Sea Lions on Salmonid Aquaculture in Southern Chile. Plos One. 10: e0134926.
- Smith, L.V. McMinn, A. Martin, A. Nicol, S. Bowie, A.R. Lannuzel, D. van der Merwe, P. 2013. Preliminary investigation into the stimulation of phytoplankton photophysiology and growth by whale faeces. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 446: 1-9.
- Stock, B.C. Semmens, B.X. 2013. MixSIAR GUI user manual: version 1.0.
- Stockin, K.A. Burgess, E.A. 2005. Opportunistic feeding of an adult male humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) migrating along the coast of southeastern Queensland, Australia. Aquat. Mamm. 31: 120-123.
- Tapella, F. Romero, M.C. Lovrich, G.A. Chizzini, A. 2002. Life history of the galatheid crab *Munida subrugosa* in subantarctic waters of the Beagle Channel, Argentina. En A.J. Paul et al. (eds), Crabs in cold water regions: biology, management and economics. pp 115-134. University of Alaska Sea Grant AK-SG-02-01.

- Todd, S. 1997. Dietary patterns of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Northwest Atlantic: evidence from ^{13}C and ^{15}N stable isotopes. PhD Thesis, University of Newfoundland, Canada.
- Tomilin, A.G. 1967. *Megaptera nodosa*. En: Cetacea. Vol. IX. Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries. pp. 246-295. Academy of Science of the USSR. Moscow. Translated from Russian Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem.
- Thompson, D.R. Furness, R.W. Lewis, S.A. 1995. Diets and long-term changes in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values in northern fulmars *Fulmarus glacialis* from two northeast Atlantic colonies. Mar. Ecol. Prog. Ser. 125: 3-11.
- Unkovich, M. Pate, J. McNeill, A. Gibbs, D.J. 2001. Stable isotope techniques in the study of biological processes and functioning of ecosystems. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Valdenegro, A. Silva, N. 2003. Caracterización física y química de la zona de canales y fiordos australes de Chile entre el estrecho de Magallanes y el cabo de Hornos (CIMAR-3 fiordos). Cienc. Tecnol. Mar. 26(2): 19-60.
- Vales, D. Cardona, G. Pascual, L. García, N.A. Zenteno, L. Crespo, E.A. 2015. Ontogenetic dietary changes in male South American fur seals *Arctocephalus australis* in northern and central Patagonia, Argentina. Mar. Ecol. Prog. Ser. 525: 245-60.
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. Amer. Naturalist 99: 377-390.
- Wainwright, S.C., Fogarty, M.J. Greenfield, R.C. Fry, B. 1993. Long-term changes in the Georges Bank food web trends in stable isotopic compositions of fish scales. Mar. Biol. 115: 481-493.
- Wells, R.S. Rhinehart, H.L. Hansen, L.J. Sweeney, J.C. Townsend, F.I. Stone, R. Casper, D.R. Scott, M.D. Hohn, A.A. Rowles, T.K. 2004. Bottlenose dolphins as marine ecosystem sentinels: developing a health monitoring system. EcoHealth. 1: 246-54.
- Winn, H.E. Reichley, N.E. 1985. Humpback whale. *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781). En S.H. Ridgway y R. Harrison (eds), Handbook of marine mammals: Vol. 3. The sirenians and baleen whales (1st edition). pp 241-273. Academic Press, London.
- Witteveen, B.H. Worthy, G.A.J. Foy, R.J. Wynne, K.M. 2012. Modeling the diet of humpback whales: An approach using stable carbon and nitrogen isotopes in a Bayesian mixing model. Mar. Mamm. Sci. 28(3): 233-250.
- Worthy, G.A.J. 1987. Metabolism and growth of young harp and grey seals. Can. J. Zool. 65: 1377-1382.
- Worthy, G.A.J. 2001. Nutrition and energetics. En L.A. Dierauf y F.M.D. Gulland (eds), Handbook of Marine Mammal Medicine, second edition. pp 791-827. CRC Press, Florida.

ANEXO 1: Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las presas de ballena jorobada en las tres temporadas de estudio en el estrecho de Magallanes.

Especie	Año	n	$\delta^{13}\text{C}$ (\pm DE)	$\delta^{15}\text{N}$ (\pm DE)
<i>Euphausia lucens</i> y	2011	-	-	-
<i>E. vallentini</i>	2012	4	$-17,7 \pm 0,4$	$11,8 \pm 0,7$
	2016/17	8	$-17,8 \pm 1,0$	$12,6 \pm 0,5$
<i>Themisto gaudichaudii</i>	2011	-	-	-
	2012	1	-16,9	11,9
	2016/17	12	$-19,4 \pm 1,1$	$12,5 \pm 0,8$
<i>Munida gregaria</i>	2011	2	-18,2	15,1
	2012	12	$-17,9 \pm 0,5$	$11,4 \pm 1,5$
	2016/17	18	$-18,5 \pm 0,4$	$12,0 \pm 0,8$
<i>Sprattus fuegensis</i>	2011	7	$-16,8 \pm 0,3$	$16,1 \pm 1,1$
	2012	5	$-17,2 \pm 0,4$	$13,1 \pm 1,7$
	2016/17	8	$-16,9 \pm 0,4$	$14,9 \pm 2,1$

Capítulo II

Rol trófico de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el área de alimentación del estrecho de Magallanes, Chile

Capítulo II: Rol trófico de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el área de alimentación del estrecho de Magallanes, Chile

RESUMEN

El rol de los mamíferos marinos en los ecosistemas ha sido evaluado principalmente en especies de alto nivel trófico, indicándose que estos organismos influyen en la estructura y funcionamiento de las comunidades biológicas. Sin embargo, existen pocos estudios sobre el rol que poseen las especies de nivel trófico intermedio. En este estudio, se analizó el rol trófico de la ballena jorobada mediante un modelo trófico del ecosistema del Área Marina Francisco Coloane, en el estrecho de Magallanes, el cual fue construido mediante el enfoque Ecopath con Ecosim, analizándose las interacciones tróficas directas e indirectas, la mortalidad y el consumo de presas de las ballenas. Se estimaron índices del análisis de red y se realizó una simulación de remoción de las ballenas en este ecosistema. Los resultados del modelo Ecopath indicaron que el impacto ejercido por la ballena jorobada en la red trófica, fue bajo cuando se compara con los impactos negativos que ejercieron las orcas y lobos marinos, lo que sugiere que el impacto trófico que ejercen las distintas especies de mamíferos marinos, depende de su posición en la red trófica. La ballena jorobada presentó un nivel trófico intermedio de 3,4, siendo el depredador más importante para langostinos y eufáusidos, causando el 51% y 36% de su mortalidad total respectivamente; y el segundo depredador en importancia para las sardinas, luego de la merluza de cola. El modelo trófico estimó que las ballenas jorobadas consumieron 15.816 toneladas de presas anuales, correspondiendo a presas de niveles tróficos entre 2,1 (eufáusidos) y 2,7 (sardinas). Los índices estimados señalaron que la organización y desarrollo de la red trófica está determinada principalmente por organismos de niveles tróficos bajos (i.e. fitoplancton y

mesozooplankton), presentando los grupos de peces una función relacionada con la transferencia de energía dentro de la red trófica. Tanto los índices estimados como los resultados de la remoción de ballenas, sugieren que las ballenas jorobadas tienen una contribución significativa en el orden del ecosistema del Área Marina Francisco Coloane.

ABSTRACT

The role of marine mammals in ecosystems has been evaluated mainly in species of high trophic level, indicating that these organisms influence the structure and functioning of biological communities. However, there are few studies on the role of intermediate trophic level species. In this study, the trophic role of the humpback whale was analyzed through a trophic model of the ecosystem of the Francisco Coloane Marine Area, in the Magellan Strait, which was constructed using the approach Ecopath with Ecosim, analyzing the direct and indirect trophic interactions, the mortality and the consumption of prey of the whales. Indices of the network analysis were estimated and a simulation of the removal of the whales in this ecosystem was carried out. The results of the Ecopath model indicated that the impact exerted by the humpback whale in the food web was low when compared to the negative impacts exerted by orcas and sea lions, suggesting that the trophic impact exerted by different marine mammal species, depends on their position in the food web. The humpback whale presented an intermediate trophic level of 3,4, being the most important predator for lobster krill and euphausiids, causing 51% and 36% of its total mortality respectively; and the second predator in importance for fuegian sprat, after the chilean hoki. The trophic model estimated that humpback whales consumed 15,816 ton of annual prey, corresponding to prey of trophic levels between 2.1 (euphausiids) and 2.7 (fuegian sprat). The estimated indices indicated that the organization and development of the food web is determined mainly by organisms of low trophic levels (i.e. phytoplankton and mesozooplankton), while groups of fish have a function related to the transfer of energy within the food web. Both the estimated rates and the results of the removal of whales suggest that humpback whales have a significant contribution to the order of the ecosystem of the Francisco Coloane Marine Area.

INTRODUCCIÓN

Los mamíferos marinos son depredadores de una amplia variedad de presas, incluyendo especies herbívoras, como los sirénidos, hasta depredadores de otras especies de mamíferos, como orcas y osos polares (Barros & Clarke 2002). Debido a su abundancia y a su gran tamaño corporal, los mamíferos marinos influyen en la estructura y en el funcionamiento de las comunidades acuáticas (Bowen 1997), destacando el efecto de las nutrias (*Enhydra lutris*) sobre la estructura de la comunidad de macroalgas al depredar sobre los erizos (Estes & Palmisano 1974, Estes & Duggins 1995); el efecto de las orcas (*Orcinus orca*) sobre la estructura del intermareal debido a su depredación sobre las nutrias (Estes y col. 1998); y el impacto que tienen las morsas (*Odobenus rosmarus*) sobre la estructura de la comunidad bentónica donde se alimentan (Fay & Stoker 1982).

El rol de los mamíferos marinos en los ecosistemas, ha sido evaluado principalmente en especies de alto nivel trófico, analizando su función como grandes depredadores (e.g. Trites y col. 1997, Estes y col. 1998, Riofrío-Lazo y col. 2013) y en particular, su potencial impacto sobre las pesquerías (Morrissette y col. 2006, Gerber y col. 2009). Por ejemplo, algunos de estos estudios han reportado la existencia de un impacto negativo de los mamíferos marinos sobre las pesquerías comerciales (Yodzis 2001, Molenaar 2002) y otros sugieren que el sacrificio de las focas (Punt & Butterworth 1995) o la remoción de las ballenas en el ecosistema (Morissette y col. 2010), no implicaría un aumento o la recuperación de los recursos pesqueros explotados. El rol ecológico de las grandes ballenas (suborden Mysticeti) en los ecosistemas marinos pelágicos, ha sido tema de debate científico y en temas de manejo de pesquero (Croll y col. 2006). La mayoría de las especies de ballenas son organismos consumidores de presas pelágicas (e.g. zooplancton y peces), siendo significativos depredadores al consumir grandes cantidades de presas (Kenney y col. 1997, Croll y col. 1998, Roman y col. 2014). En particular, para ballenas

porobadas se ha reportado que su alimentación remueve una cantidad significativa de presas respecto al consumo por parte de otros depredadores del ecosistema (Witteveen y col. 2006). Sin embargo, el rol que cumplen en el ecosistema y los impactos tróficos de su remoción aún son poco claros (Ballance y col. 2006), debido básicamente a la complejidad de su estudio y a que las interacciones ocurren en diferentes escalas espacio-temporales (Bowen 1997, Trites 2009).

Diversos modelos ecosistémicos se han utilizado para analizar las interacciones depredador-presa entre grupos tróficos en diferentes sistemas (Walters y col. 1997). Entre ellos, el enfoque Ecopath con Ecosim (EwE) permite representar la estructura y funcionamiento de una trama trófica, siendo una herramienta útil para analizar el rol trófico de los distintos grupos componentes de un sistema (Christensen & Pauly 1992, Christensen & Walters 2004). Modelos tróficos con EwE han sido desarrollados para analizar el rol de los mamíferos marinos (e.g. Morrissette y col. 2006, Morrissette y col. 2010, Riofrío-Lazo y col. 2013) a través de las interacciones tróficas de los grupos funcionales y de índices de la red trófica, tales como ascendencia y capacidad de desarrollo, entre otros índices que indican el grado de organización y la estabilidad de un ecosistema particular (Ulanowicz 1986, Ulanowicz 2009, Heymans y col. 2007). Así, altos valores de ascendencia o de capacidad de desarrollo en un grupo funcional, indican alta contribución efectiva o potencial, de ese grupo a la organización del ecosistema (Arreguín-Sánchez 2014).

Al establecerse prioridades de conservación y planes de manejo de los ecosistemas, es de gran importancia identificar la contribución ecológica de cada componente, diferenciar especies claves en el funcionamiento y organización del sistema, identificar especies vulnerables con alto valor en conservación e identificar especies con alto valor económico (Simberloff 1998, Riofrío-Lazo y col. 2013). En este sentido, las Áreas Marinas Costeras Protegidas (AMCP) son esenciales para la conservación de la biodiversidad (Dudley 2008) y surgen para proteger, mantener y restaurar los recursos naturales y culturales de las aguas costeras y marinas (de

Andrade 2006). En el estrecho de Magallanes, Chile, el Área Marina Francisco Coloane constituye una zona creada para la conservación del área de alimentación de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) y de las áreas de reproducción del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) y del lobo marino común (*Otaria flavescens*) (Aguayo-Lobo y col. 2011). Cada año, parte de la población de ballenas jorobadas del Pacífico suroriental, se alimenta en esta zona durante los meses de diciembre y mayo (Gibbons y col. 2003, Acevedo y col. 2006), consumiendo especies constituyentes del zooplancton y sardinas (Acevedo y col. 2011, Haro y col. 2016). Sin embargo, estudios sobre el rol que estas ballenas ejercen en esta zona de alimentación y su función en la estructura de la red trófica, no han sido aún realizados. En este estudio, se analizó el rol trófico de la ballena jorobada a través de un modelo trófico del ecosistema del Área Marina Francisco Coloane, analizándose las interacciones tróficas directas e indirectas y estimándose índices del análisis de red (Ulanowicz 2009, Arrequín-Sánchez 2014). Según lo indicado para mamíferos marinos sobre su impacto en la estructura de las comunidades biológicas (e.g. Bowen 1997, Estes y col. 1998, Morissette 2007) como hipótesis de trabajo se plantea que (1) la ballena jorobada ejerce un rol trófico relacionado con la estructura de la red trófica pelágica, siendo diferente la organización de los grupos funcionales en presencia y en ausencia de esta población de ballenas, y que según su gran tamaño corporal, sus requerimientos energéticos y su importancia significativa como consumidor en los sistemas donde se alimenta (Witteveen y col. 2006) (2) la ballena jorobada será el depredador más importante en la red trófica en términos de efectos directos negativos sobre la abundancia de sus presas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se construyó un modelo trófico del ecosistema del Área Marina Francisco Coloane, zona principal de alimentación de las ballenas jorobadas en el estrecho de Magallanes, Chile (Gibbons y col. 2003, Acevedo y col. 2006). Esta Área Marina se encuentra ubicada en la zona central del estrecho de Magallanes (53°38'S, 72°14'W) y posee una superficie de 670 km² (Figura 1, Capítulo I).

Para la construcción del modelo se consideraron 21 grupos funcionales incluyéndose las especies presa de la ballena jorobada, los principales componentes tróficos del sistema, y los principales recursos pesqueros (Blanco y col. 2008, Aguayo-Lobo y col. 2011, Haro y col. 2013, Acevedo y col. 2014). Se utilizó Ecopath con Ecosim (EwE), software ampliamente usado para caracterizar las interacciones tróficas, la estructura y el funcionamiento de un ecosistema (Christensen & Pauly 1992, Christensen & Walters 2004). El modelo Ecopath considera dos supuestos básicos: i) el modelo es “estado estable” en términos de utilización de la producción de cada grupo funcional incluido en el modelo, y ii) la existencia de balance de masa en cada grupo.

El primer supuesto se refiere a la construcción de un modelo estático en el tiempo, representativo de la estructura y organización del ecosistema para un periodo de tiempo definido. El segundo supuesto se basa en que la producción de cada grupo funcional i esta balanceada por la depredación, las exportaciones y las mortalidades. Así:

Producción = capturas + mortalidad por depredación + acumulación de biomasa + migración neta + otras mortalidades

O en términos matemáticos:

$$B_i \left(\frac{P}{B}\right)_i - \sum_{j=1}^n B_j \left(\frac{Q}{B}\right)_j DC_{ij} - \left(\frac{P}{B}\right)_i B_i (1 - EE_i) - Y_i - E_i - BA_i = 0$$

Donde i indica un grupo funcional del modelo, j corresponde a cualquiera de los depredadores de i , B_i es la biomasa, $(P/B)_i$ es la tasa de producción por unidad de biomasa que es equivalente a la mortalidad total (Z) en condiciones estado estacionarias (Allen 1971), $(Q/B)_i$ corresponde al consumo por unidad de biomasa, DC_{ij} es la fracción de i en la dieta de j , EE_i corresponde a la eficiencia ecotrófica, es decir, la fracción total de la producción de cada grupo que es utilizada dentro de sistema, ya sea por depredación o por exportaciones como captura por pesca (Christensen & Pauly 1992). Y_i corresponde a la captura total, E_i es la tasa de migración neta (emigración – inmigración) y BA_i corresponde a la acumulación de biomasa (Christensen & Pauly 1992, Christensen y col. 2005).

El balance de masas en cada grupo funcional del modelo, está dado por:

$$Q = P + R + U$$

Donde Q corresponde al consumo, P es la producción, R es la respiración y U corresponde al alimento no asimilado por los depredadores. El modelo asume que en la red trófica existe un balance de flujos de biomasa, es decir, lo que se produce es igual a lo que se consume. Esta última ecuación define consumo como la suma del crecimiento somático y gonadal, los costos metabólicos y los productos de excreción. Para la parametrización del modelo, se asumió que el ecosistema marino del área de estudio se encontraba en una situación estado estable representativa del periodo 2007-2017, es decir, que las entradas al sistema eran igual a las salidas (Christensen & Pauly 1992, Christensen y col. 2005) y que las poblaciones se encontraban en equilibrio (Allen 1971).

Para estimar la magnitud de los flujos tróficos, el modelo requiere estimaciones de los parámetros (i.e. datos de entrada) de biomasa (B , $t \text{ km}^2$), producción/biomasa (P/B , año^{-1}), tasas de consumo (Q/B , año^{-1}) y eficiencia ecotrófica (EE). Al menos tres de estos parámetros deben ser ingresados al modelo, y el parámetro desconocido es estimado por Ecopath al ingresar un valor de EE , la cual se distribuye entre 0 y 1. Por último, el modelo requiere datos de capturas

pesqueras de cada grupo y una matriz de dieta depredador/presa, que expresa la proporción de la presa en la dieta del depredador, por medio de la cual se generan las interacciones tróficas del modelo.

Parámetros de entrada para modelo trófico

Los datos de entrada del modelo del ecosistema de Francisco Coloane se presentan en el Anexo 1 y las referencias de estos parámetros en el Anexo 2. La biomasa de mamíferos y aves marinas fue obtenida desde censos y estimaciones de abundancia realizados en el área de estudio (e.g. Venegas y col. 2002, Blanco y col. 2007, Acevedo y col. 2014). La biomasa de los grupos de peces que corresponden a recursos pesqueros fue obtenida a partir de estimaciones de stock pesquero (e.g. Wöhler y col. 2001, Canales y col. 2008, Quiroz y col. 2008, Arancibia y col. 2010) y de datos de desembarque pesquero del Servicio Nacional de Pesca y del Instituto de Fomento Pesquero. La biomasa del fitoplancton fue estimada a partir de la concentración promedio de Clorofila-a obtenida desde imágenes MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) de la plataforma satelital Terra.

El parámetro P/B puede considerarse equivalente a la tasa instantánea de mortalidad (Allen 1971), tasa compuesta principalmente por la mortalidad natural y por la mortalidad por pesca. El P/B de grupos con capturas pesqueras se estimó según el modelo de Taylor (1960) (Anexo 3). Para los grupos funcionales que no presentaron capturas pesqueras, este parámetro fue estimado como la tasa de mortalidad natural (M), obtenida según lo propuesto por Pauly (1980) (Anexo 3). El P/B de aves e invertebrados marinos fue obtenido desde literatura de las mismas especies en la región de Magallanes y en ecosistemas similares, y la producción del fitoplancton fue estimada de datos de productividad primaria en la zona de estudio (Aracena y col. 2011).

Para los grupos de mamíferos y aves marinas el Q/B fue obtenido desde estimaciones de consumo de estas especies en el área de estudio y en ecosistemas similares (e.g. Acevedo y col. 2014, Arancibia y col. 2010). El consumo en los peces se estimó según la relación propuesta por Palomares y Pauly (1989) (Anexo 3) y el de invertebrados fue obtenido desde literatura para las mismas especies en ecosistemas similares.

La composición de la dieta de cada grupo funcional fue obtenida a partir de información de análisis de contenido estomacal para los grupos de peces (Hüne y col. 2018, Anexo 4), y de información de la dieta de esas especies en el área de estudio (Acevedo y col. 2014), en la región de Magallanes y en ecosistemas similares. Los datos de capturas pesqueras fueron obtenidos desde los anuarios de pesca del Servicio Nacional de Pesca y de datos de captura del Instituto de Fomento Pesquero.

Se estimó un índice de Pedigrí como medida relativa de la calidad del modelo respecto a los datos de entrada (Funtowicz & Ravetz 1990). El modelo fue balanceado comprobando los valores de eficiencia ecotrófica (EE) de cada grupo funcional, realizándose ajustes en los datos de entrada cuando se encontraron valores inconsistentes, siguiendo los criterios propuestos por Christensen y col. (2005) hasta obtener valores aceptables (i.e. $EE_i < 1$ para cada grupo i). Luego del balance, se revisó la consistencia ecológica del modelo analizando restricciones termodinámicas y fisiológicas: respiración/asimilación ($R/As < 1$) indica que la asimilación no puede exceder a la respiración, producción/consumo (P/Q) hace referencia a la eficiencia de conversión de alimento (GE), dado que el consumo de la mayoría de los grupos funcionales es de 3 a 10 veces más alto que su producción ($0,1 < P/Q < 0,3$) y producción/respiración ($P/R < 1$) que indica el destino del alimento asimilado y que el gasto energético no puede ser mayor que la producción (Link 2010, Heymans y col. 2016).

Rol trófico de la ballena jorobada

Para analizar el rol de la ballena jorobada en el ecosistema se analizaron las interacciones tróficas directas e indirectas a través de los impactos tróficos mixtos (MTI de sus siglas en inglés), rutina de Ecopath que evalúa los efectos proporcionales que un cambio de biomasa de uno de los grupos podría tener en la biomasa de otros grupos del sistema (Ulanowicz & Puccia, 1990), cuyos valores fluctúan entre -1 y 1. La matriz de impactos tróficos se calculó a través de:

$$MTI_{ij} = DC_{ij} - FC_{ji}$$

Donde DC_{ij} es la fracción de i en la dieta de j , y FC_{ji} es la proporción de depredación sobre i debida al depredador j .

La mortalidad total (Z) de cada grupo funcional está compuesta por: mortalidad por pesca (F), mortalidad por depredación (M2) y otras mortalidades (M0). Se determinó la mortalidad por depredación para cada grupo funcional a través de la matriz de mortalidades, examinando la mortalidad causada por la ballena jorobada sobre sus presas. Se analizó el consumo de la ballena jorobada respecto a otros grupos del sistema utilizando la matriz de consumo del modelo Ecopath y se analizó la producción primaria requerida por la ballena jorobada en comparación con los otros grupos funcionales del sistema.

Índices estructurales y funcionales

Para determinar cómo contribuye la ballena jorobada en la estructura del ecosistema, se consideraron índices relativos a atributos intrínsecos de cada grupo funcional, los cuales indican la importancia del grupo en la estructura del ecosistema. Se consideraron los siguientes índices estructurales a partir del modelo del ecosistema: biomasa (B, t km²), respiración (R, t km² año⁻¹), producción/biomasa (P/B, año⁻¹), consumo/biomasa (Q/B, año⁻¹), respiración/biomasa (R/B, año⁻¹), producción/consumo (P/Q, año⁻¹), producción/respiración (P/R, adimensional), respiración/asimilación (R/As, adimensional) y nivel trófico (NT, adimensional).

Para analizar la contribución de la ballena jorobada en la organización y desarrollo del ecosistema, se consideraron índices que señalan la contribución de cada grupo funcional al desarrollo del ecosistema. Se consideraron los siguientes índices: ascendencia (A), capacidad de desarrollo (C), desorden u *overhead* (Φ), información mutua promedio (AMI) y número efectivo de roles (R_o) (Ulanowicz 1986), los cuales fueron estimados a partir de la matriz de consumo depredador/presa del modelo Ecopath. La ascendencia (A) corresponde a un atributo del ecosistema que cuantifica el nivel de actividad del sistema y su grado de organización (Ulanowicz & Norden 1990). Este índice aumenta con la madurez del sistema a través de una serie de estados de desarrollo, y fue estimado según Ulanowicz & Norden (1990) (Anexo 3). La capacidad de desarrollo (C) corresponde al mayor valor posible de A en el sistema y es la suma de $A + \Phi$. El desorden u *overhead* (Φ) representa la energía de reserva del ecosistema. Tanto la ascendencia, la capacidad de desarrollo y el *overhead* se expresan en flowbits.

El AMI es un índice que mide la organización de los intercambios entre los grupos del ecosistema, es expresado en bits y fue estimado según Ulanowicz (1986) (Anexo 3). Un aumento en AMI significa que el sistema adquiere más organización, lo cual significa que canaliza los flujos por vías más específicas (Ulanowicz & Abarca-Arenas 1997). Por último, R_o representa una medida del grado de diferenciación del ecosistema siendo expresado como $\ln R_o = AMI$. Este índice es adimensional y fue estimado para cada grupo funcional como $R_o = e^{AMI}$.

Debido a que los cambios en el orden y desarrollo del ecosistema puede ser expresados como la tasa de ascendencia relativa (A/C) (Ulanowicz & Mann 1981), se estimaron tres indicadores de rol ecológico: $(A/C)_{ext\ i}$, $A_{ext\ i}/A_0$ y $(A/C)_{ext\ i}/(A/C)_0$ propuestos por Riofrío-Lazo y col. (2013). $(A/C)_{ext\ i}$ corresponde a un cambio relativo en la ascendencia cuando un grupo i es extraído del sistema, $A_{ext\ i}/A_0$ representa un cambio relativo en la ascendencia cuando un grupo i es extraído

del sistema respecto a la ascendencia original, y $(A/C)_{ext\ i}/(A/C)_0$ corresponde a un cambio relativo en el sistema debido a la ausencia de un grupo i con respecto al orden original $(A/C)_0$.

Simulaciones con Ecosim

Para realizar simulaciones dinámicas del ecosistema se utilizó el modelo Ecosim (Walters y col. 1997), herramienta de simulación temporal de la plataforma de modelación EwE. Ecosim representa la forma dinámica de las ecuaciones base del modelo Ecopath a través de ecuaciones diferenciales que expresan las tasas de flujo de las biomásas entre los grupos como una función de la variación temporal de las biomásas y de las capturas (Christensen y col. 2005). De esta forma, Ecosim genera simulaciones dinámicas cuantitativas de las principales relaciones depredador/presa y de los índices de organización del ecosistema. La ecuación diferencial base del modelo Ecosim es:

$$\frac{dB_i}{dt} = f(B) - M_o B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n C_{ij}(B_i, B_j)$$

Donde $f(B)$ es una función de B_i y representa la producción del grupo i , M_o corresponde a la tasa de mortalidad del grupo i debida a causas diferentes de la depredación y de las capturas, B_i es la biomasa del grupo i , F_i corresponde a la mortalidad por pesca de i (u otras causas de mortalidad que se deseen simular diferentes a M_o), y $C_{ij}(B_i, B_j)$ corresponde a la función que predice el consumo de la presa i por el depredador j . Al ingresar estimados de $f(B)$ y de $C_{ij}(B_i, B_j)$, el sistema de ecuaciones puede ser integrado en el tiempo con tasas de mortalidad por pesca variables, entregando predicciones dinámicas de la biomasa para un grupo i . Las predicciones de biomasa serán resultado directo de los cambios en la captura, en la depredación y en la disponibilidad de alimento para cada grupo. Para un grupo i heterótrofo o consumidor:

$$f(B_i) = g_i \sum_{j=1}^n C_{ij} (B_i, B_j)$$

Donde $g_i = B_i(P_i/B_i)$ representando la eficiencia neta de crecimiento de i , obtenida de los parámetros del modelo Ecopath.

Para estimar los flujos de biomasa y evaluar los efectos que tienen las ballenas jorobadas en las poblaciones de sus presas y en la estructura del ecosistema, se simuló la remoción del 100% de la biomasa de ballenas. Se analizaron diferencias en los valores de los índices estructurales y funcionales de los grupos funcionales con respecto al modelo inicial, así como el efecto de la remoción de las ballenas en el sistema. Los valores fueron analizados con los test de Shapiro-Wilk y de Bartlett para determinar si podían ser analizados con estadística paramétrica. Se utilizó el test de Mann-Whitney-Wilcoxon para comparar los valores de los índices de los grupos funcionales antes y después de la remoción de ballenas en el ecosistema. En todas las pruebas se consideraron las diferencias como estadísticamente significativas a una probabilidad mayor del 95%, es decir, $p < 0,05$. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa R (R Development Core Team 2013).

RESULTADOS

El modelo obtenido del área de estudio tuvo un índice de Pedigrí de 0,614. La EE cumplió la condición de $0 < EE_i \leq 1$ en cada grupo funcional, el coeficiente de R/A se ajustó al intervalo de $0 < R/A_s < 1$, sugiriendo que la asimilación no excede a la respiración, P/Q se ajustó al intervalo de $0,1 < GE_i \leq 0,3$ y P/R al intervalo de $0 < P/R < 1$ en todos los grupos del sistema (Tabla 1).

Los depredadores superiores fueron los grupos que presentaron los mayores impactos negativos sobre otros grupos del sistema (Figura 1). Las orcas ejercieron un fuerte impacto negativo sobre los lobos marinos (-0,928), pingüinos (-1,000) y aves marinas (-0,861). A su vez los lobos marinos tuvieron un gran impacto sobre congrio (-0,815) y los salmones (-0,806). La ballena jorobada presentó un impacto negativo menor sobre los langostinos (-0,353) y los eufáusidos (-0,276).

La mortalidad por depredación causada por la ballena jorobada sobre sus presas representó el 51% de la mortalidad total del langostino, el 36% de la mortalidad de los eufáusidos, el 31% de la mortalidad total de la sardina y el 8% de los anfípodos (Figura 2), siendo el depredador más importante para langostinos y eufáusidos, y el segundo depredador en importancia para la sardina, ya que la merluza de cola fue el depredador más importante para este último grupo (Tabla 2). La ballena jorobada consumió 15816,0 t de presas anuales, consumiendo 5272,2 t de langostinos, 4489,7 t de eufáusidos, 4090,4 t de sardinas y 1962,87 t de anfípodos, correspondiendo a presas de niveles tróficos entre 2,1 (eufáusidos) y 2,7 (sardinas) (Tabla 1).

El análisis del consumo de cada grupo funcional, indicó que en el langostino destaca el consumo de la ballena jorobada (51% del consumo total) y el consumo de la merluza de cola (18% del consumo total). En eufáusidos el principal consumidor fue la ballena jorobada (36%), seguido de la merluza de cola (31%) y los cefalópodos (24%). En sardinas el mayor consumo fue realizado por la merluza de cola con el 42% del consumo total de esa presa, seguido por la ballena

jobobada (31%) y los pingüinos (12%), y en anfípodos los consumidores principales fueron los cefalópodos (32%) y las merluzas de cola (23%) (Figura 3). El 6,7% de la producción primaria requerida (249 t) fue consumida por las ballenas jobobadas, siendo menor que la producción requerida por las orcas (493,8 t) y los lobos marinos (291,3 t).

Tabla 1: Valores de los índices estructurales estimados para cada grupo funcional del modelo trófico del Área Marina Francisco Coloane.

Grupos funcionales	NT	B	R	P/B	Q/B	R/B	P/Q	P/R	R/As
Orcas	4,486	0,065	0,396	0,118	7,760	6,090	0,015	0,019	0,981
Lobos marinos	4,131	0,189	4,368	0,238	29,184	23,109	0,008	0,010	0,990
Congrio	4,119	0,101	0,093	0,680	2,000	0,920	0,340	0,739	0,575
Merluza austral	3,931	1,931	2,605	0,310	2,074	1,349	0,149	0,230	0,813
Aves marinas	3,909	0,029	0,140	0,047	6,104	4,836	0,008	0,010	0,990
Brótula	3,855	0,116	0,229	0,828	3,500	1,972	0,237	0,420	0,704
Pingüinos	3,825	0,100	4,634	0,240	58,226	46,341	0,004	0,005	0,995
Salmones	3,789	0,353	1,056	2,210	6,500	2,990	0,340	0,739	0,575
Merluza de cola	3,492	3,731	29,176	1,220	11,300	7,820	0,108	0,156	0,865
Robalo	3,464	0,709	1,198	1,112	3,500	1,688	0,318	0,659	0,603
Peces bentónicos	3,444	1,194	1,967	1,560	4,010	1,648	0,389	0,947	0,514
Ballena jobobada	3,412	3,367	18,417	0,139	7,011	5,470	0,019	0,025	0,975
Cefalópodos	3,174	3,116	20,997	3,500	12,799	6,739	0,274	0,519	0,658
Sardina	2,794	6,575	28,934	3,000	9,251	4,401	0,324	0,682	0,595
Langostinos	2,341	11,506	91,472	1,330	11,600	7,950	0,115	0,167	0,857
Anfípodos	2,337	5,055	76,332	7,300	28,000	15,100	0,261	0,483	0,674
Bentos	2,197	9,735	64,365	2,700	11,640	6,612	0,232	0,408	0,710
Eufáusidos	2,178	6,308	63,083	2,960	16,200	10,000	0,183	0,296	0,772
Mesozooplancton	2,000	5,096	451,562	35,000	154,519	88,615	0,227	0,395	0,717
Fitoplancton	1,000	12,429	0,000	197,189	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Detritus	1,000		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

Tabla 2: Mortalidad por depredación (año⁻¹). Depredadores más importantes de las presas de la ballena jorobada son presentados en negrita.

Presas/Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1 Orcas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2 Lobos marinos	0,062	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3 Congrio	0,049	0,513	-	-	0,002	-	-	-	0,042	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4 Merluza austral	0,057	0,029	0,013	-	0,011	0,019	0,027	-	0,136	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5 Aves marinas	0,017	-	-	-	0,002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6 Brótula	0,242	0,239	0,002	0,242	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7 Pingüinos	0,005	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8 Salmones	0,125	2,020	0,043	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9 Merluza de cola	0,030	0,206	0,007	0,281	0,006	0,009	-	-	0,010	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10 Robalo	-	0,452	0,027	-	0,000	-	0,008	0,613	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11 Peces bentónicos	-	0,433	0,025	0,372	-	0,061	0,023	0,167	0,035	0,428	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12 Ballena jorobada	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13 Cefalópodos	0,041	0,247	0,003	0,117	0,007	0,006	0,625	0,102	1,809	-	0,301	-	0,094	-	-	-	0,112	-	-
14 Sardina	0,010	0,217	0,003	0,144	0,009	0,008	0,362	0,053	1,235	-	-	0,929	-	-	-	-	-	-	-
15 Langostinos	-	0,075	0,002	0,041	0,003	0,013	0,123	0,024	0,241	0,016	0,041	0,684	0,055	-	-	-	-	-	-
16 Anfípodos	-	-	0,001	-	-	0,000	-	-	1,734	-	0,279	0,580	2,323	1,144	-	-	1,166	-	-
17 Bentos	-	-	0,002	0,049	-	0,004	-	0,074	1,099	0,184	0,202	-	0,840	-	0,014	-	0,065	0,110	-
18 Eufáusidos	-	-	0,000	0,035	0,003	0,000	-	-	0,923	-	-	1,062	0,712	0,195	-	-	-	-	-
19 Mesozooplancton	-	-	0,002	0,001	-	-	-	-	-	-	-	-	2,852	7,681	8,896	9,353	2,540	3,325	-
20 Fitoplancton	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,180	3,540	7,554	-	6,773	51,410

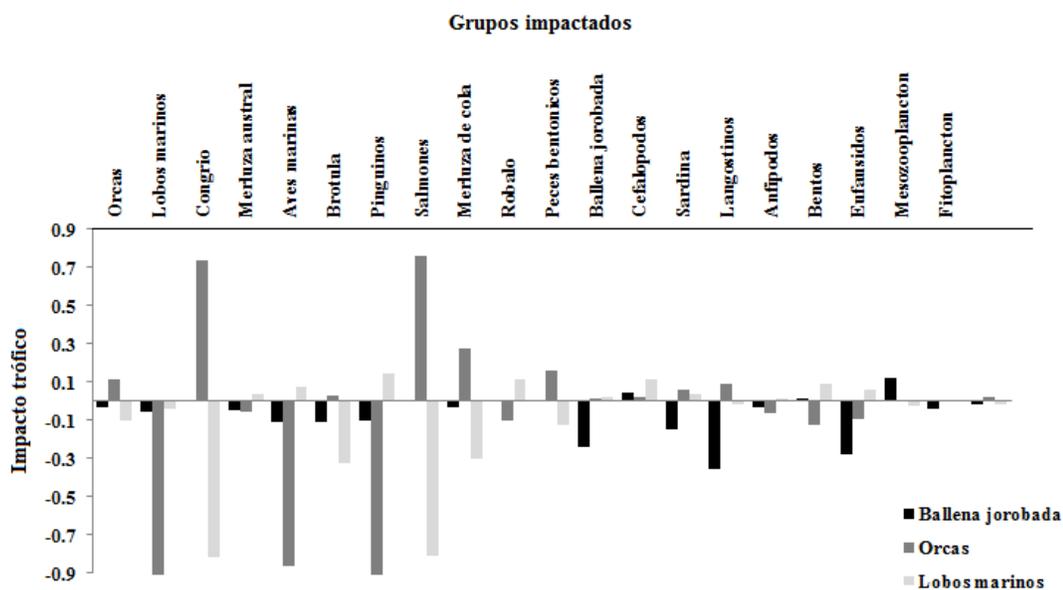


Figura 1: Impactos tróficos de los mamíferos marinos sobre los grupos funcionales del modelo del Área Marina Francisco Coloane.

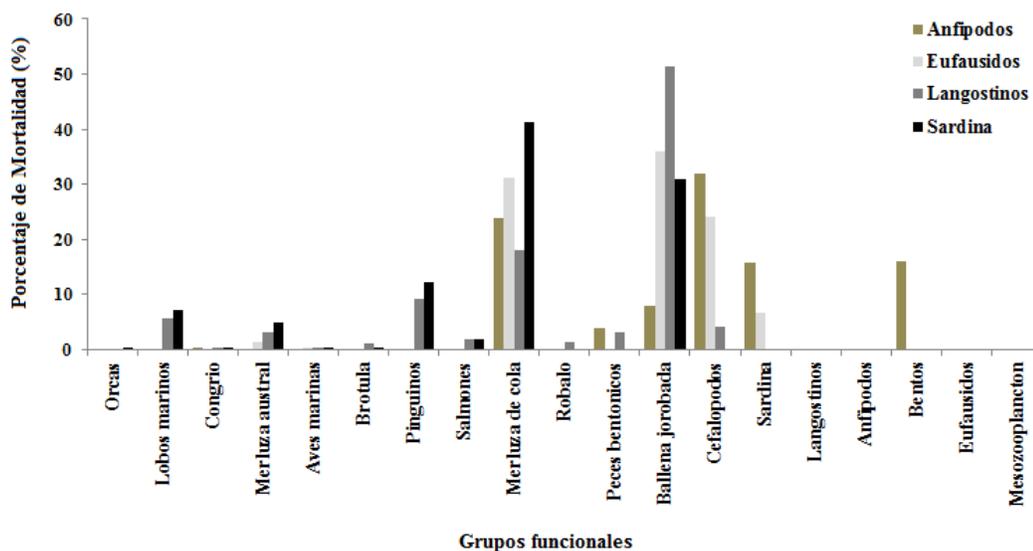


Figura 2: Porcentaje de mortalidad de las presas de la ballena jorobada, atribuido a sus diferentes depredadores en el Área Marina Francisco Coloane.

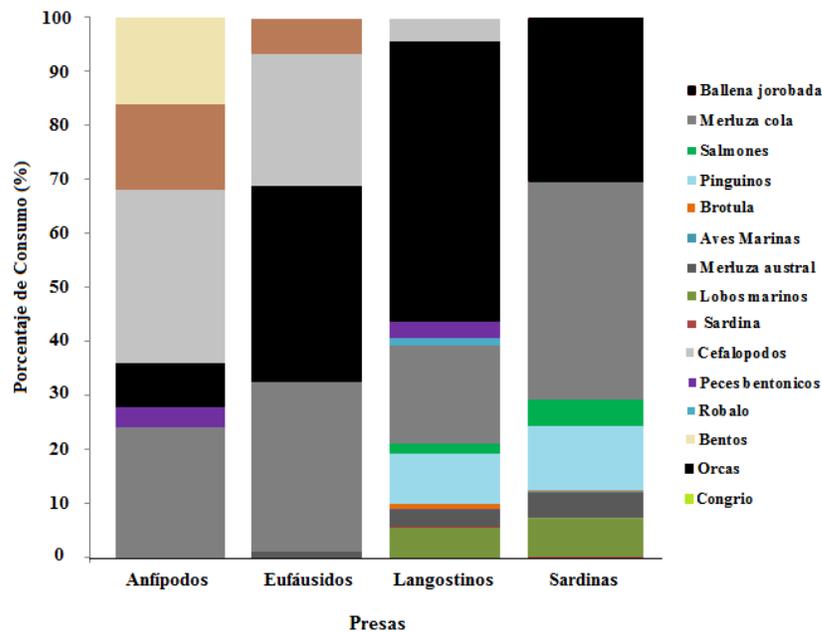


Figura 3: Porcentaje de consumo de las presas de la ballena jorobada realizado por los distintos grupos funcionales del sistema.

Índices estructurales y funcionales

Los valores de los índices estructurales estimados para todos los grupos funcionales se presentan en la Tabla 1. La ballena jorobada presentó una biomasa $3,36 \text{ t km}^2$ y un nivel trófico intermedio de 3,4, ubicándose bajo los otros grupos de mamíferos marinos y grandes depredadores. Los mayores valores de P/B y Q/B lo presentaron el fitoplancton y mesozooplancton respectivamente. Los valores mayores de R y R/B los presentó el mesozooplancton. A su vez, los valores de P/Q y P/R fueron mayores en los grupos de peces como salmones, peces bentónicos y congrio, y los mayores valores de R/As los presentaron los grupos de mamíferos y aves marinas.

La mayor ascendencia, capacidad de desarrollo y *overhead* la presentaron el mesozooplancton, el fitoplancton y el detritus, mientras que los valores menores los presentaron las aves marinas y el congrio (Tabla 3). La ballena jorobada presentó los mayores valores de

estos índices en comparación a los otros grupos de mamíferos marinos. En los índices de AMI y R_o los peces de nivel trófico intermedio presentaron los mayores valores. En los indicadores de rol ecológico destacó el mesozooplankton con el mayor valor de $(A/C)_{ext\ i}$, presentando la ballena jorobada el valor más alto comparado con los otros mamíferos marinos. Depredadores de nivel trófico alto como aves marinas, congrio y orcas presentaron altos valores de $A_{ext\ i}/A_0$ y de $(A/C)_0$.

Simulaciones con Ecosim

La remoción de la ballena jorobada del ecosistema del área de estudio, produjo la disminución de la biomasa relativa del congrio, del mesozooplankton, del bentos, del robalo, entre otros grupos y, el aumento de la biomasa relativa de la brótula, pingüinos, lobos marinos y la merluza austral entre otros grupos (Figura 4). Respecto a la biomasa relativa de las presas de la ballena jorobada, los langostinos y los eufáusidos aumentaron su biomasa en un 55% y 40% sobre su biomasa inicial respectivamente, manteniendo ese aumento en el tiempo. La biomasa relativa de la sardina y de los anfípodos disminuyó levemente (2%) manteniéndose en el tiempo (Figura 5).

Se encontraron diferencias significativas en los valores de $(A/C)_{ext\ i}$ después de la remoción de las ballenas jorobadas en el sistema ($W = 84$, $p < 0,01$). Los valores de A , C y Φ aumentaron en los grupos de mamíferos, aves y peces de alto nivel trófico (Tabla 3). La remoción de las ballenas influyó en la biomasa de peces de nivel trófico intermedio y alto como peces bentónicos, robalo, salmones y congrio, grupos que presentaron los valores más altos de AMI y R_o (Tabla 3).

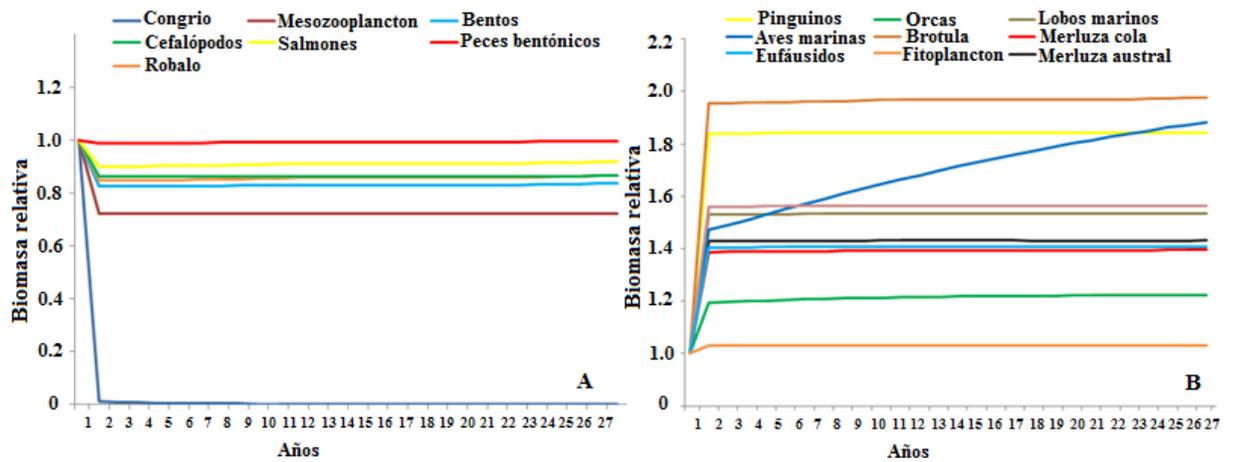


Figura 4: (A) Disminución y (B) aumento de la biomasa relativa de los grupos funcionales del Área Marina Francisco Coloane con la remoción de la ballena jorobada del ecosistema.

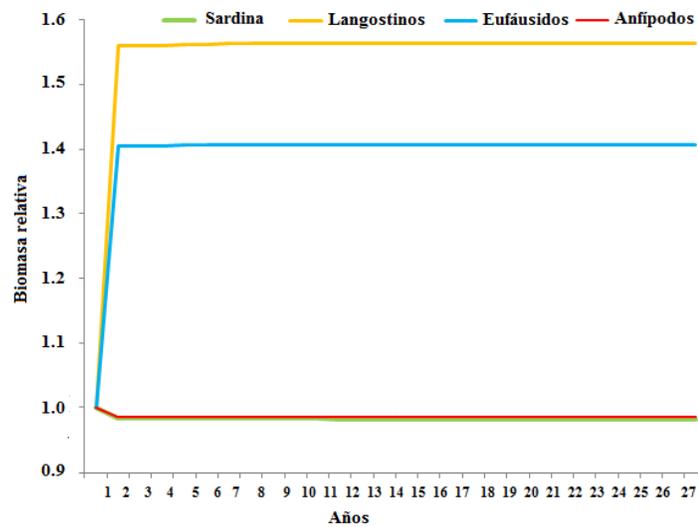


Figura 5: Cambios en la biomasa relativa de las presas de la ballena al remover a la ballena jorobada del ecosistema de Francisco Coloane.

Tabla 3: Índices funcionales e indicadores ecológicos de cada grupo funcional. Valores de los grupos en el modelo inicial y valores luego de la remoción (final) de las ballenas jorobadas del ecosistema del Área Marina Francisco Coloane.

Grupos funcionales	A	A final	C	C final	Φ	Φ final	AMI	AMI final	Ro	Ro final	$(A/C)_{ext\ i}$	$(A/C)_{ext\ i}$ final	$A_{ext\ i}/A_0$	$A_{ext\ i}/A_0$ final	$(A/C)_{ext\ i}/(A/C)_0$	$(A/C)_{ext\ i}/(A/C)_0$ final
Orcas	0,887	0,990	7,183	7,584	6,296	6,595	1,76	1,85	5,812	6,362	0,349	0,353	7976,452	7166,677	2,825	2,707
Lobos marinos	9,859	15,070	59,530	85,41	49,67	69,69	1,787	1,876	5,973	6,524	0,349	0,354	716,72	450,687	2,109	1,925
Congrio	0,575	-	3,372	-	2,797	-	2,847	-	17,227	-	0,349	-	12305,087	-	2,045	-
Merluza austral	7,749	9,733	48,470	59,85	40,72	50,11	1,935	1,905	6,922	6,717	0,349	0,354	912,15	728,066	2,184	2,176
Aves marinas	0,318	0,539	2,790	4,323	2,472	3,784	1,797	1,878	6,029	6,54	0,349	0,353	22250,572	13164,121	3,06	2,834
Brótula	1,015	1,605	6,325	10,63	5,31	9,027	2,5	2,214	12,182	9,15	0,349	0,353	6970,429	4420,184	2,173	2,341
Pingüinos	10,430	20,620	62,250	107,2	51,81	86,55	1,791	1,883	5,996	6,574	0,349	0,354	677,428	343,132	2,085	1,841
Salmones	7,827	2,489	29,770	22,32	21,94	19,83	3,409	1,462	30,231	4,312	0,349	0,354	903,05	2849,944	1,327	3,171
Merluza de cola	70,670	101,400	348,500	451	277,8	349,6	1,676	1,773	5,345	5,888	0,351	0,356	99,127	68,98	1,732	1,585
Robalo	7,954	4,648	32,45	22,45	24,49	17,8	3,202	2,79	24,582	16,278	0,349	0,353	888,615	1525,678	1,423	1,707
Peces bentónicos	15,180	10,090	60,69	57,78	45,5	47,69	3,171	2,202	23,831	9,039	0,349	0,354	465,14	702,271	1,395	2,026
Ballena jorobada	41,180	-	205,4	-	164,2	-	1,744	-	5,721	-	0,350	-	170,831	-	1,747	-
Cefalópodos	78,990	64,950	369,1	318,7	290,1	253,7	1,981	1,944	7,247	6,986	0,351	0,356	88,581	108,253	1,641	1,746
Sardina	128,200	119,300	532,3	525,3	404,1	406	2,108	1,963	8,23	7,124	0,352	0,357	54,195	58,48	1,46	1,571
Langostinos	228,500	367,400	920,1	1303,00	691,6	935,9	1,712	1,734	5,538	5,662	0,353	0,358	29,967	18,314	1,423	1,271
Anfípodos	221,600	222,700	1049	1046,00	827,5	822,9	1,566	1,549	4,788	4,705	0,356	0,361	30,931	30,863	1,686	1,696
Bentos	193,900	133,600	863,8	637,2	669,8	503,7	1,711	1,724	5,536	5,607	0,354	0,358	35,493	52,114	1,578	1,708
Eufáusidos	172,400	246,100	767,6	988	595,2	741,9	1,687	1,715	5,402	5,556	0,354	0,359	40,044	27,834	1,574	1,44
Mesozooplancton	1005,000	741,400	3801	3026,00	2796	2285	1,276	1,308	3,583	3,699	0,368	0,373	6,041	8,571	1,392	1,521
Fitoplancton	2275,000	2325,000	6503	6776,00	4227	4451	0,928	0,923	2,53	2,517	0,348	0,359	2,11	2,052	0,995	1,045
Detritus	2599,000	2707,000	4618	4,633,00	2019	1926	1,386	1,358	3,999	3,887	0,286	0,284	1,723	1,621	0,508	0,486

DISCUSIÓN

Los mamíferos marinos tienen efectos importantes en la estructura y función de los ecosistemas (Bowen 1997). Sin embargo, debido a la diversidad de presas consumidas por estos organismos (Barros & Clarke 2002, Trites & Spitz 2018), el rol que cumplen en un ecosistema particular podría variar según la especie en estudio. El modelo trófico de este trabajo fue construido para analizar el rol de la ballena jorobada en la red trófica del Área Marina Francisco Coloane. Este modelo obtuvo un alto índice de pedigrí (Morissette 2007), presentando consistencia ecológica en todos los grupos funcionales. Además, la matriz de dieta del modelo, la cual es considerada uno de los parámetros más importantes para la construcción de la red trófica (Christensen y col. 2005), fue construida principalmente (> 60% de la información) con información del contenido estomacal de peces obtenidos en la zona de estudio (Anexo 4, Hüne y col. 2018), así como de información de la dieta de organismos en esta zona (e.g. Acevedo y col 2011, Acevedo y col. 2014) y en la región de Magallanes (e.g. Rodríguez & Bahamonde 1986, Arancibia y col. 2010, Hüne & Vega 2015). Según el alto valor de pedigrí obtenido (> 0,6), la consistencia ecológica en los parámetros de los grupos funcionales y el origen y calidad de los datos, se puede considerar consistente la información entregada por el modelo de la red trófica del área de estudio.

En general, los resultados indican que el impacto ejercido por la ballena jorobada en la red trófica, fue bajo en comparación con los impactos negativos que ejercieron las orcas y lobos marinos, lo que sugiere que el impacto trófico que ejercen las distintas especies de mamíferos marinos, depende de su posición en la red trófica. Resultados similares han sido informados previamente, indicándose que los impactos tróficos ejercidos por distintas especies de la familia Balaenopteridae, son bajos en comparación con el impacto que ejercen grandes depredadores como las orcas y con el impacto ejercido por la industria pesquera (Gerber y col. 2009, Morissette y col. 2010). De la misma manera, para la zona sur de Chile (41° - 42°S) se ha

reportado que las orcas y lobos marinos ejercen un alto impacto trófico en comparación con especies de misticetos (Sepúlveda y col. 2016).

Para distintos ecosistemas se ha señalado que los mamíferos marinos son depredadores importantes, consumiendo grandes cantidades de presas (Bowen 1997, Keney y col. 1997). En este estudio el análisis del consumo de las presas de la ballena jorobada, indicó que las ballenas y la merluza de cola son importantes depredadores, siendo la ballena jorobada el depredador más importante para langostinos y eufáusidos, causando el 51% y 36% de su mortalidad total respectivamente, y la merluza de cola el principal depredador de sardinas (42% de su mortalidad total), seguido por las ballenas con un 31% de su mortalidad total. Morissette y col. (2006) reportaron para cetáceos en el golfo de Saint Lawrence en el Atlántico norte, un porcentaje de mortalidad por depredación de 40% sobre peces pelágicos, sin embargo, este porcentaje es atribuido a especies de odontocetos y misticetos, razón por la cual el consumo de peces sería mayor que el valor encontrado en el presente estudio. Los resultados indican que la mortalidad por depredación causada por las ballenas en el área de estudio, es mayor para especies constituyentes del zooplancton (i.e. langostinos y eufáusidos), lo cual está de acuerdo con el conocimiento que se tiene de su dieta en esta zona geográfica (ver Capítulo I, Acevedo y col. 2011, Haro y col. 2016).

Por otra parte, el modelo trófico reveló la existencia de una eventual interacción entre la ballena jorobada y la merluza de cola, al constituirse como importantes depredadores de presas similares. Al considerar que la merluza de cola es un recurso importante de la pesquería demersal austral (Arancibia y col. 2010), las decisiones de gestión y manejo de esta pesquería, deberían considerar analizar los impactos de un eventual cambio en la cuota de captura de este recurso, el cual de acuerdo a los resultados de impactos tróficos, afectaría indirectamente no solo a la población de ballena jorobada, sino también a los pingüinos, sardinas y merluzas australes. En general, estudios de interacciones entre mamíferos marinos y pesquerías, han sido basados en

especies que son consumidas por mamíferos marinos y a la vez son de interés para la industria pesquera (e.g. Punt & Butterworth 1995, Trites y col. 1997, Yodzis 1998, Yodzis 2001). Debido a que las ballenas jorobadas no consumen merluzas, no existiría competencia directa con esa pesquería demersal, sin embargo, eventualmente podría haber competencia a través de la red trófica entre estos dos depredadores. En este sentido, Trites y col. (1997) señalaron que si bien no existe competencia entre mamíferos marinos y la industria pesquera, podría existir competencia indirecta debido a una potencial sobreposición en los flujos tróficos que sustentan a ambos grupos, es decir, competencia indirecta por la producción primaria requerida. Sin embargo, los resultados encontrados indicaron que el impacto trófico de la ballena jorobada sobre la merluza de cola, y de las merluzas sobre las ballenas son bajos (-0,035 y -0.124), por tanto ambos consumos no estarían impactando negativamente a esas poblaciones.

A pesar de que el consumo de presas por parte de los mamíferos marinos ha sido reportado para distintos ecosistemas (e.g. Trites y col. 1997, Witteveen y col. 2006, Fortune y col. 2013), la comparación se dificulta debido a las distintas abundancias poblacionales de las especies consideradas en cada estudio. Por ejemplo, Kenney y col. (1997) indican para el Atlántico noreste, que misticetos y odontocetos (sobre 400.000 individuos) consumen 1,87 millones de toneladas de presas al año, siendo los peces (69%) las presas principales, seguidos por calamares (18%) y zooplancton (13%). Por su parte, para las aguas de Islandia, Sigurjónsson & Víkingsson (1997) estimaron que los cetáceos (330.000 individuos) consumen anualmente 2,9 millones de toneladas de crustáceos, 2,0 millones de toneladas de peces y 1,3 millones de toneladas de cefalópodos; y específicamente las ballenas jorobadas ($n = 1796$) consumirían 144,9 toneladas de peces y 135,1 toneladas de crustáceos. Asimismo, para la población de ballenas jorobadas ($n = 157$) en isla Kodiak en el Pacífico norte, Witteveen y col. (2006) reportan estimaciones de un consumo anual de 8830 toneladas de al menos dos especies de peces. Los resultados del presente estudio, indican que las ballenas jorobadas ($n = 93$) consumen 15816 toneladas de presas

anuales, con 5272 toneladas de langostinos, 4489 de eufáusidos, 4090 de sardinas y 1963 de anfípodos, a diferencia de otras zonas de alimentación, las ballenas en el estrecho de Magallanes consumirían principalmente zooplancton. Estos resultados podrían deberse al alto valor energético de los langostinos (Ciancio y col. 2007) en comparación con las otras presas disponibles en esta zona de alimentación. Para el área de estudio y utilizando un modelo bioenergético, Acevedo y col. (2014) calcularon un consumo de 12233 toneladas de presas anuales considerando 94 individuos de ballenas jorobadas. El modelo trófico aquí desarrollado reveló un mayor consumo de presas por parte de las ballenas. En este sentido, la diferencia entre ambos estudios en la biomasa consumida estaría relacionada a que se utilizaron distintos métodos de estimación de consumo, a las distintas presas consideradas en ambos estudios y a la cantidad consumida de cada una de esas presas.

Las ballenas jorobadas presentaron un nivel trófico intermedio de 3,4, alimentándose de presas de niveles tróficos entre 2,1 y 2,7. Este valor intermedio coincide con el nivel trófico promedio de $3,0 \pm 0,3$ estimado según la señal isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) (Haro 2013). Valores similares han sido indicados previamente para especies de la familia Balaenopteridae, las cuales presentan posiciones tróficas entre 3,2 y 3,7 (Pauly y col. 1998) y específicamente para ballenas jorobadas, se han reportado posiciones tróficas entre 3,3 y 4,0 dependiendo del área de alimentación (Witteveen y col. 2012). En este estudio, las ballenas consumieron solo el 6,7% de la producción primaria requerida anualmente y al considerarse los grupos de orcas y lobos marinos, los mamíferos marinos en el ecosistema de Francisco Coloane requieren 27,8% de la producción primaria total. Este valor es alto comparado con valores reportados en otros estudios, los que señalan que los mamíferos marinos requieren del 14,1% de la producción primaria en el golfo de Saint Lawrence en el Atlántico norte (Morissette y col. 2006), un 11,7% en el océano austral (Huntley y col. 1991) y entre un 11% y 18% en el océano Pacífico (Trites y col. 1997). Las diferencias en los valores de producción primaria se deberían al número de

especies considerado en cada estudio y a que la estimación se ve influenciada por el nivel trófico de cada presa, valor que varía en cada estudio (Kenney y col. 1997).

Índices estructurales y funcionales

Los requerimientos energéticos de un organismo incluyen los procesos de consumo, producción y respiración, y representan el equilibrio entre la energía consumida y la energía utilizada (Link 2010). De esta manera, las tasas vitales de P/B, Q/B y R/B están fuertemente relacionadas con el tamaño corporal de los organismos y con su biomasa (Pauly 1989, Brey & Clarke 1993), encontrándose mayores valores en los niveles tróficos bajos (Link 2010). En este estudio, los resultados siguieron la tendencia esperada, indicando que los mayores valores de P/B, Q/B, R/B y R se encontraron en los niveles tróficos bajos (i.e. fitoplancton y mesozooplancton), sugiriendo que la biomasa en esos niveles tróficos se renueva rápidamente dentro del sistema. Por otra parte, el índice P/Q, que indica el alimento asimilado (Christensen y col. 2005), fue alto en los grupos de peces, al igual que los valores de P/R. Estos resultados indican que los peces presentaron una alta tasa de asimilación o también llamada tasa de eficiencia bruta, transfiriendo gran cantidad de energía a través de la red trófica en comparación a los otros grupos funcionales del sistema (Christensen & Pauly 1992, Link 2010). Los mayores valores de R/As los presentaron los grupos de mamíferos y aves marinas siguiendo la tendencia esperada para depredadores superiores, cuya producción es relativamente baja (Christensen y col. 2005).

Los resultados encontrados en estos índices estructurales sugieren que en el Área Marina Francisco Coloane la estructura de la red trófica está determinada principalmente por organismos de niveles tróficos bajos (i.e. fitoplancton y mesozooplancton), presentando los grupos de peces una función relacionada con la transferencia de energía dentro de la red. Este resultado está de acuerdo con lo propuesto para el área de estudio, zona de surgencia donde se ha registrado alta productividad primaria en los meses de primavera y verano, con altos valores de biomasa

fitoplanctónica (Saggiomo y col. 2011) y cadenas tróficas formadas por grandes diatomeas (> 20 μm), características de zonas productivas (Iriarte y col. 1993, Antezana 1999). Así, estos factores provocan las condiciones necesarias para el aumento de la biomasa zooplanctónica, desarrollándose una red sustentada por niveles tróficos bajos, promoviendo la llegada de grandes depredadores como pingüinos de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), albatros de ceja negra (*Thalassarche melanophrys*), lobo fino austral (*Arctocephalus australis*), lobo marino común (*Otaria flavescens*) y ballenas jorobadas a la zona de estudio.

Los índices funcionales estimados señalaron que los mayores valores de ascendencia, capacidad de desarrollo y *overhead* se encontraron en los grupos de nivel trófico bajo (i.e. fitoplancton y mesozooplancton). Sin embargo, de acuerdo a su nivel trófico relativo, la ballena jorobada presentó los valores más altos de estos índices entre los grupos de mamíferos marinos, y entre los depredadores superiores destacan sus valores junto a los de la merluza de cola. Utilizando la teoría de la información para cuantificar la organización de una red trófica, Robert Ulanowicz señaló que la ascendencia corresponde al grado de organización de la red trófica, la capacidad de desarrollo es el mayor valor que puede tener la ascendencia y el *overhead* corresponde a una medida de la energía en reserva del ecosistema (Scharler 2008, Ulanowicz 2009). La estimación de estos índices indica que la organización del ecosistema de Francisco Coloane, está determinada por los organismos de niveles tróficos bajos, y entre los grupos de mamíferos marinos, las ballenas jorobadas presentan alta contribución al orden y organización del ecosistema. Estos resultados son similares a lo indicado en el golfo de California, donde los niveles tróficos inferiores fueron los grupos con mayores valores de A, C y Φ (Riofrío-Lazo y col. 2013, Hernández-Padilla y col. 2017), contribuyendo al orden y desarrollo del sistema.

Los índices AMI y Ro, relacionados a los flujos de energía entre los grupos (Ulanowicz 1986, Ulanowicz & Abarca-Arenas 1997), fueron altos en los peces de nivel trófico intermedio,

indicando la importancia de estos grupos en el traspaso de los flujos de energía en la red trófica del Área Marina. Estos resultados reafirman lo encontrado con los índices estructurales para los grupos de peces y su relación con la transferencia de energía en el sistema, y son similares a lo reportado en el ecosistema al sureste del golfo de California, donde peces del orden clupeiformes, fueron el grupo con mayor A y Ro, indicándose su relación con la estructura de los flujos en ese sistema (Hernández-Padilla y col. 2017).

Los indicadores de rol ecológico estimados en este estudio, señalaron que el mesozooplankton presentó el mayor valor de $(A/C)_{ext\ i}$, seguido por los grupos de anfípodos y eufáusidos. Este indicador revela un cambio relativo en la ascendencia cuando un grupo es extraído del sistema, por tanto, estos resultados demuestran que los niveles tróficos inferiores poseen un rol relevante en el desarrollo y organización del ecosistema en estudio, algo similar a lo reportado en el ecosistema del sureste del golfo de California, donde el zooplankton presentó el valor más alto de $(A/C)_{ext\ i}$ (Hernández-Padilla y col. 2017). Por su parte, Riofrío-Lazo y col. (2013) encontraron el valor más alto de este índice en el fitoplancton y valores intermedios en cetáceos. En este estudio, la ballena jorobada presentó el valor más alto de este índice entre los grupos de mamíferos, valor que junto a la alta ascendencia, sugieren una importante contribución en el orden y desarrollo del ecosistema. Depredadores de nivel trófico superior como aves marinas, congrios y orcas presentaron altos valores de $A_{ext\ i}/A_0$ y de $(A/C)_0$, sugiriendo que la remoción de estos grupos provocaría un cambio en la ascendencia del ecosistema con respecto al estado original (i.e. sin remoción). Resultados similares han sido reportados para grupos de niveles tróficos altos, como peces al sureste del golfo de California (Hernández-Padilla y col. 2017), tiburones y cetáceos odontocetos en la zona norte del mismo golfo (Riofrío-Lazo y col. 2013).

Simulaciones con Ecosim

La remoción de las ballenas jorobadas produjo cambios en la biomasa relativa de los grupos, destacando la extinción del congrio al segundo año de remoción y la disminución de la biomasa del mesozooplankton en un 20% respecto a su biomasa en el modelo inicial. Por otro lado, grupos como la brótula, pingüinos y aves marinas aumentaron considerablemente su biomasa relativa (i.e. sobre un 80% de la biomasa inicial), al igual que grandes depredadores como merluzas y lobos marinos, los que aumentaron su biomasa relativa en un 40% y 50% respectivamente. Estos resultados sugieren que el aumento en la biomasa de depredadores como lobos y aves marinas, tendría un impacto significativo en reducción de biomasa del congrio, robalo, peces bentónicos, salmones y cefalópodos, organismos que son parte de la dieta de estos depredadores (Zavalaga y col. 1998, Sielfield 1999, Naya y col. 2002, Arata & Xavier 2003, Acevedo y col. 2014). Además, los altos impactos tróficos encontrados en los lobos marinos sobre el congrio y peces como los salmones, confirman el impacto que tendría un aumento en la biomasa de lobos marinos sobre estos grupos. En este sentido, para el Área Marina Francisco Coloane, Acevedo y col. (2014) han reportado que la dieta de los lobos marinos estaría compuesta principalmente por peces y cefalópodos. Resultados similares fueron obtenidos por Sepúlveda y col. (2016) en la región de Los Lagos en el sur de Chile, señalando que los peces demersales como congrios y merluzas tienen una alta contribución en la dieta de los lobos marinos (i.e. entre 67% y 77% de la dieta).

El aumento en la biomasa relativa de grupos como pingüinos, aves marinas, brótulas y merluzas, se debería principalmente a que la remoción de ballenas, provocó un aumento en la biomasa de langostinos y eufáusidos (55% y 40% de la biomasa inicial, respectivamente), presas importantes para estos grupos depredadores del ecosistema (Rodríguez & Bahamonde 1986, Acevedo y col. 2014). No obstante, estudios que analizan el impacto de la eliminación de ballenas producto de la industria ballenera, demuestran que la remoción de un gran depredador

no necesariamente produce un aumento en la abundancia de organismos que consumen las mismas presas (Ballance y col. 2006). En este sentido, la “hipótesis de exceso de krill” propuesta por Laws (1977) luego de la disminución en las poblaciones de ballena debido a la caza, señaló que la remoción de ballenas provocaría un exceso de krill en el ecosistema Antártico, promoviendo la abundancia de otras especies consumidoras del crustáceo. Sin embargo, aunque existen evidencias del aumento de algunas poblaciones de pingüinos, lobos y focas antárticas (Payne 1977, Rootes 1988), estudios con series de tiempo demuestran variaciones en la abundancia poblacional de estos grandes depredadores, a pesar de la eliminación de ballenas en aguas Antárticas (Boveng & Bengtson 1997, Cameron & Siniff 2004), indicando además que la abundancia de krill se debería principalmente a factores como el reclutamiento, la cobertura de hielo y factores físicos y biológicos, más que a la ausencia o presencia de ballenas en el sistema (Fraser & Hofmann 2003, Ballance y col. 2006).

Finalmente, la remoción de las ballenas provocó diferencias significativas en los valores del índice ecológico $(A/C)_{ext}$, indicando que la ballena jorobada tiene una contribución significativa en el orden del ecosistema. De igual manera, la remoción influyó en la biomasa de peces de niveles tróficos intermedio y alto (e.g. robalo, peces bentónicos, salmones y congrio), grupos funcionales que presentaron los valores más altos de AMI y Ro, índices relacionados con las vías de flujos de energía en el ecosistema. Al disminuir los valores de estos índices con la remoción de las ballenas, los resultados sugieren que las vías de flujos de energía del sistema son menos limitadas en ausencia de ballenas (Ulanowicz & Abarca-Arenas 1997). De esta manera, los resultados encontrados con la remoción de la ballena jorobada, reafirman su rol en el orden y desarrollo del ecosistema de Francisco Coloane.

En conclusión, en el ecosistema del Área Marina Francisco Coloane la ballena jorobada posee un nivel trófico intermedio, siendo el depredador más importante para langostinos y eufáusidos; y el segundo depredador en importancia para las sardinas, luego de la merluza de

cola. Sin embargo, el impacto ejercido por las ballenas fue bajo en comparación con los impactos negativos que ejercen las orcas y lobos marinos, sugiriendo que el impacto trófico que ejercen los mamíferos marinos depende de su posición en la red trófica. Debido a que fluctuaciones en la abundancia de los organismos pueden afectar a los otros componentes de una comunidad (Jordan y col. 2006), y de acuerdo a la eventual interacción entre la ballena jorobada y la merluza de cola revelada por el modelo, se sugiere considerar en el manejo de la pesquería demersal austral, los impactos tróficos directos e indirectos que provocaría un cambio en la cuota de captura de este recurso.

Por último, los índices estimados sugieren que (1) la organización y desarrollo de la trama trófica estaría determinada por grupos de nivel trófico inferior, (2) los grupos de peces poseen una función relacionada con la transferencia de energía dentro de la red y (3) la remoción de ballenas jorobadas sugirió que éstas tienen una contribución significativa en el orden del ecosistema en la zona de estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, J. Aguayo-Lobo, A. Pastene, L. 2006. Filopatría de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*, Borowski 1781), al área de alimentación del estrecho de Magallanes. Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 41: 11-19.
- Acevedo, J. Plana, J. Aguayo-Lobo, A. Pastene, L. 2011. Surface feeding behaviors in the Magellan Strait humpback whales. Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 46(3): 483-490.
- Acevedo, J. Haro, D. Riccialdelli, L. Aguayo-Lobo, A. Gende, S. Hendrix, N. Carabeo, J. 2014. Diagnóstico de las relaciones predador-presa en el Área Marina Costera Protegida Francisco Coloane. Informe Final. Fundación Cequa.
- Aguayo-Lobo, A. Acevedo, J. Cornejo, S. 2011. La ballena jorobada, Conservación en el Parque Marino Francisco Coloane. Ocho Libros, Santiago.
- Allen, K.R. 1971. Relation between production and biomass. J. Fish. Res. Board Can. 28: 1573-1581.
- Antezana, T. 1999. Plankton of Southern Chilean fjords: trends and linkages. Sci. Mar. 63(1): 69-80.
- Aracena, C. Lange, C.B. Iriarte, J.L. Rebolledo, L. Pantoja, S. 2011. Latitudinal patterns of export production recorded in surface sediments of the Chilean Patagonian fjords (41-55°S) as a response to water column productivity. Cont. Shelf Res. 31: 340-355.
- Arancibia, H. Neira, S. Barros, M. Gatica, C. Zúñiga, M.J. Alarcón, R. Acuña, E. 2010. Formulación e implementación de un enfoque multiespecífico de evaluación de stock en recursos demersales de la zona sur austral - Fase I. Informe Final Proyecto FIP 2008-23. Universidad de Concepción/Instituto de Investigación Pesquera.
- Arata, J. Xavier, J.C. 2003. The diet of black-browed albatrosses at Diego Ramirez Islands, Chile. Polar Biol. 26: 638-647.
- Arata, J.A. Vila, A.R. Matus, R. Droguett, D. Silva-Quintas, C. Falabella, V. Robertson, G. Haro, D. 2014. Use and exploitation of channel waters by the black-browed albatross. Polar Biol. 37: 565-571.
- Arreguín-Sánchez, F. 2014. Adaptabilidad y sostenibilidad: un enfoque holístico hacia el manejo de ecosistemas acuáticos explotados. Cienc. Pesquera. 22(1): 89-101.
- Aydin, K.Y. McFarlane, G.A. King, J.R. Megrey, B.A. Myer, K.W. 2005. Linking oceanic foodwebs to coastal production and growth rates of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.), using models on three scales. Deep-Sea Res. II. 52: 757-780.

- Ballance, L. Pitman, R.L. Hewitt, R.P. Siniff, D.B. Trivelpiece, W.Z. Clapham, P.J. Brownell JR R.L. 2006. The removal of large whales from the Southern Ocean: evidence for long-term ecosystem effects?. En J.A. Estes, D.P. Demaster, D.F. Doak, T.E. Williams, JR R.L. Brownell (eds), Whales, whaling and ocean ecosystems. pp 215-230. University of California Press, Berkeley.
- Barros, N. B. Clarke, M.R. 2002. Diet. En W.F. Perrin, B. Wursig y H.G.M. Thewissen (eds), Encyclopedia of Marine Mammals. pp 323-327. Academic Press, San Diego.
- Barros, M. Neira, S. Arancibia, H. 2014. Trophic interactions n northern Chile upwelling ecosystem, year 1997. Lat. Am. J. Aquat. Res. 42(5): 1109-1125.
- Blanco, J.L. Frangópulos, M. Hamame, M. Rosales, S. Torres, R. Valle-Levison, A. 2007. Análisis y Diagnóstico de las principales características oceanográficas del Área Marina Costera Protegida Francisco Coloane. Informe Final. Fundación Cequa.
- Botkin, D.B. Miller, R.S. 1974. Mortality rates and survival of birds. Amer. Naturalist. 108: 181-192.
- Boveng, P.L. Bengtson, J.L. 1997. Crabeater seal cohort variation: demographic signal or statistical noise?. En B. Battaglia, J. Valencia y D.W.H. Walton (eds), Antarctic communities. Species, structure and survival. pp 241-247. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bowen, W.D. 1997. Role of marine mammals in aquatic ecosystems. Mar. Ecol. Prog. Ser. 158: 267-274.
- Bredesen, E.L. 2003. Krill and the Antarctic: finding the balance. MSc thesis. University of British Columbia, Canada.
- Brey, T. Clarke, A. 1993. Population dynamics of marine benthic invertebrates in Antarctic and subantarctic environments: are there unique adaptations?. Antarctic Sci. 5: 253-266.
- Cameron, M.F. Siniff, D.B. 2004. Age-specific survival, abundance, and immigration rates of a Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*) population in McMurdo Sound, Antarctica. Can. J. Zool. 82: 601-615.
- Canales C. Gálvez, P. Escobar, V. Tascheri, R. Céspedes, R. Quiroz, J.C. 2008. Investigación evaluación de stock y CTP regionalizada merluza de cola, 2008. Informe Final Proyecto BIP 30066301-0. Instituto de Fomento Pesquero.
- Chong, J. Cortes, N. Galleguillos, E. Oyarzún, C. 2001 Estudio biológico pesquero del recurso pulpo en la X y XI regiones. Informe final Proyecto FIP 99-20. Universidad Católica e la Santiima Concepción.
- Christensen, V. Pauly, D. 1992. ECOPATH II-A system for balancing steadystate ecosystem models and calculating network characteristics. Ecol. Modell. 61: 169-185.
- Christensen, V. Walters, C. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. Ecol Modell. 172: 109-139.

- Christensen, V. Walter, C.J. Pauly, D. 2005. Ecopath with Ecosim: a User's Guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver.
- Ciancio, J.E. Pascual, M.A. Beauchamp, D.A. 2007. Energy density of Patagonian aquatic organisms and empirical predictions based on water content. *Trans. Am. Fish. Soc.* 136: 1415-1422.
- Cousseau, M.B. Perrotta, R.G. 2008. *Sprattus fuegensis* (Sardina fueguina). En Atlas de Sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino.
- Croll, D.A. Tershy, B.R. Hewitt, R. Demer, D. Hayes, S. Fiedler, P. Popp, J. Lopez, V.L. 1998. An integrated approach to the foraging ecology of marine birds and mammals. *Deep-Sea Res. II.* 45: 1353-1371.
- Croll, D.A. Kudella, R.M. 2006. Ecosystem impact of the decline of large whales in the North Pacific. En J.A. Estes, D.P. Demaster, D.F. Doak, T.E. Williams, JR R.L. Brownell (eds), *Whales, whaling and ocean ecosystems*. pp 202-214. University of California Press, Berkeley.
- De Andrade, R. 2006. Introducción. En Ocho Libros (eds), *Conservación de la biodiversidad de importancia mundial a lo largo de la costa Chilena*. pp 21-25. Salesianos S.A, Santiago.
- Dudley, N. 2008. Directrices para la aplicación de las categorías de gestión de áreas protegidas. UICN, Gland.
- Estes, J.A. Palmisano, J.F. 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science.* 185: 1058-1060.
- Estes, J.A. Duggins, D.O. 1995. Sea otters and kelp forests in Alaska: generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecol. Monogr.* 65: 75-100.
- Estes, J. A. Tinker, M.T. Williams, T.M. Doak, D.F. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science.* 282: 473-476.
- Fay, F.H. Stoker, S.W. 1982. Reproductive success and feeding habits of walrus taken in 1982 spring harvest, with comparisons from previous years. *Final Rep Eskimo Walrus Comm*, Nome.
- Ford, J.K.B. 2002. Killer Whale. En W.F. Perrin, B. Wursig y H.G.M. Thewissen (eds), *Encyclopedia of Marine Mammals*. pp 669-676. Academic Press, San Diego.
- Ford, J.K.B. 2018. Killer Whale. En B. Würsig, J.G.M. Thewissen y K.M. Kovacs (eds), *Encyclopedia of Marine Mammals*. pp 531-537. Academic Press, San Diego.
- Fortune, S.M.E. Trites, A.W. Mayo, C.A. Rosen, D.A.S. Hamilton, P.K. 2013. Energetic requirements of North Atlantic right whales and the implications for species recovery. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 478: 253-272.
- Fraser, W.R. Hofmann, E.E. 2003. A predator's perspective on causal links between climate change, physical forcing and ecosystem response. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 265: 1-15.

- Funtowicz, S.O. Ravetz, J.R. 1990. Uncertainty and quality in Science for policy. Kluwer, Dordrecht
- Gerber, L.R. Morissette, L. Kaschner, K. Pauly, D. 2009. Should whales be culled to increase fishery yield?. *Science*. 323: 880-881.
- Guerra, A. Castro, B.G. Nixon, M. 1991. Preliminary study on the feeding by *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae). *Bull. Mar. Sci.* 49: 309-311.
- Gibbons, J. Capella, J. Valladares, C. 2003. Rediscovery of a humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) feeding ground in the Straits of Magellan, Chile. *J. Cetac. Res. Manage.* 5(2): 203-208.
- González, H. Graeve, M. Silva, K. Castro, N. Iriarte, J. Osman, L. Daneri, G. Vargas, C. 2016. Carbon flow through the pelagic food web in southern Chilean Patagonia: relevance of *Euphausia vallentini* as a key species. *Mar. Ecol.* 557: 91-110.
- Hamame, M. Antezana, T. 2010. Vertical diel migration and feeding of *Euphausia vallentini* within southern Chilean fjords. *Deep-Sea Res. II.* 57: 642-651.
- Haro, D. 2013. Relaciones tróficas de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Área Marina Costera Protegida Francisco Coloane, estrecho de Magallanes. Tesis de Magíster en Ciencias. Universidad de Magallanes, Chile.
- Haro, D. Aguayo-Lobo, A. Acevedo, J. 2013. Características oceanográficas y biológicas de las comunidades del plancton y necton del Área marina costera Protegida Francisco Coloane: una revisión. *An. Inst. Patagonia.* 41(1): 77-90.
- Haro, D. Riccialdelli, L. Acevedo, J. Aguayo-Lobo, A. Montiel, A. 2016. Trophic ecology of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Magellan Strait using carbon and nitrogen stable isotopes. *Aquat. Mamm.* 42(2): 233-244.
- Hernández-Padilla, J.C. Ruíz-Barreiro, M. Salcedo-Bojórquez, S. Espinosa-Romero, M.J. Zetina-Rejon, M.J. Arreguín-Sánchez, F. 2017. The Ecological Role of *Opisthonema libertate* and *Cetengraulis mysticetus* on Ecosystem Order in The Southeastern Gulf of California, Mexico. *Turk. J. Fish. Aquat. Sc.* 17: 713-724.
- Heymans, J.J. Guénette, S. Christensen, V. 2007. Evaluating network analysis indicators of ecosystem status in the Gulf of Alaska. *Ecosystems.* 10: 488-502.
- Heymans, J.J. Coll, M. Link, J. Mackinson, S. Steenbeek, J. Walters, C. Christensen, V. 2016. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecol Modell.* 331: 173-184.
- Hüne, M. Vega, R. 2015. Spatial variation in the diet of *Patagonotothen tessellata* (Pisces, Nototheniidae) from the fjords and channels of southern Chilean Patagonia. *Polar Biol.* 38(10): 1613-1622.

- Hüne, M. Davis, E. Murcia, S. Gutiérrez, D. Haro, D. 2018. Trophic relationships of a subtidal fish assemblage in the Francisco Coloane Coastal Marine Protected Area, southern Chilean Patagonia. *Polar Research*. 37(1): 1435-107.
- Huntley, M.E. Lopez, M.D.G. Karl, D.M. 1991. Top predators in the Southern Ocean: A major leak in the biological carbon pump. *Science*. 253: 64-66.
- Ibáñez, C.M. Chong, J. 2008. Feeding ecology of *Enteroctopus megalocyathus* (Gould 1852) (Cephalopoda: Octopodidae). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 88: 793-798.
- Iriarte, J.L. Uribe, J.C. Valladares, C. 1993. Biomass of size-fractionated phytoplankton during the spring–summer season in the Southern Chile. *Bot. Mar.* 36: 443-450.
- Jordán, F. Liu, W.C. Davis, A.J. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*. 112: 535-46.
- Karas, P. Gorny, M. Alarcón-Muñoz, R. 2007. Experimental studies on the feeding ecology of *Munida subrugosa* (White, 1847) (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the Magellan region, southern Chile. *Sci. Mar.* 71: 187-190.
- Kenney, R.D. Scott, G.P. Thompson, T.J. Winn, H.E. 1997. Estimates of prey consumption and trophic impacts of cetaceans in the USA Northeast continental shelf ecosystem. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 22: 155-171.
- Laws, R.M. 1977. Seals and whales of the Southern Ocean. *Philos. Trans. Royal Soc. B.* 279: 81-96.
- Licandeo, R.R. Barrientos, C.A. González, M.A. 2006. Age, growth rates, sex change and feeding habits of notothenioid fish *Eleginops maclovinus* from the central-southern Chilean coast. *Environ. Biol. Fish.* 77: 51-61.
- Link, 2010 J.S. Link Adding rigor to ecological network models by evaluating a set of pre-balance diagnostics: a plea for PREBAL. *Ecol. Model.* 221: 1582-1593.
- Martin, J.P. Bastida, R. 2008. Contribución de las comunidades bentónicas en la dieta del róbalo (*Eleginops maclovinus*) en la ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 36(1): 1-13.
- Molenaar, E.J. 2002. Ecosystem-based fisheries management, commercial fisheries, marine mammals and the 2001 Reykjavik declaration in the context of international law. *Int. J. Mar. Coast. Law.* 17: 561-595.
- Montecinos, S. Castro, L. Neira, S. 2016. Stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and trophic position of Patagonian sprat (*Sprattus fuegensis*) from the Northern Chilean Patagonia. *Fish. Res.* 179: 139–147.
- Morissette, L. 2007. Complexity, cost and quality of ecosystem models and their impact on resilience: a comparative analysis, with emphasis on marine mammals and the Gulf of St. Lawrence. PhD thesis. University of British Columbia, Canada.

- Morissette, L. Hammill, M.O. Savenkoff, C. 2006. The trophic role of marine mammals in the northern gulf of St. Lawrence. *Mar. Mamm. Sci.* 22: 74-103.
- Morissette, L. Kaschner, K. Gerber, L.R. 2010. Ecosystem models clarify the trophic role of whales off Northwest Africa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 404: 289-302.
- Naya, D.E. Arim, M. Vargas, R. 2002. Diet of South American fur seals (*Arctocephalus australis*) in Isla de Lobos, Uruguay. *Mar. Mamm. Sci.* 18: 734-745.
- Neira, S. Arancibia H. Cubillos L. 2004. Comparative analysis of trophic structure of commercial fishery species off central Chile in 1992 and 1998. *Ecol. Modell.* 172: 233-248.
- Neira, S. Arancibia, H. Barros, M. Castro, L. Cubillos, L. Niklitschek, E. Alarcón, R. 2014. Rol ecosistémico de sardina austral e impacto de su explotación en la sustentabilidad de otras especies de interés comercial. Informe Final Proyecto FIP 2012-15. Universidad de Concepción.
- Niklitschek, E.J. Toledo, P. 2011. Evaluación cuantitativa del estado trófico de salmónidos de vida libre en el Fiordo Aysén, XI Región. Informe Final Proyecto FIP 2008-30. Universidad Austral de Chile.
- Palomares M.L. Pauly, D. 1989. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 40: 259-273.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationship between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 39(2): 175-192.
- Pauly, D. 1989. Food consumption by tropical and temperate fish populations: some generalizations. *J. Fish. Biol.* 35: 11-20.
- Pauly, D. Trites, A. Capuli, E. Christensen, V. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES J. Mar. Sci.* 55: 467-481.
- Payne, M.R. 1977. Growth of a fur seal population. *Phil. Trans. Royal Soc. B.* 279: 67-79.
- Pequeño, G. Pavés, H. Bertrán, C. Vargas-Chacoff, L. 2010. Seasonal limnetic feeding regime of the robalo *Eleginops maclovinus* (Valenciennes 1830), in the Valdivia river, Chile. *Gayana.* 74(1): 47-56.
- Pool, H. Balbontín, F. Montenegro, F. Cortés, N. Arriaza, M. 1997. Interacciones tróficas en recursos demersales en la zona sur-austral. Informe Técnico Proyecto FIP 94-43. Instituto de Fomento Pesquero.
- Punt, A.E. Butterworth, D.S. 1995. The effects of future consumption by the Cape fur seal on catches and catch rates of the Cape hakes. 4. Modelling the biological interaction between Cape fur seals *Arctocephalus pusillus pusillus* and Cape hakes *Merluccius capensis* and *M. paradoxus*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 16: 255-285.
- Quiroz, J.C. Canales, C. Ojeda, V. 2008. Investigación evaluación de stock y CTP merluza del sur, 2008. Informe Final Proyecto BIP 30066247-0. Instituto de Fomento Pesquero.

- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Radl, A. Culik, B.M. 1999. Foraging behaviour and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): a comparative study of two colonies in southern Chile. *Mar Biol.* 133: 381-393.
- Reyes, P. Hüne, M. 2012a. Merluza austral. En Ocho Libros (eds), Peces del sur de Chile. pp 242-243. Santiago.
- Reyes, P. Hüne, M. 2012b. Brótula. En Ocho Libros (eds), Peces del sur de Chile. pp 244-245. Santiago.
- Reyes, P. Hüne, M. 2012c. Merluza de cola. En Ocho Libros (eds), Peces del sur de Chile. pp 240-241. Santiago.
- Riofrío-Lazo, M. Arreguín-Sánchez, F. Zetina-Rejón, M.J. Escobar-Toledo, F. 2013. The ecological role of the Vaquita, *Phocoena sinus*, in the ecosystem of the Northern Gulf of California. *Ecosystems.* 16: 416-433.
- Ríos, C. Mutschke, E. Estay, E. Scabini, V. 1998. Estudio Investigación Antecedentes para Repoblamiento de Truchas XIIa Región. Informe Final. Universidad de Magallanes.
- Rodríguez, L. Bahamonde, R. 1986. Contribución al conocimiento de *Munida subrugosa* (White, 1847) de la XII Región, Chile. En P. Arana (eds), La pesca en Chile. pp 283-296. Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.
- Roman, J. Estes, J.A. Morissette, L. Smith, C.R. Costa, D. McCarthy, J. Nation, J.B. Nicol, S. Pershing, A. Smetacek, V. 2014. Whales as marine ecosystem engineers. *Front. Ecol. Environ.* 12: 377-85.
- Rootes, D.M. 1988. The status of birds at Signey Island, South Orkney Islands. *Br. Antarct. Surv. Bull.* 80: 87-119.
- Saborowski, R. Thatje, S. Calcagno, J.A. Lovrich, G.A. Anger, K. 2006. Digestive enzymes in the ontogenetic stages of the southern king crab, *Lithodes santolla*. *Mar. Biol.* 149: 865-873.
- Saggiomo, V. Santarpia, I. Saggiomo, M. Margiotta, F. Mangoni, O. 2011. Primary production processes and photosynthetic performance of a unique periantarctic ecosystem: the Strait of Magellan. *Polar Biol.* 34 (9): 1255-1267.
- Scharler, U.M. 2008. Systems ecology: ecological network analysis, ascendancy. En Jorgensen, S.E. Fath, B.D. (eds), *Encyclopedia of Ecology*. pp 1064-1071. Elsevier.
- Scolaro, J.A. Badano, L.A. 1986. Diet of the Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* during the chick-rearing period at Punta Clara, Argentina. *Cormorant.* 13: 91-97.

- Sepúlveda, M. Neira, S. Oliva, D. Pavés, H. Pavez, G. Santos, M. Sarmiento, R. 2016. Rol ecológico del lobo marino común en el territorio y aguas jurisdiccionales Chilenas. Informe final Proyecto FIP 2014-28. Universidad de Valparaíso.
- Sheaer, M. Evans, F. 1975. Feeding and gut structure of *Parathemisto gaudichaudi* (Guerin). J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 55: 641-656.
- Sigurjónsson, J. Víkingsson, G.A. 1998. Seasonal abundance and estimated food consumption by cetaceans in Icelandic and adjacent waters. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 22: 271-287.
- Sielfeld W. 1999. Estado del conocimiento sobre conservación y preservación de *Otaria flavescens* (Shaw, 1800) y *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) en las costas de Chile. Estudios Oceanológicos. 18: 81-96.
- Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passe in the landscape area?. Biol. Conserv. 83: 247-57.
- Stuart, V. 1986. Feeding and metabolism of *Euphausia lucens* (Euphausiacea) in the southern Benguela current. Mar. Ecol. 30: 117-125.
- Tapella, F. Romero, M.C. Lovrich, G.A. Chizzini, A. 2002. Life history of the galatheid crab *Munida subrugosa* in subantarctic waters of the Beagle Channel, Argentina. En A.J. Paul et al. (eds), Crabs in cold water regions: biology, management and economics. pp 115-134. University of Alaska Sea Grant AK-SG-02-01.
- Taylor, C.C. 1960. Temperature, growth and mortality; The Pacific cockle. JICES J. Mar. Sci. 26(1): 117-124.
- Taylor, M.H. Wolff, M. Vadas, F. Yamashiro, C. 2008. Trophic and environmental drivers of the Sechura Bay Ecosystem (Peru) over an ENSO cycle. Helgoland Mar. Res. 62: 15-32.
- Trites, A. Christensen, V. Pauly, D. 1997. Competition between fisheries and marine mammals for prey and primary production in the Pacific Ocean. J. Northwest Atlant. Fish. Sci. 22: 173-187.
- Trites, A.W. 2009. Predator-prey relationships. En W.F. Perrin, B. Wursig y H.G.M. Thewissen (eds), Encyclopedia of Marine Mammals. pp. 933-936. Academic Press, San Diego.
- Trites, A.W. Spitz, J. 2018. Diet. En B. Würsig, J.G.M. Thewissen y K.M. Kovacs (eds), Encyclopedia of Marine Mammals. pp 255-259. Academic Press, San Diego.
- Ulanowicz, R.E. 1986. Growth and development: Ecosystem phenomenology. Springer-Verlag, New York.
- Ulanowicz, R.E. Mann, K.H. 1981. Ecosystems under stress. En T. Platt, K.H. Mann y R.E. Ulanowicz (eds), Mathematical models in biological oceanography. pp 133-137. The UNESCO Press, Paris.

- Ulanowicz, R.E. Norden, J.S. 1990. Symmetrical overhead in flows networks. *Int. J. Syst. Sci.* 21(2): 429-437.
- Ulanowicz, R.E. Puccia, C.J. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses.* 5: 7-16.
- Ulanowicz, R.E. Abarca-Arenas, L.G. 1997. An informational synthesis of ecosystem structure and function. *Ecol. Modell.* 95: 1-10.
- Ulanowicz, R.E. 2009. The dual nature of ecosystem dynamics. *Ecol. Modell.* 220(16): 1886-1892.
- Venegas, C. Gibbons, J. Aguayo, A. Sielfeld, W. Acevedo, J. Amado, N. Capella, J. Guzmán. G. Valenzuela, C. 2002. Distribución y abundancia de lobos marinos (Pinnipedia: Otariidae) en la Región de Magallanes, Chile. *An. Inst. Patagonia Ser. Cs. Nat.* 30: 67-82.
- Vinuesa, J.H. Varisco, M. 2007. Trophic ecology of the lobster krill *Munida gregaria* in San Jorge Gulf, Argentina. *Investigaciones Marinas.* 35(2): 25-34.
- Vinuesa, J.H. Varisco, M.A. Balzi, P. 2013. Feeding strategy of early juvenile stages of the southern king crab *Lithodes santolla* in the San Jorge Gulf, Argentina. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 48: 353-363.
- Walters, C. Chistensen, V. Pauly, D. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fisher.* 7: 139-172.
- Watts, J. Tarling, G.A. 2012. Population dynamics and production of *Themisto gaudichaudii*, Amphipoda, Hyperiididae at South Georgia, Antarctica. *Deep-Sea Res. II.* 59-60: 117-129.
- Witteveen, B.H. Foy, R.J. Wynne, K.M. 2006. The effect of predation (current and historical) by humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on fish abundance near Kodiak Island, Alaska. *Fish. Bull.* 104: 10-20.
- Witteveen, B.H. Worthy, G.A.J. Foy, R.J. Wynne, K.M. 2012. Modeling the diet of humpback whales: an approach using stable carbon and nitrogen isotopes in a Bayesian mixing model. *Mar. Mamm. Sci.* 28: E233-E250.
- Wöhler, O.C. Giussi, A.R. García de la Rosa, S. Sanchez, F. Hansen, J.E. Cordo, H.D. Alvarez Colombo, G.L. Incorvaia, S. Reta, R. Abachian, V. 1999. Resultados de la campaña de evaluación de peces demersales australes efectuada en el verano de 1997. Informe técnico. INIDEP.
- Wöhler, O.C. Cassia, M.C. Hansen, J.E. 2001. Evaluación pesquera del bacalao austral (*Salilota australis*) del atlántico sudoccidental. *Rev. Invest. Desar. Pesqui.* 14: 23-36.
- Wolff, M. Soto, M. 1992. Population dynamics of *Cancer polyodon* in La Herradura Bay, northern Chile. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 85: 69-81.
- Yodzis, P. 1998. Local trophodynamics and the interaction of marine mammals and fisheries in the Benguela ecosystem. *J. Anim. Ecol.* 67: 635-58.

Yodzis, P. 2001. Must top predators be culled for the sake of fisheries?. *Trends Ecol. Evol.* 16: 78-84.

Zavalaga, C. Paredes, R. Arias, M. 1998. Dieta del lobo fino (*Arctocephalus australis*) y del lobo chusco (*Otaria byronia*) en la costa sur del Perú, en febrero de 1998. Instituto del Mar del Perú.

ANEXO 1: Valores de los parámetros de entrada del modelo del ecosistema del Área Marina Francisco Coloane. Valores en negrita fueron estimados por el programa Ecopath.

Grupos funcionales	Biomasa (t km²)	P/B (año⁻¹)	Q/B (año⁻¹)	EE	Capturas (t km²)
Orcas	0,065	0,118	7,760	0,000	-
Lobos marinos	0,189	0,238	29,184	0,259	-
Congrio	0,101	0,680	2,000	0,964	0,005
Merluza austral	1,931	0,310	2,074	0,952	0,005
Aves marinas	0,029	0,047	6,104	0,410	-
Brótula	0,116	0,828	3,500	0,886	0,001
Pingüinos	0,100	0,240	58,226	0,021	-
Salmones	0,353	2,210	6,500	0,990	-
Merluza de cola	3,731	1,220	11,300	0,449	0,003
Robalo	0,709	1,112	3,500	0,990	-
Peces bentónicos	1,194	1,560	4,010	0,990	-
Ballena jorobada	3,367	0,139	7,011	0,000	-
Cefalópodos	3,116	3,500	12,799	0,990	-
Sardina	6,575	3,000	9,251	0,990	-
Langostinos	11,506	1,330	11,600	0,990	-
Anfípodos	5,055	7,300	28,000	0,990	-
Bentos	9,735	2,700	11,640	0,990	0,290
Eufáusidos	6,308	2,960	16,200	0,990	-
Mesozooplankton	5,096	35,00	154,519	0,990	-
Fitoplancton	12,429	197,189	-	0,357	-
Detritus	1,000	-	-	0,152	-

ANEXO 2: Fuentes y referencias de los parámetros de entrada de cada grupo funcional del modelo trófico del Área Marina Francisco Coloane en el estrecho de Magallanes.

Grupo Funcional	Biomasa (t/km²)	Producción/Biomasa (año⁻¹)	Consumo/Biomasa (año⁻¹)	Dieta	Capturas pesqueras (t/km²)
Orcas (<i>Orcinus orca</i>)	<i>Comm pers.</i> J. Capella (Whalesound Ltda.), J. Acevedo (Fundación Cequa)	Ecuacion Pauly (1980)	Morissette y col. (2010)	Ford (2002), Ford (2018)	–
Lobos marinos (<i>Otaria flavescens</i> , <i>Arctocephalus australis</i>)	Venegas y col. (2002), Acevedo y col. (2014)	Ecuacion Pauly (1980)	Neira y col. (2004), Acevedo y col. (2014), Barros y col. (2014)	Rodríguez & Bahamonde (1986), Zavalaga y col. (1998), Sielfield (1999), Naya y col. (2002), Acevedo y col. (2014)	–
Congrio (<i>Genypterus blacodes</i>)	Quiroz y col. (2008), Arancibia y col. (2010)	Arancibia y col. 2010, Neira y col. 2014	Arancibia y col. (2010)	Análisis estomacal (Anexo 2), Pool y col. (1997), Arancibia y col. (2010)	Servicio Nacional de Pesca, Instituto de Fomento Pesquero
Merluza austral (<i>Merluccius australis</i>)	Quiroz y col. (2008), Arancibia y col. (2010)	Modelo Taylor (1960) + F (Mortalidad por pesca) $Z = M + F$	Ecuación Palomares & Pauly (1989)	Pool y col. (1997), Arancibia y col. (2010), Reyes & Hune (2012a)	Servicio Nacional de Pesca, Instituto de Fomento Pesquero
Aves marinas (<i>Thalassarche melanophrys</i> ,	Blanco y col. (2007)	Botkin & Miller (1974)	Arancibia y col. (2010)	Arata & Xavier (2003), Acevedo y col. (2014), Arata y	–

<i>Macronectes giganteus</i> , <i>Phalacrocorax atriceps</i> , <i>Larus dominicanus</i> , <i>Stercorarius chilensis</i> , <i>Fulmarus glacialisoides</i> , <i>Ardenna grisea</i>)				col. (2014)	
Brótula (<i>Salilota australis</i>)	Wöhler y col. (2001)	Modelo Taylor (1960) + F (Mortalidad por pesca) $Z = M + F$	Ecuación Palomares & Pauly (1989)	Análisis estomacal (Anexo 2), Wöhler y col. (1999), Reyes & Hune (2012b)	Servicio Nacional de Pesca, Instituto de Fomento Pesquero
Pingüinos (<i>Spheniscus magellanicus</i>)	Acevedo y col. (2014)	Bredesen (2003)	Acevedo y col. (2014)	Scolaro & Badano (1986), Radl & Culik (1999), Acevedo y col. (2014)	–
Salmones (<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> , <i>Salmo trutta</i> , <i>Oncorhynchus mykiss</i>)	–	Aydin y col. (2005)	Neira y col. (2014)	Ríos y col. (1998), Niklicheck & Toledo (2008), Hüne y col. (2018)	–
Robalo (<i>Eleginops maclovinus</i>)	–	Modelo Taylor (1960) + F (Mortalidad por pesca) $Z = M + F$	Ecuación Palomares & Pauly (1989)	Análisis estomacal (Anexo 2), Licandeo y col. (2006), Martin &	–

				Bastida (2008), Pequeño y col. (2010)	
Merluza de cola (<i>Macruronus magellanicus</i>)	Canales y col. (2008), Arancibia y col. (2010)	Modelo Taylor (1960) + F (Mortalidad por pesca) $Z = M + F$	Arancibia y col. (2010)	Arancibia y col. (2010), Reyes & Hüne (2012c)	Servicio Nacional de Pesca, Instituto de Fomento Pesquero
Peces bentónicos (<i>Patagonotothen cornucola</i> , <i>P. tessellata</i> , <i>Sebastes oculatus</i>)	–	Modelo Taylor (1960) + F (Mortalidad por pesca) $Z = M + F$	Ecuación Palomares & Pauly (1989)	Hüne & Vega (2015), Hüne y col. (2018)	–
Ballena jorobada (<i>Megaptera novaeangliae</i>)	Acevedo y col. 2014	Ecuación Pauly (1980)	Acevedo y col. (2014)	Acevedo y col. (2011), Haro y col. (2016), ver Capítulo I	–
Cefalópodos (<i>Megalocyathus enterocephalus</i> , <i>Doryteuthis gahi</i>)	–	Barros y col. (2014)	Taylor y col. (2008)	Guerra y col. (1991), Chong y col. (2001), Ibañez & Chong (2008)	–
Sardina (<i>Sprattus fuegensis</i>)	–	Neira y col. (2014)	Ecuación Palomares & Pauly (1989)	Análisis estomacal (Anexo 2), Cousseau & Perrotta (2008), Neira y col. (2014), Montecinos y col. (2016)	–
Langostinos (<i>Munida</i>)	–	Rodríguez & Bahamonde (1986)	Neira y col. (2014)	Tapella y col. (2002), Karas y col.	–

<i>gregaria</i>)				(2007), Vinuesa & Varisco (2007)	
Anfípodos (<i>Themisto gaudichaudii</i>)	-	Watt & Tarling (2012)	Bredesen (2003)	Shedder & Evans (1975)	-
Bentos (<i>Pseudechinus magellanicus</i> , <i>Loxechinus albus</i> , <i>Lithodes santolla</i> , <i>Platynereis australis</i> , <i>Mytilus chilensis</i> , <i>Perumytilus purpuratus</i> , <i>Nacella magellanica</i> , <i>Kerguelenella lateralis</i> , <i>Fissurella radiosa</i> , <i>Margarella violácea</i>)	-	Arancibia y col. (2010), Neira y col. (2014)	Wolff & Soto (1992)	Saboroswki y col. (2006), Vinuesa y col. (2013)	Servicio Nacional de Pesca, Instituto de Fomento Pesquero
Eufáusidos (<i>Euphausia lucens</i> , <i>Euphausia vallentini</i>)	-	Neira y col. (2004)	Neira y col. (2004)	Stuart (1986), Hamame & Antezana (2010), González y col. (2016)	-
Mesozooplankton	-	Neira y col. (2004)	Neira y col. (2004)	Arancibia y col. (2010), Barros y	-

				col. (2014)	
Fitoplancton	Imágenes satelitales MODIS	Aracena y col. (2011)	-	-	-

ANEXO 3: Detalle de la estimación de los parámetros P/B y Q/B y de los índices funcionales de los grupos considerados en el modelo trófico del ecosistema del Área Marina Francisco Coloane.

Producción/Biomasa (P/B)

El P/B de grupos con capturas pesqueras se estimó según lo propuesto por Taylor (1960):

$$M = 2.996/A_{0.95} - t_0$$

Donde $A_{0.95}$ corresponde al índice de longevidad:

$$A_{0.95} = t_0 + 2.996/K$$

t_0 es una constante que representa la edad que debiera tener el organismo para que su longitud sea igual a 0 y K es el coeficiente de crecimiento, ambos parámetros de la ecuación de von Bertalanffy. La mortalidad por pesca (F), se estimó según Christensen y col. (2005) como:

$$F = C/B$$

Donde C corresponde a las toneladas de captura por km^{-2} . Para los grupos funcionales que no presentaron capturas pesqueras, P/B fue estimado como tasa de mortalidad natural (M), obtenida según lo propuesto por Pauly (1980):

$$M = K^{0.65} L_{\infty}^{-0.279} T^{0.463}$$

Donde L_{∞} (cm) corresponde al parámetro de crecimiento de von Bertalanffy, y T a la temperatura promedio anual ($^{\circ}\text{C}$)

Consumo/Biomasa (Q/B)

El consumo en los peces se estimó según la relación propuesta por Palomares y Pauly (1989):

$$Q/B = 3.06 W_{\infty}^{-0.2018} T^{0.6121} A_R^{0.5156} 3.53^{HD}$$

Donde W_{∞} corresponde al peso máximo promedio de la ecuación de von Bertalanffy, T es la temperatura promedio anual ($^{\circ}\text{C}$) del sistema, A_R es una variable morfométrica que expresa la razón entre el cuadrado de la altura y la superficie de la aleta caudal, y HD corresponde al tipo

de alimentación del depredador, con valor 0 para organismos carnívoros y 1 para herbívoros y detritívoros.

Ascendencia (A)

Este índice fue estimado según lo propuesto por Ulanowicz & Norden (1990):

$$A = \sum_{ij} T_{ij} \log \left(\frac{T_{ij} T_{..}}{T_{i.} T_{.j}} \right)$$

Donde T_{ij} corresponde al flujo de energía del grupo i al grupo j ; $T_{i.}$ corresponde a todos los flujos desde la presa i a todos los predadores; $T_{.j}$ representa los flujos de todas las presas al depredador j ; y $T_{..}$ representa los flujos totales entre depredadores y presas.

Overhead (Φ)

El desorden o overhead fue estimado según Ulanowicz (1986) y Ulanowicz & Norden (1990) como:

$$\Phi = - \sum_{i,j} T_{ij} \log \left(\frac{T_{ij}^2}{T_{i.} T_{.j}} \right)$$

Información mutua promedio (AMI)

El AMI de los grupos funcionales fue estimado según lo propuesto por Ulanowicz (1986) como:

$$AMI = \sum_{i,j} \left(\frac{T_{i,j}}{T_{..}} \right) \log \left(\frac{T_{ij} T_{..}}{T_{i.} T_{.j}} \right)$$

ANEXO 4: Resultados del análisis de contenido estomacal de peces (n = 14) considerados en el modelo trófico. %N corresponde al porcentaje numérico con respecto al total de ítem presas, P es el peso en gramos, % P es el porcentaje en peso, %FO corresponde al porcentaje de frecuencia ocurrencia, IRI es el índice de importancia relativa y %IRI es el porcentaje de importancia relativa.

Especie	n	Lugar					
<i>Genypterus blacodes</i> (<i>Congrio dorado</i>)	5	Cabo Holland					
Composición Dieta	n	%N	P	%P	%FO	IRI	%IRI
Crustáceos							
<i>Munida gregaria</i>	1	14,3	1,51	0,8	11,11	168,1	3,7
Amphipoda	1	14,3	0,05	0,0	11,11	159,0	3,5
Peces							
<i>Merluccius</i> sp.	2	28,6	97,25	54,6	33,33	2771,3	61,1
<i>Patagonotothen</i> sp.	1	14,3	12,02	6,7	33,33	701,0	15,5
<i>Odontesthes</i> sp.	1	14,3	17,7	9,9	11,11	269,1	5,9
Restos peces no identificado	2	28,6	51,19	28,7	11,11	636,7	14,0
Total	7	100	178,21	100	111,09	4537,1	103,7
<i>Salilota australis</i> (Brótula)	2	Canal Bárbara					
Crustáceos							
<i>Munida gregaria</i>	48	90,6	5,621	28,8	100	11935,4	59,7
Peces							
<i>Austroliticus depressiceps</i>	1	1,9	5,961	30,5	100	3242,0	16,2
<i>Patagonotothen cornucola</i>	3	5,7	6,417	32,9	100	3852,6	19,3
Restos pez no identificado	1	1,9	1,525	7,8	100	970,0	4,8
Total	53	100	19,524	100	100	20000	100
<i>Sprattus fuegensis</i> (Sardina austral)	6	Canal Bárbara					
Crustáceos							
Amphipoda	1	0,7	0,001	0,9	16,7	1,0	0,1
Hyperidea	9	6,4	0,011	9,8	50,0	27,0	4,0
Mysida	2	1,4	0,005	5,0	33,3	4,0	0,6
Calanoida	87	61,7	0,061	56,3	100,0	522,4	77,7
Harpacticoida	7	5,0	0,002	1,5	16,7	7,0	1,0
<i>Megacalanus</i> sp.	1	0,7	0,001	1,3	16,7	1,0	0,1
Copepoda no identificado	21	14,9	0,016	14,7	66,7	84,1	12,5
Crustácea no identificado	13	9,2	0,011	10,5	33,3	26,0	3,9
Total	141	100,0	0,108	100,0	333,4	672,5	100

Especie	n	Lugar					
<i>Eleginops maclovinus</i> (Robalo)	1	Canal Bárbara					
Composición Dieta	n	%N	P	%P	%FO	IRI	%IRI
Crustáceos							
Gammaridae	6	50,0	0,07	14,7	100	6472,5	49,0
Tanaidae	3	25,0	0,015	8,2	100	3324,8	25,2
Amphipoda no identificado	2	16,7	0,045	24,9	33,33	1384,0	10,5
Algas							
Chlorophyta	1	8,3	0,094	52,2	33,33	2016,9	15,3
Total	12	100	0,181	100	267	13198	100

Capítulo III

Estructura de la red trófica pelágica en el Área Marina Francisco Coloane, estrecho de Magallanes, Chile: aproximación al rol del langostino (*Munida gregaria*) y la sardina (*Sprattus fuegensis*)

Capítulo III: Estructura de la red trófica pelágica en el Área Marina Francisco Coloane, estrecho de Magallanes, Chile: aproximación al rol del langostino (*Munida gregaria*) y la sardina (*Sprattus fuegensis*)

RESUMEN

Distintas funciones ecológicas han sido definidas para los organismos constituyentes de las tramas tróficas marinas. En este sentido, en el sistema de fiordos y canales del sur de Chile, se ha sugerido como especie clave a los langostinos, *Munida spp.*, debido a su alta abundancia, a que son presa importante de diversos depredadores, y a que serían intermediarios directos entre niveles tróficos inferiores y superiores. Por otro lado, los peces pelágicos pequeños en esta zona, están representados por la sardina (*Sprattus fuegensis*), siendo el recurso pelágico pesquero más importante en la parte norte de la zona de fiordos y canales, sugiriéndose un rol ecosistémico tanto como depredador y como presa. El objetivo de este estudio fue caracterizar la estructura de la red trófica del Área Marina Francisco Coloane, con énfasis en el rol del langostino y la sardina, a través de un modelo trófico mediante el enfoque Ecopath con Ecosim. Para estos objetivos, se estimó el nivel trófico de cada grupo funcional, se estimaron indicadores ecológicos de la red trófica, así como índices de especie clave e índices de centralidad. Se realizaron simulaciones dinámicas en Ecosim para analizar el rol del langostino y el control ejercido por la sardina en los flujos de energía del ecosistema. El langostino y la sardina se ubicaron en el segundo nivel trófico presentando una posición de 2,3 y 2,7 respectivamente. La biomasa total del ecosistema (excluyendo al detritus) fue de 71,7 t km⁻² y la producción primaria total fue de 2450,9 t km⁻² año⁻¹. Los langostinos fueron presa de 12 grupos, destacando sus impactos positivos sobre brótulas, ballenas y pingüinos, e impactos negativos sobre sardinias y

mesozooplancton. Por su parte, la sardina como presa presentó relación directa con 10 grupos funcionales, ejerciendo impactos positivos sobre pingüinos, aves marinas, ballenas y lobos, y un impacto negativo sobre cefalópodos y langostinos. Los indicadores señalaron que las orcas (*Orcinus orca*) cumplen la función de especie clave en la trama trófica del área de estudio. Los cambios en la biomasa relativa de los grupos funcionales no presentaron diferencias en los tres mecanismos de control de flujos simulados. La simulación de pesquería de langostinos produjo el aumento en la biomasa de sardina y mesozooplancton, y la disminución de grupos como peces bentónicos y ballenas jorobadas. Por su parte, la simulación de pesquería de sardina produjo un aumento en la biomasa en grupos como peces bentónicos y cefalópodos, y la disminución de grupos como pingüinos y lobos marinos. En conclusión, (1) el ecosistema del Área Marina Francisco Coloane es un sistema inmaduro, dependiente de la energía, con valores de productividad y de flujos de energía dentro de lo reportado para ecosistemas productivos. (2) Debido a que fueron presa del 60% de los grupos del sistema y a sus altos valores en los índices de centralidad, se sugiere que el langostino cumple una función relacionada con la conexión de los grupos en el área de estudio, afectando su eventual pesquería principalmente a grupos de nivel trófico intermedio. (3) Según los flujos relativos, el índice de cercanía (CC_i), a que fue presa del 50% de los grupos y a que su eventual pesquería afectaría a las poblaciones de depredadores tope, se sugiere que la sardina cumple un rol en la transferencia de flujos de energía en el ecosistema. Aunque la zona de estudio es un Área Marina Protegida, se sugiere en un futuro próximo, realizar monitoreo de las poblaciones de *Munida gregaria* y *Sprattus fuegensis*, de tal manera de asegurar la protección y conservación de ese ecosistema.

ABSTRACT

Different ecological functions have been defined for the constituent organisms of the marine food webs. In this sense, in the system of fjords and channels of the South of Chile, it has been suggested as a keystone species to the lobster krill, *Munida spp.*, due to their high abundance, to which they are important prey of diverse predators, since they would be direct intermediaries between lower and higher trophic levels. On the other hand, small pelagic fish in this area are represented by the fuegian sprat (*Sprattus fuegensis*), being the most important pelagic fishery resource in the northern part of the fjords and channels, suggesting a ecosystem role both as a predator and as prey. The objective of this study was to characterize the structure of the food web of the Francisco Coloane Marine Area, with emphasis on the role of lobster krill and fuegian sprat, through a trophic model over Ecopath with Ecosim. For these objectives, the trophic level of each functional group was estimated; ecological indicators of the food web were estimated, as well as keystone species indexes and centrality indexes. Dynamic simulations were carried out in Ecosim to analyze the role of lobster krill and the control exercised by the fuegian sprat in the energy flows of the ecosystem. The lobster krill and the fuegian sprat were located in the second trophic level having a position of 2.3 and 2.7 respectively. The total biomass of the ecosystem (excluding detritus) was 71.7 t km^{-2} and the total primary production was $2450.9 \text{ t km}^{-2} \text{ year}^{-1}$. The lobster krill were prey to 12 groups, highlighting their positive impacts on red cod, whales and penguins, and negative impacts on fuegian sprat and mesozooplankton. Meanwhile, the fuegian sprat as a prey presented a direct relationship with 10 functional groups, exerting positive impacts on penguins, seabirds, whales and seals, and a negative impact on cephalopods and lobster krill. The indicators showed that the orcas (*Orcinus orca*) perform the function of keystone specie in the trophic web of the study area. The changes in the relative biomass of the functional groups did not present differences in the three simulated flow control

mechanisms. The simulation of lobster krill fishery produced the increase in the biomass of fuegian sprat and mesozooplankton, and the decrease of groups such as benthic fish and humpback whales. On the other hand, the simulation of the fuegian sprat fishery produced an increase in biomass in groups such as benthic fish and cephalopods, and the decrease of groups such as penguins and seals. In conclusion, (1) the ecosystem of the Francisco Coloane Marine Area is an immature system, dependent on energy, with values of productivity and energy flows within what has been reported for productive ecosystems. (2) Because they were prey to 60% of the groups in the system and their high values in the centrality indexes, it is suggested that the lobster krill plays a role related to the connection of the groups, affecting its eventual fishery mainly to groups of intermediate trophic level. (3) According to the relative flows, the proximity index (CC_i), which was prey of 50% of the groups and that its eventual fishery would affect the top predator populations, it is suggested that fuegian sprat plays a role in the transfer of energy flows in the ecosystem. Although the study area is a Marine Protected Area, it is suggested in the near future, to monitor the populations of *Munida gregaria* and *Sprattus fuegensis*, in order to ensure the protection and conservation of that ecosystem.

INTRODUCCIÓN

Los primeros análisis sobre redes tróficas en sistemas acuáticos y terrestres, se enfocaron en el estudio de la estructura del ecosistema y en los patrones de flujos de energía (Lindeman 1942, Hairston 1960, Hunt & McKinnell 2006). Posteriormente, diversos estudios determinaron los mecanismos de control de flujos de energía, analizando la importancia de la limitación de recursos (control *bottom up*) y de la depredación (control *top down*) en la estructura del ecosistema (Paine 1974, Estes y col. 1998, Hunt & McKinnell 2006). De esta manera, el rol de los organismos en la trama trófica comenzó a presentar gran interés (e.g. Antezana 1999, Duarte & García 2004, Schnack-Schiel & Isla 2005), definiéndose en ecosistemas marinos que organismos constituyentes del zooplancton (i.e. eufáusidos y langostinos) poseen un rol pelagobentónico, debido al transporte de materia orgánica que realizan hacia la comunidad bentónica a través de sus fecas y de su migración vertical, además de un rol en la estructura de la red trófica debido a la transferencia de energía a los niveles tróficos superiores (Schnack-Schiel & Isla 2005, Vinuesa & Varisco 2007, Hamame & Antezana 2010). Por otra parte, para peces pelágicos pequeños se ha indicado que ejercen un control por depredación (i.e. *top down*) sobre el zooplancton y al mismo tiempo un control como presas (i.e. *bottom up*) de grandes depredadores como peces, aves y mamíferos marinos (Cury y col. 2003, Frederiksen y col. 2006). De esta manera, estos organismos controlarían la dinámica trófica al ejercer un control llamado “cintura de avispa” (i.e. *wasp waist*) (Cury y col. 2000, Cury y col. 2003), el que ha sido registrado en diversos ecosistemas de alta productividad, como por ejemplo en la corriente de Humboldt, Canarias y Benguela (Cury y col. 2003), y en el golfo de Salamanca en el Caribe (Duarte & García 2004).

Entre los tópicos sobre la importancia de una especie en la estructura de la red trófica, destaca el concepto de especie clave (Paine 1966). Si bien este concepto tiene diversas definiciones, una

especie clave es aquella que posee efectos significativos en la abundancia de otras especies y en la estructura de la red trófica (Paine 1966, Power y col. 1996, Dunne y col. 2002). Este atributo no es una característica intrínseca de la especie, sino un atributo dado según la función que juega una población determinada en una comunidad biológica (Valls y col. 2015). En las últimas décadas, el rol que ejerce un grupo funcional, así como su potencialidad de cumplir una función de especie clave, ha sido analizado en distintos ecosistemas utilizando modelos tróficos con balance de masas a través del enfoque Ecopath con Ecosim (EwE) (e.g. Duarte & García 2004, Valls y col. 2015, Hernández-Padilla y col. 2017). Estos modelos permiten determinar la estructura de la red y analizar los flujos de energía (Christensen & Pauly 1992, Christensen & Walters 2004), además de examinar el rol de los grupos funcionales, a través de índices del análisis de red y de simulaciones de cambios en la biomasa relativa de los grupos (Walters y col. 1997).

El sistema de fiordos y canales del sur de Chile es una extensa zona geográfica, compuesta por masas de agua provenientes de zonas costeras y oceánicas, y condiciones oceanográficas determinadas por complejas interacciones marino-terrestres-atmosféricas, dando como resultado ecosistemas marinos únicos, caracterizado por una alta producción biológica (Iriarte y col. 2007, Aracena y col. 2011, Saggiomo y col. 2011). Particularmente para la región de Magallanes, se ha reportado la existencia de una biomasa significativa de langostinos, *Munida gregaria* y *Munida subrugosa*, los que constituirían aproximadamente la mitad de la biomasa de invertebrados en la región (Arntz & Gorny 1996). Debido a su alta abundancia, a que son presa importante de diversos depredadores como cefalópodos, peces, aves y mamíferos marinos (Rodríguez & Bahamonde 1986), y a que serían intermediarios directos entre niveles tróficos inferiores y superiores, se ha sugerido a *Munida spp.*, como especie clave en los ecosistemas costeros del sur de Sudamérica (Tapella y col. 2002). Por otro lado, en esta zona los peces pelágicos pequeños están representados por la sardina (*Sprattus fuegensis*), indicándose alta biomasa en los meses de

primavera y otoño (Niklitschek y col. 2009, Cubillos y col. 2011), siendo el recurso pelágico pesquero más importante en la parte norte de la zona de fiordos y canales (Aranis y col. 2006). En cuanto a su rol ecológico, estaría dado por ser presa importante de recursos pesqueros como la merluza austral, merluza de cola y congrio dorado, así como también de pingüinos, aves y lobos marinos (Zuleta & Rubilar 2010), sugiriéndose que jugaría un rol ecosistémico clave tanto como depredador y como presa (Neira y col. 2014).

En el estrecho de Magallanes, el Área Marina Francisco Coloane presenta un ecosistema pelágico con alta diversidad de fauna, registrándose al menos 13 especies de mamíferos marinos y 32 de aves marinas y/o costeras (Aguayo-Lobo y col. 2011, Haro y col. 2013), constituyendo un área de alimentación de pingüinos de Magallanes, ballenas jorobadas y lobos marinos (Cornejo & Kusch, 2006). Estas poblaciones de grandes depredadores, están sustentadas por especies como langostinos y sardina (Zuleta & Rubilar 2010, Acevedo y col. 2014), sin embargo, no existe información respecto del impacto que tendría en la red trófica un eventual cambio en la biomasa de estos organismos, ni de la función que ejercen en ese ecosistema. El objetivo de este estudio fue caracterizar la estructura de la red trófica del Área Marina Francisco Coloane, con énfasis en el rol del langostino y la sardina, a través de un modelo trófico mediante el enfoque Ecopath con Ecosim. Según el rol indicado previamente para *Munida spp.*, en ecosistemas costeros australes y a su importancia en la dieta de diversas especies (Rodríguez & Bahamonde 1986, Tapella y col. 2002, Acevedo y col. 2014), se plantea como hipótesis que (1) el langostino cumple un rol en la conexión de los grupos de la red trófica del área de estudio. Paralelamente, y de acuerdo a lo reportado para peces pelágicos pequeños en ecosistemas productivos, y a que la sardina posee un rol como depredador y como presa en el sistema de fiordos y canales, se plantea que (2) ejercerá un rol relacionado con la transferencia de flujos de energía en el ecosistema del Área Francisco Coloane.

MATERIALES Y MÉTODOS

El modelo Ecopath del área de estudio fue presentado en el Capítulo II. Este modelo incluyó 21 grupos funcionales que corresponden a los principales componentes tróficos del sistema, incluyendo tres grupos de mamíferos marinos, dos grupos de aves, ocho de peces, cinco de invertebrados, uno de organismos bentónicos, uno de fitoplancton y uno de detritus (Anexo 2, Capítulo II).

Análisis de la estructura del ecosistema

Se estimó el nivel trófico de cada grupo funcional a través del modelo Ecopath, el cual calcula el nivel trófico como número fraccional asignando un nivel = 1 a los productores primarios y detritus, y un nivel trófico de 1+ a los consumidores (Odum & Heald 1975), a través de la siguiente ecuación:

$$NT_i = 1 + \sum_{j=1}^n DC_{ji} * NT_j$$

Donde $\sum_{j=1}^n DC_{ji}$ corresponde al promedio de las presas consumidas por j y NT_j es el nivel trófico de la presa i . Además, para analizar la distribución de biomasa y flujos de energía en cada nivel trófico, los grupos funcionales fueron agregados en una red trófica simple con cinco niveles discretos, según lo propuesto por Christensen y col. (2000).

Se estimaron indicadores ecológicos de la red trófica para describir propiedades del ecosistema e índices de flujos a través del análisis de red incluido en Ecopath (Ulanowicz 1986). Se consideraron los índices de flujos totales del sistema (FT), que corresponde a una medida del tamaño del sistema en términos de flujos, y el índice de reciclaje de Finn (FCI) que corresponde a la fracción del flujo total que se utiliza para reciclaje (Finn 1976).

Análisis de rol trófico

Se analizaron las interacciones tróficas directas e indirectas a través de los impactos tróficos mixtos (MTI de sus siglas en inglés), rutina de Ecopath que analiza los efectos que un cambio de biomasa de uno de los grupos podría tener en la biomasa de otros grupos del sistema (Ulanowicz & Puccia, 1990). Los MTI fueron calculados a través de una matriz de proporciones descrita en el Capítulo II, en la cual los valores fluctúan entre -1 y 1, representando los cambios proporcionales de cada grupo i ante un eventual incremento del grupo que impacta j .

El rol del langostino y de la sardina fue analizado mediante la estimación de índices de especie clave o keystone (K_i , adimensional) a través de las rutinas del modelo Ecopath, los cuales analizan la potencialidad que tiene un grupo funcional de tener un rol de especie clave en el ecosistema. Estos índices se obtuvieron según lo propuesto por Libralato y col. (2006):

$$K_i = \log [\varepsilon_i \times (1 - p_i)]$$

Y según lo propuesto por Power y col. (1996):

$$K_i = \log \left[\varepsilon_i \times \left(\frac{1}{p_i} \right) \right]$$

Donde ε_i representa el efecto global del grupo i en los otros grupos funcionales de la red trófica, sin incluir el efecto del grupo en sí mismo, y p_i corresponde a la contribución de i en la biomasa total de la trama trófica. Por otra parte, se utilizó la matriz de consumo depredador-presa del modelo Ecopath para estimar índices de centralidad, los cuales describen características estructurales de la red trófica y permiten determinar especies claves en un sistema determinado (Dunne y col. 2002, Hernández y col. 2017). Los índices considerados fueron el índice de grado (D_i), de cercanía (CC_i) y de intermediación (BC_i), los cuales fueron estimados con el programa Visone 2.6.3. D_i cuantifica el número de conexiones entre los grupos y expresa como están conectados con el resto de la trama trófica (Jordan y col. 2007) según:

$$D_i = D_{in,i} + D_{out,i}$$

Donde D_i corresponde al grado del grupo funcional i , $D_{in,i}$ es el número de conexiones entre un consumidor y sus presas, y $D_{out,i}$ corresponde al número de conexiones entre un grupo i y sus depredadores.

El índice de cercanía (CC_i) cuantifica el número de conexiones o rutas de flujo entre un grupo y todos los otros grupos del sistema (Wasserman & Galaskiewicz 1994), y mide qué tan cerca está un grupo de los otros grupos del sistema. Este índice fue calculado según la ecuación propuesta por Junker & Schreiber (2008):

$$CC_i = \frac{N - 1}{\sum_{j=1}^n d_{ij}}$$

Donde N corresponde al número de nodos (grupos funcionales) y d_{ij} es la longitud de las conexiones entre los grupos i y j en la red trófica.

El índice de intermediación (BC_i) mide el número de veces que aparece un nodo (i) en las rutas cortas entre cada par de nodos j y k (Molina y col. 2006), entregando una aproximación de la importancia de un grupo como conector dentro del sistema. Este índice fue estimado como:

$$BC_i = 2 * \sum_{j < k} g_{jk}^{(i)} / g_{ik} / (N - 1)(N - 2)$$

Donde g_{jk} corresponde al número más bajo de rutas tróficas entre los grupos j y k , g_{ik} es el número de rutas cortas en las que un grupo i tiene influencia, y N es el número de grupos funcionales.

Simulaciones con Ecosim

Ecosim es la componente de simulación temporal de EwE. A través de ecuaciones diferenciales del modelo Ecopath, y utilizando la variación temporal en las tasas de captura y en la biomasa, Ecosim estima cambios en la biomasa de cada grupo funcional (Walters y col. 1997, Christensen y col. 2000). La ecuación diferencial de Ecosim se expresa como:

$$\frac{dB_i}{dt} = f(B) - M_o B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n C_{ij}(B_i, B_j)$$

Donde $f(B)$ es una función de B y expresa la producción de i , M_o corresponde a la tasa de mortalidad del grupo i debida a causas diferentes de la depredación y de las capturas, B_i es la biomasa del grupo i , F_i corresponde a la mortalidad por pesca de i y $C_{ij}(B_i, B_j)$ corresponde a la función que predice el consumo de la presa i por el depredador j .

Las tasas de consumo son calculadas en función a la teoría de “arena de forrajeo”, donde los valores de biomasa (B_i) se dividen en dos componentes; vulnerables e invulnerables (Walters y col. 1997). Esta teoría asume que el depredador y el comportamiento de las presas causan la partición de las poblaciones de presas, produciendo que las presas estén disponibles (i.e. vulnerables) o no disponibles para los depredadores. Tanto las presas como los depredadores no se distribuyen homogéneamente en el espacio, sino que su interacción depende del comportamiento de ambos. Por un lado, la presa utiliza tácticas de escape/refugio que disminuyen la probabilidad de ser depredada, y por otro el depredador puede cambiar los tiempos/energía que destina a la búsqueda de una presa, a la vez que se expone a ser depredada. La disponibilidad de las presas para un depredador, puede ser medida mediante la tasa de vulnerabilidad (v) (Walters y col. 1997), tasa que determinaría si el control es *bottom up*, *top down* o si es de tipo intermedio (Christensen & Walters 2004). Establecer valores bajos de vulnerabilidad implican mayor control *bottom up*, mientras que valores altos de vulnerabilidad conduce a un control *top down* en la red trófica. El consumo fue estimado según:

$$Q_{ij} = \frac{a_{ij} * v_{ij} * B_i * B_j * T_i * T_j * S_{ij} * \frac{M_{ij}}{D_j}}{v_{ij} + v_{ij} * T_i * M_{ij} + a_{ij} * M_{ij} * B_j * S_{ij} * \frac{T_j}{D_j}}$$

Donde a_{ij} es la tasa de búsqueda efectiva de la presa i por el depredador j , v_{ij} corresponde a la tasa de vulnerabilidad de la presa i por el depredador j , B es la biomasa de las presas y depredadores, T representa el tiempo de alimentación relativo de i y de j , SI_{ij} es la estación o efectos de forzamiento a largo plazo, M_{ij} es la mediación de los efectos forzantes, y D_j representa el efecto de manejo del tiempo como límite a la tasa de consumo (Walters y col. 1997, Christensen & Walters 2004).

Se realizaron simulaciones dinámicas en Ecosim para analizar el rol del langostino y el control ejercido por la sardina en los flujos de energía del ecosistema. Para esto, se construyeron tres escenarios de simulación para el langostino y tres escenarios para la sardina, uno con índice de vulnerabilidad de 1,0 (control *bottom up*), otro con vulnerabilidad 2,0 (control trófico mixto) y otro escenario con vulnerabilidad 3,0 (control *top down*). Las simulaciones se realizaron en una escala temporal de 30 años, donde los primeros 10 años existían solo las pesquerías comerciales presentes actualmente en el área de estudio (i.e. congrio, merluza austral, brótula, merluza de cola y bentos), y los siguientes 20 años se agregó extracción pesquera de 0,5 toneladas por km^2 de langostino y de sardina respectivamente, para analizar el efecto en la biomasa relativa de los otros grupos funcionales del sistema. Las vulnerabilidades de todos los otros grupos se establecieron en un valor de 2,0.

RESULTADOS

Estructura del ecosistema

El nivel trófico de los grupos funcionales varió entre 1,0 para productores primarios (fitoplancton) y detritus y 4,4 para depredadores tope como las orcas. El langostino y la sardina se ubicaron en el segundo nivel trófico presentando un nivel de 2,3 y 2,7 respectivamente (Figura 1, Tabla 1). Una gran proporción de materia fluyó a través de los eufáusidos y del bentos, y de la sardina y los cefalópodos en los niveles tróficos fraccionales II y III, respectivamente. En los niveles tróficos superiores destacaron los flujos de grandes depredadores como pingüinos y orcas (Tabla 2).

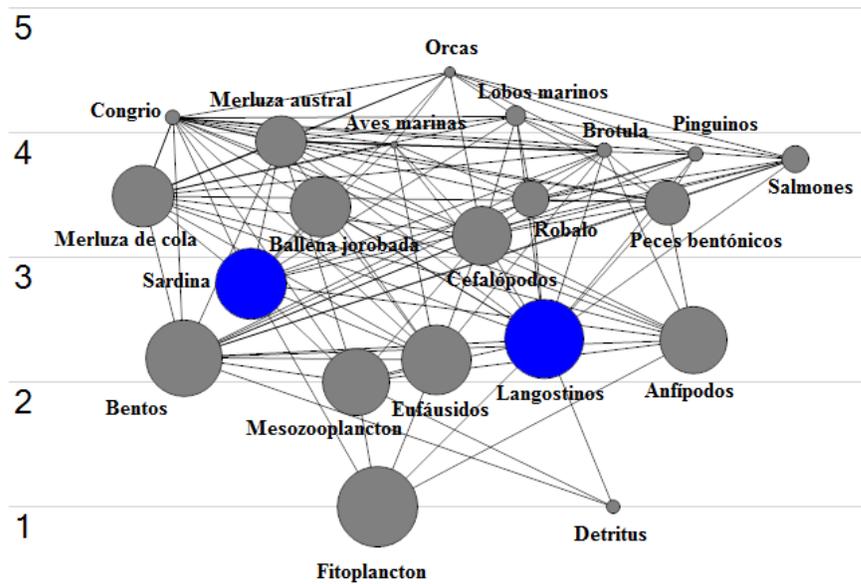


Figura 1: Diagrama de flujos del ecosistema del Área Marina Francisco Coloane. Los grupos se distribuyen en el eje vertical de acuerdo a su nivel trófico. El tamaño de los círculos es proporcional a la biomasa de los grupos funcionales. En azul los grupos de langostino y sardina.

Tabla 1: Nivel trófico e índices funcionales de cada grupo del ecosistema en Francisco Coloane.

Grupo funcional	Nivel trófico	Indicador de Libralato y col. (2006)	Indicador de Power y col. (1996)	D_i	CC_i	BC_i
Orcas	4,49	0,30	3,34	1,09	1,00	0,13
Lobos marinos	4,13	0,10	2,68	0,64	0,69	0,00
Congrio	4,12	-1,24	1,61	0,68	0,71	0,00
Merluza austral	3,93	-0,13	1,45	0,91	0,85	0,02
Aves marinas	3,91	-1,39	2,00	0,59	0,71	0,01
Brótula	3,86	-0,91	1,88	0,59	0,71	0,00
Pingüinos	3,83	-0,57	2,29	0,59	0,71	0,01
Salmones	3,79	-0,29	2,01	0,50	0,67	0,00
Merluza de cola	3,49	-0,15	1,16	0,68	0,76	0,01
Robalo	3,46	-0,55	1,46	0,68	0,76	0,01
Peces bentónicos	3,44	-0,62	1,16	0,64	0,69	0,01
Ballena jorobada	3,41	-0,29	1,05	0,32	0,60	0,00
Cefalópodos	3,17	-0,31	1,07	0,77	0,82	0,02
Sardina	2,79	-0,43	0,65	0,82	0,85	0,02
Langostinos	2,34	-0,42	0,45	0,86	0,88	0,04
Anfípodos	2,34	-0,41	0,78	0,64	0,73	0,01
Bentos	2,19	-0,34	0,59	0,68	0,76	0,02
Eufáusidos	2,18	-0,58	0,51	0,64	0,73	0,01
Mesozooplancton	2,00	-0,22	0,96	0,59	0,67	0,00
Fitoplancton	1,00	-0,16	0,69	0,41	0,60	0,00

Tabla 2: Flujos relativos ($t \text{ km}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en cada nivel trófico discreto en el ecosistema de Francisco Coloane, según lo propuesto por Christensen y col. (2000).

Grupo funcional	I	II	III	IV	V
Orcas	-	-	-	0,5	0,3
Lobos común	-	-	0,1	0,5	0,2
Congrio	-	-	0,2	0,4	0,2
Merluza austral	-	-	0,2	0,5	0,1
Aves marinas	-	-	0,2	0,5	0,1
Brótula	-	-	0,3	0,4	0,1
Pingüinos	-	-	0,2	0,6	-
Salmones	-	-	0,3	0,4	0,1
Merluza de cola	-	-	0,5	0,4	-
Robalo	-	-	0,6	0,2	-
Peces bentónicos	-	-	0,6	0,3	-
Ballena jorobada	-	-	0,5	0,3	-
Cefalópodos	-	-	0,8	0,1	-
Sardina	-	0,2	0,7	-	-
Langostinos	-	0,6	0,3	-	-
Anfípodos	-	0,6	0,3	-	-
Bentos	-	0,8	0,1	-	-
Eufáusidos	-	0,8	0,1	-	-
Mesozooplancton	-	1,0	-	-	-
Fitoplancton	1,0	-	-	-	-
Detritus	1,0	-	-	-	-

La biomasa total del ecosistema (excluyendo al detritus) fue de $71,7 t \text{ km}^{-2}$ y la producción primaria total fue de $2450,9 t \text{ km}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Los flujos totales del sistema fueron de $5796,9 t \text{ km}^{-2} \text{ año}^{-1}$, correspondiendo a la suma de todos los flujos del sistema incluyendo consumo,

exportaciones, respiración y flujos al detritus en el ecosistema (Tabla 3). El índice de reciclaje de Finn fue de 1,6 y el promedio de rutas tróficas fue de 2,4.

Tabla 3: Indicadores ecológicos e índices de flujos en el ecosistema del Área Marina Francisco Coloane.

Índice	Valor
Suma de todo el consumo (t km ⁻² año ⁻¹)	1470,6
Suma de todas las exportaciones (t km ⁻² año ⁻¹)	1589,8
Suma de todos los flujos de respiración (t km ⁻² año ⁻¹)	861,0
Suma de todos los flujos al detritus (t km ⁻² año ⁻¹)	1875,4
Suma de toda la producción (t km ⁻² año ⁻¹)	2766,3
Flujos totales del sistema (t km ⁻² año ⁻¹)	5796,9
Biomasa total (excluyendo al detritus) (t km ⁻²)	71,7
Producción primaria total (t km ⁻² año ⁻¹)	2450,9
Índice de reciclaje de Finn (%)	1,6
Promedio longitud de rutas de Finn	2,4
Nivel trófico promedio de la pesquería	2,3
Suma de toda la producción/ Flujos totales del sistema (SP/FT)	0,5
Producción primaria total / Biomasa total (PP/BT)	34,2
Producción primaria total/Respiración total (PP/RT)	3,8

Análisis de rol trófico

Los langostinos fueron presa de 12 grupos funcionales del sistema, destacando las brótulas, ballenas y pingüinos. Como depredadores tuvieron relación con grupos de nivel trófico bajo como el mesozooplankton y el fitoplancton (Figura 1, Tabla 4). Los langostinos ejercieron impactos positivos sobre brótulas (0,2), ballenas (0,2) y pingüinos (0,1), mientras que tuvieron impactos negativos sobre sardinas (-0,2) y mesozooplankton (-0,1) (Figura 2). Por su parte, cuando se consideró a la sardina en condición de presa, presentó una relación directa con 10

grupos funcionales, destacando los pingüinos, aves marinas, ballenas y lobos marinos, mientras que en su condición de depredador tuvo relación con grupos del zooplancton y fitoplancton (Figura 1, Tabla 4). Los impactos tróficos indicaron que la sardina ejerció un impacto positivo sobre grupos como los pingüinos (0,2), ballenas (0,2) y aves (0,2) y un impacto negativo sobre cefalópodos (-0,1) y langostinos (-0,1) (Figura 2).

Los indicadores de especie clave de Libralato y col (2006) y de Power y col. (1996), indicaron que las orcas cumplen la función de especie clave en la trama trófica del área de estudio (Tabla 1). Por otro lado, las orcas, la merluza austral y los langostinos presentaron los valores más altos en el índice de grado (D_i). El CC_i fue alto en orcas, langostinos, sardina y merluza austral, y en el índice BC_i destaca las orcas con el valor más alto, seguido por los langostinos (Tabla 1).

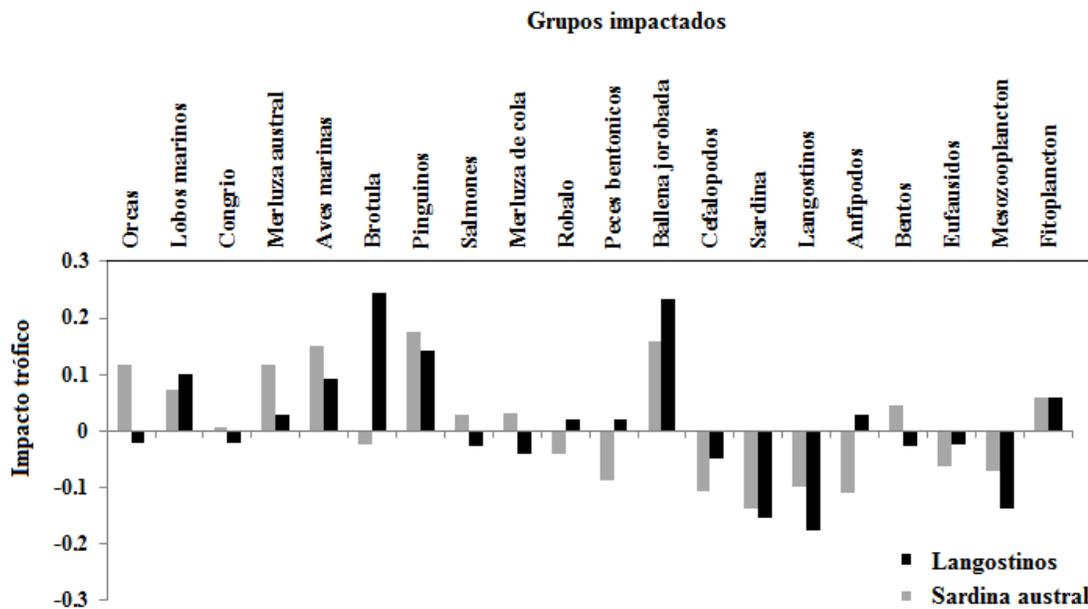


Figura 2: Impactos tróficos ejercidos por los langostinos y la sardina sobre los otros grupos funcionales del ecosistema de Francisco Coloane.

Tabla 4: Matriz de dieta de los grupos funcionales del ecosistema. Depredadores y presas de langostinos y sardina son presentados en negrita.

Presa \ depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1 Orcas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2 Lobos marinos	0,023	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3 Congrio	0,010	0,009	-	-	0,001	-	-	-	0,000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4 Merluza austral	0,220	0,010	0,125	-	0,120	0,089	0,009	-	0,006	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5 Aves marinas	0,001	-	-	-	0,000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6 Brótula	0,056	0,005	0,001	0,007	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7 Pingüinos	0,001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8 Salmones	0,088	0,129	0,075	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9 Merluza de cola	0,220	0,139	0,122	0,261	0,120	0,081	-	-	0,001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10 Robalo	-	0,058	0,095	-	0,001	-	0,001	0,189	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11 Peces bentónicos	-	0,094	0,146	0,111	-	0,178	0,005	0,087	0,001	0,206	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12 Ballena jorobada	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13 Cefalópodos	0,255	0,139	0,053	0,091	0,120	0,045	0,334	0,139	0,134	-	0,196	-	0,007	-	-	-	0,003	-	-
14 Sardina	0,127	0,259	0,106	0,236	0,339	0,134	0,409	0,152	0,193	-	-	0,259	-	-	-	-	-	-	-
15 Langostinos	-	0,157	0,092	0,119	0,177	0,364	0,242	0,118	0,066	0,074	0,098	0,333	0,016	-	-	-	-	-	-
16 Anfípodos	-	-	0037	-	-	0,001	-	-	0,208	-	0,294	0,124	0,294	0,095	-	-	0,052	-	-
17 Bentos	-	-	0,092	0,119	-	0,107	-	0,315	0,254	0,720	0,412	-	0,205	-	0,001	-	0,006	0,010	-
18 Eufáusidos	-	-	0,001	0,055	0,120	0,001	-	-	0,138	-	-	0,284	0,113	0,020	-	-	-	-	-
19 Mesozooplancton	-	-	0055	0,001	-	-	-	-	-	-	-	-	0,365	0,643	0,340	0,337	0,114	0,166	-
20 Fitoplancton	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,241	0,330	0,663	-	0,824	0,812
21 Detritus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,330	-	0,825	-	0,188

Simulaciones con Ecosim

Los cambios en la biomasa relativa de los grupos funcionales siguieron la misma tendencia independientemente de la vulnerabilidad simulada en los tres mecanismos de control de flujos. Durante los 10 primeros años de simulación no se observaron mayores diferencias en los grupos, sin embargo, al simular la pesquería de langostinos y de sardina, se observaron cambios en la biomasa relativa de éstos. La simulación de pesquería de langostinos produjo el aumento en la biomasa de sardina y mesozooplankton, y la disminución de grupos como peces bentónicos y las ballenas jorobadas. Tanto las aves como los lobos marinos mantuvieron su biomasa sin mayores cambios. Por su parte, la simulación de pesquería de sardina produjo el aumento en la biomasa en grupos como peces bentónicos y cefalópodos, y la disminución de grupos como pingüinos y lobos marinos. Los organismos bentónicos no presentaron mayores cambios en su biomasa relativa (Figura 3).

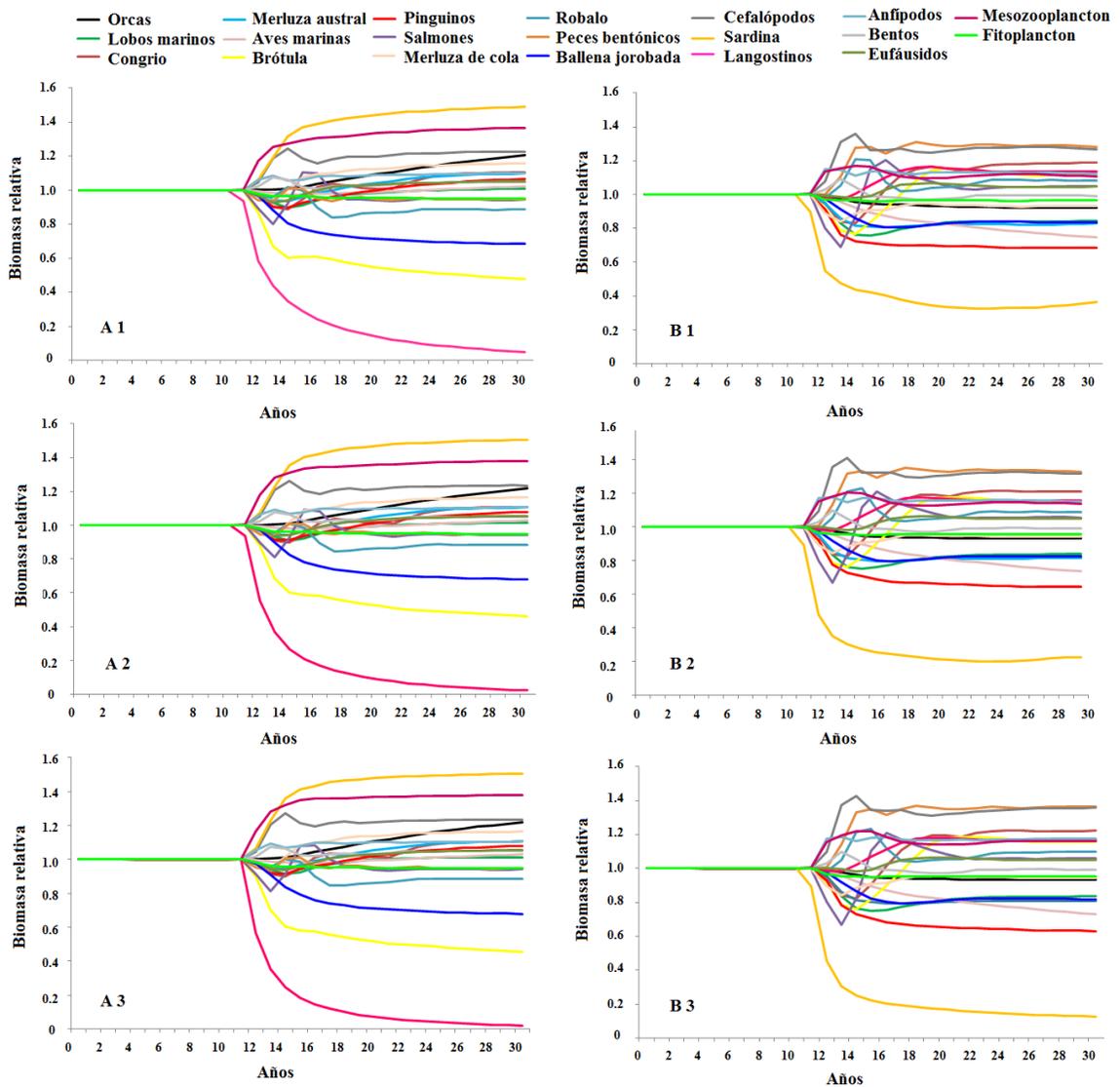


Figura 3: Aumento y disminución en la biomasa relativa de los grupos funcionales del ecosistema, en los tres escenarios de control de flujos simulados para langostino (A) y sardina (B). Vulnerabilidades 1 (control *bottom up*), 2 (control trófico mixto) y 3 (control *top down*).

DISCUSIÓN

Estructura del ecosistema

Diversos modelos se han desarrollado utilizando el enfoque EwE para entender la estructura de distintas tramas tróficas en la zona de fiordos y canales del sur de Chile. Estos modelos han sido aplicados principalmente en la zona de la isla de Chiloé y Patagonia norte (41° - 46° S) analizándose la estructura de la red, la productividad primaria (Pavés y col. 2013, Pavés y col. 2014), el rol ecosistémico de la sardina (Neira y col. 2014) y el rol del lobo marino común (Sepúlveda y col. 2016). Para la región de Magallanes, Arancibia y col. (2010) modelaron la red trófica, considerando un área comprendida por aguas interiores y exteriores, para analizar el impacto de las pesquerías demersales en esa zona. El presente estudio representa el primer modelo trófico con EwE en la zona de aguas interiores del estrecho de Magallanes y por tanto, el primer modelo en el Área Marina Francisco Coloane.

Los niveles tróficos fraccionales variaron desde 1,0 para productores primarios a 4,4 para depredadores tope, encontrándose los langostinos y la sardina en el segundo nivel trófico. Estos valores se encuentran dentro de lo reportado en estudios anteriores que indican que especies del zooplancton como los langostinos se encuentran en el segundo nivel trófico (Pavés y col. 2013, Pavés y col. 2014, Sepúlveda y col. 2016) y los peces pelágicos pequeños se ubican en un nivel trófico promedio de 2,6 (Pauly & Christensen 1995, Duarte & García 2004, Neira y col. 2014). En el segundo y tercer nivel trófico fraccional, destacaron los flujos relativos de eufáusidos y organismos bentónicos, y de sardina y cefalópodos respectivamente, lo que sugiere que estos grupos son importantes en las conexiones de flujos de energía en la red trófica, siendo conectores de niveles inferiores y superiores. En este sentido, los resultados del presente estudio concuerdan con lo reportado anteriormente, en el sentido de la importancia de los eufáusidos (Antezana 1999, Schnack-Schiel & Isla 2005) y de peces pelágicos como las sardinas (Cury y

col. 2000, Duarte & García 2004, Hernández-Padilla y col. 2017) en la transferencia de energía en las tramas tróficas.

La biomasa total del sistema (excluyendo al detritus) fue de $71,7 \text{ t km}^{-2}$. Esta biomasa total fue menor que la informada para otros sistemas productivos, como en el ecosistema pelágico del norte de Chile (707 t km^{-2} , Medina y col. 2007), en el sistema de Perú (225 t km^{-2}) (Jarre y col. 1991), en la costa oeste de Groenlandia (158 t km^{-2} , Pedersen & Zeller 2001) y en el golfo de Saint Lawrence en el Atlántico norte (319 t km^{-2} , Morissette y col. 2006). Por otra parte, la producción primaria total encontrada ($2450,9 \text{ t km}^2 \text{ año}^{-1}$) y los flujos totales ($5796,9 \text{ t km} \text{ año}^{-1}$) fueron menores a la productividad y flujos reportados en el norte de Chile y en el sistema de surgencia de Perú (Jarre y col. 1991, Medina y col. 2007). Sin embargo, fueron mayores a lo indicado en la costa oeste de Groenlandia (Pedersen & Zeller 2001) y en el golfo de St. Lawrence (Morissette y col. 2006). En este sentido, los modelos tróficos construidos con el enfoque EwE pueden ser diferentes entre sí, según la biomasa de los grupos y las unidades en cada parámetro considerado, por tanto se debe tener precaución para realizar comparaciones entre modelos. Además, el área de estudio del presente trabajo, es pequeña (670 km^2) en comparación con el área considerada por otros modelos, como por ejemplo la zona de 35.059 km^2 en el ecosistema del norte de Chile (Medina y col. 2007) o el área de 103.812 km^2 en St. Lawrence en el Atlántico norte (Morissette y col. 2006), lo cual podría influir en los valores más bajos de biomasa total de este estudio. Aun así, los valores de productividad y de flujos de energía encontrados caen dentro de lo reportado para ecosistemas caracterizados por una alta productividad y altas concentraciones de Clorofila-a, tal y como ha sido reportado en el Área Marina (Antezana y col. 2002, Ramírez 2005, Saggiomo y col. 2011).

Por otro lado, la razón entre dos parámetros del ecosistema (e.g. producción/flujos totales del sistema), pueden ser utilizados como indicadores que permiten realizar comparaciones relativas entre distintos ecosistemas (Zetina-Rejón y col. 2003). En este sentido, las razones entre la

SP/FT y PP/BT (Tabla 3), fueron mayores que lo reportado en otros ecosistemas costeros (De la Cruz 1993, Vega-Cendejas & Arreguín-Sánchez 2001, Zetina-Rejón y col. 2003), indicando que el sistema del Área Francisco Coloane presenta una alta tasa de producción, fluyendo a través del ecosistema gran cantidad de energía. La razón entre producción primaria total/respiración total, el índice de reciclaje de Finn y la longitud de las cadenas tróficas, son parámetros utilizados para determinar el grado de madurez del sistema (Odum 1971), indicándose valores superiores a 1 para la razón producción primaria total/respiración total, y valores bajos de reciclaje para sistemas alejados de la madurez o inmaduros (Odum 1969). Un ejemplo de sistema inmaduro son los sistemas de surgencia, los cuales dependen de la energía que recorre rápidamente el sistema, haciéndolo inestable y vulnerable a los cambios de entrada de nutrientes (Christensen & Pauly 1993). En este estudio, la razón producción primaria total/respiración fue superior a 1, indicando un sistema inmaduro. Paralelamente, el reciclaje fue bajo (1,6%) en comparación con otros sistemas que presentan un reciclaje mayor al 20% (Christensen & Pauly 1993, Manickchand-Heileman y col. 1998), sin embargo, fue cercano a lo informado en el ecosistema de surgencia del norte de Chile (2,8% de reciclaje), al igual que el promedio de cadenas tróficas encontrado de 2,4 y el promedio de 2,34 reportado para el sistema del norte de Chile (Medina y col. 2007). En conjunto, estos indicadores reafirman que el área de estudio corresponde a un sistema inmaduro, con características propia de un sistema de surgencia.

Rol trófico de *Munida gregaria* y *Sprattus fuegensis*

Los langostinos fueron presa de 12 grupos funcionales y depredadores de tres grupos. Por su parte la sardina fue presa de 10 grupos y depredador de dos grupos del sistema. Los impactos tróficos de los langostinos fueron levemente mayores (i.e. 0,05 unidades del MTI) a los impactos de la sardina, ejerciendo ambos grupos impactos positivos sobre grandes depredadores e impactos negativos sobre niveles tróficos inferiores. Los resultados del modelo demuestran la

relevancia tanto de langostinos como de sardinas en las conexiones tróficas, siendo presas del 60% (i.e. langostinos) y del 50% (i.e. sardina) de los grupos del sistema.

Los indicadores de especie clave de Libralato y col (2006) y de Power y col. (1996), revelaron que las orcas cumplirían esa función en la red trófica del área de estudio. Estos resultados se deben a que estos indicadores consideran la biomasa del grupo para realizar la estimación, haciendo referencia a un grupo con un impacto desproporcionado en comparación con su baja biomasa (Power y col. 1996). Por otro lado, diversos índices han sido propuestos para determinar el potencial que tiene un organismo de ser especie clave o de cumplir un rol crítico en una comunidad determinada (Dunne y col. 2002, Valls y col. 2015). Entre ellos, los índices de grado (D_i) y de centralidad (CC_i , BC_i) han sido utilizados para analizar la función que ejercen distintos organismos, considerando las interacciones tróficas tanto como presa y depredador del grupo en estudio, además de la longitud de la red alimentaria (e.g. Estrada 2007, Jordan 2009, Riofrío-Lazo y col. 2013, Hernández-Padilla y col. 2017). En el presente trabajo, tanto las orcas como los langostinos presentaron valores elevados en todos estos índices, destacando además los valores altos de la merluza austral en los índices de D_i y CC_i , y los de sardina en el índice de CC_i . Estos resultados reafirman el rol de las orcas como especie clave en este ecosistema, y sugieren que los langostinos tienen un rol como conectores de los grupos componentes de la red trófica (Wasserman & Galaskiewicz 1994, Jordan y col. 2007), al igual que la merluza austral. La sardina también presentó un valor alto en el índice de CC_i , el cual señala su importancia en las conexiones de flujos de energía. Resultados similares fueron reportados por Hernández-Padilla y col. (2017) en el golfo de California, donde tanto organismos de niveles tróficos inferiores como los depredadores superiores, presentaron valores elevados en los índices de centralidad estimados, sugiriéndose un flujo de energía de control *bottom up* debido al gran número de enlaces en los niveles tróficos bajos (Vasas y col. 2017).

Las simulaciones realizadas con el modelo Ecosim, demostraron el impacto que tendría una eventual pesquería de langostino o de sardina sobre la biomasa relativa de los grupos componentes del ecosistema del área de estudio. Así, la extracción de langostino impactaría negativamente sobre la biomasa relativa de organismos de nivel trófico intermedio como peces bentónicos, robalo y ballenas jorobadas, y positivamente sobre grupos como la sardina, cefalópodos y mesozooplankton, entre otros grupos, manteniéndose esas tendencias en el tiempo. Este resultado sugiere la existencia de una eventual competencia entre los langostinos y la sardina, ya que al disminuir una de las poblaciones aumenta la otra. En este sentido, Diez y col. (2018) reportan en canal Beagle (54° - 55°S) una competencia espacial entre *Munida gregaria* y *Sprattus fuegensis*, asociada a los recursos tróficos. Por su parte, una pesquería de sardina tendría influencia negativa en la biomasa de grandes depredadores (e.g. pingüinos, aves, lobos marinos y merluzas), manteniéndose esa disminución en el tiempo, y produciría el aumento de la biomasa relativa de grupos de niveles tróficos intermedio e inferior (e.g. peces bentónicos, cefalópodos, langostinos, eufáusidos, mesozooplankton). Resultados similares han sido reportados en algunos ecosistemas de surgencia como Perú, Benguela y Monterrey, donde la explotación de pequeños pelágicos causa un incremento en la biomasa de zooplankton (Mackinson y col. 1997, Shannon y col. 2000). Sin embargo, en otros estudios, la explotación de peces pelágicos pequeños no provoca una perturbación significativa en la biomasa de grupos de nivel trófico inferior (Vasconcellos & Gasalla 2000, Duarte & García 2004), lo que sugiere que el control de cintura de avispa o *wasp waist* ejercido por pelágicos pequeños, puede variar en distintos ecosistemas, dependiendo de la productividad de la zona y de la intensidad de la surgencia (Duarte & García 2004).

Estudios previos han realizado simulaciones de los mecanismos de control de flujos de energía (i.e. *bottom up*, *top down*, *wasp waist*) en distintos ecosistemas, encontrando diferencias en la biomasa de los grupos según el tipo de control establecido (Shannon y col. 2000, Duarte &

García 2004), o bien, de acuerdo a las diferencias en la intensidad de los cambios de biomasa, pero no en la tendencia del cambio (i.e. aumento o disminución de la biomasa) (Vasconcellos & Gasalla 2000). En el presente estudio, los cambios en la biomasa relativa de los grupos funcionales, no presentaron diferencias en los tres escenarios simulados para langostinos, ni en las tres simulaciones para sardinas, indicando que las vulnerabilidades simuladas fueron factores débiles para alterar la biomasa relativa de los grupos funcionales. Sin embargo, se debe considerar que en este estudio solo se simuló el cambio en la vulnerabilidad de un grupo del sistema (i.e. langostinos o sardinas), con el objetivo de generar una respuesta sobre la biomasa de los otros grupos, los cuales efectivamente fueron encontrados. Así, los resultados de las simulaciones realizadas demuestran que las sardinas ejercen un impacto positivo sobre los depredadores superiores y negativo en los niveles tróficos inferiores. En efecto, al simular su extracción, la biomasa de los depredadores superiores disminuyó y la biomasa de grupos como el mesozooplankton, eufáusidos y anfípodos aumentó, sugiriendo un control *wasp waist* para la sardina. Sin embargo, para demostrar este tipo de control sería necesario contar con series de tiempo de abundancia tanto de las sardinas como de sus presas y depredadores directos, información inexistente en la zona de estudio. En este sentido, Neira y col. (2014) en los sistemas de la X y XI regiones, señalaron que sardina juega un rol importante como depredador planctófago y también como presa de depredadores que a la vez son importantes recursos pesqueros, influyendo directamente en la abundancia de esos grupos, resultados que son similares a lo encontrado en el presente estudio.

En conclusión, el ecosistema del Área Marina Francisco Coloane es un sistema alejado de la madurez, dependiente de la energía (Christensen & Pauly 1993), con valores de productividad y de flujos de energía dentro de lo reportado para ecosistemas productivos. Paralelamente, debido a sus interacciones tróficas como depredador y como presa, a sus altos valores en los índices de grado y de centralidad, y a su impacto sobre la abundancia de otras especies de la comunidad, se

sugiere que el langostino cumple una función relacionada con la conexión de los grupos de niveles tróficos inferiores (i.e. detritus, fitoplancton) y de niveles tróficos superiores (i.e. ballenas jorobadas, brótulas, pingüinos) en la red trófica del área de estudio. Estos resultados están de acuerdo a lo indicado por Romero y col (2004) y Lovrich & Thiel (2011) quienes reportaron que *Munida gregaria* representa un enlace directo entre materia orgánica particulada, productores primarios y depredadores superiores, siendo un componente clave del acoplamiento bento-pelágico (Funes y col. 2018). Asimismo, coinciden con lo reportado para especies altamente conectadas dentro de una red trófica, sugiriéndose una función clave, según su efecto sobre las otras poblaciones componentes de la comunidad (Solé & Montoya 2001, Dunne y col. 2002). Por último, los resultados de flujos relativos y del índice CC_i , sugieren fuertemente que la sardina es una especie importante en la transferencia de flujos de energía del ecosistema. Si bien se ha reportado que tanto los langostinos como las sardinas cumplen un rol esencial en los ecosistemas que habitan (Diez y col. 2012, Riccialdelli y col. 2016), los resultados sugieren que el rol de los langostinos estaría relacionado con la conexión de los grupos componentes del sistema, afectando su eventual pesquería principalmente a grupos de nivel trófico intermedio. En cambio, el rol de la sardina si bien está relacionado a la conexión de grupos, también se relaciona con la transferencia de flujos de energía, ya que al ser organismos de mayor tamaño consumen mayor cantidad de biomasa (y energía), transfiriéndola a los depredadores tope, los cuales se verían afectados directamente ante una eventual pesquería de este recurso. Por tanto, aunque la zona de estudio es un Área Marina Protegida, se sugiere en un futuro próximo, realizar monitoreo de las poblaciones de *Munida gregaria* y *Sprattus fuegensis*, de tal manera de asegurar la protección y conservación de ese ecosistema.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, J. Haro, D. Riccialdelli, L. Aguayo-Lobo, A. Gende, S. Hendrix, N. Carabeo, J. 2014. Diagnóstico de las relaciones predador-presa en el Área Marina Costera Protegida Francisco Coloane. Informe Final. Fundación Cequa.
- Aguayo-Lobo, A. Acevedo, J. Cornejo, S. 2011. La ballena jorobada, Conservación en el Parque Marino Francisco Coloane. Ocho Libros, Santiago.
- Antezana, T. 1999. Plankton of Southern Chilean fjords: trends and linkages. *Sci. Mar.* 63(1): 69-80.
- Antezana, T. Giraldo, A. Hamame, M. 2002. Clorofila y alimentación del zooplancton fraccionado por tamaño, en subcuencas del Sistema de Canales Magallánicos y fueguinos durante la primavera de 1998. *Cienc. Tecnol. Mar.* 25: 109-130.
- Aracena, C. Lange, C.B. Iriarte, J.L. Rebolledo, L. Pantoja, S. 2011. Latitudinal patterns of export production recorded in surface sediments of the Chilean Patagonian fjords (41-55°S) as a response to water column productivity. *Cont. Shelf Res.* 31: 340-355.
- Arancibia, H. Neira, S. Barros, M. Gatica, C. Zúñiga, M.J. Alarcón, R. Acuña, E. 2010. Formulación e implementación de un enfoque multiespecífico de evaluación de stock en recursos demersales de la zona sur austral - Fase I. Informe Final Proyecto FIP 2008-23. Universidad de Concepción/Instituto de Investigación Pesquera.
- Aranis A. Caballero, L. Cerna, F. Gómez, A. Lopez, A. Bernal, C. 2006. Monitoreo de la Pesquería de Pequeños Pelágicos en Aguas Interiores de la X Región, Año 2004. Informe Final Proyecto FIP 2004-39. Instituto de Fomento Pesquero.
- Arntz, W.E. Gorny, M. 1996. Cruise report of the Joint Chilean-German-Italian Magellan "Victor Hensen" Campaign in 1994. *Ber. zur Polarforsch.* 190: 1-85.
- Christensen, V. Pauly, D. 1992. ECOPATH II-A system for balancing steadystate ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Modell.* 61: 169-185.
- Christensen, V. Pauly, D. 1993. Trophic models of aquatic ecosystems. *ICLARM Conf. Prod.* 26. ICLARM: Manila.
- Christensen V. Walters, C.J. Pauly, D. 2000. Ecopath with Ecosim: a user's guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver.
- Christensen, V. Walters, C. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol Modell.* 172: 109-139.
- Cornejo, S. Kush, A. 2006. Biodiversidad del Área Marina y Costera Protegida Francisco Coloane: Desafíos y Oportunidades. En Ocho Libros (eds), Conservación de la biodiversidad de importancia mundial a lo largo de la costa Chilena. pp 142-146. Salesianos S.A, Santiago.

- Cubillos, L. Paramo, J. Castro, L. Sobarzo, M. Peña, H. Soto, S. Rodríguez, A. Pedraza-García, M. Rebolledo, H. Castillo-Jordán, C. 2011. Estimación de abundancia, biomasa y distribución espacial de pequeños pelágicos en aguas interiores de la X y XII regiones y su relación con algunas variables ambientales, año. Centro de Investigación Oceanográfica en el Pacífico Sur-Oriental (COPAS), Universidad de Concepción.
- Cury, P. Bakun, A. Crawford, R.J.M. Jarre-Teichmann, A. Quinones, R. Shannon, L.J. Verheye, H.M. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 603-618.
- Cury, P. Shannon, L. Shin, Y.J. 2003. The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. En M. Sinclair y G. Valdimarsson (eds), *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. pp 103-123. FAO, Rome and CABI Publishing, Wallingford.
- De la Cruz, G. 1993. A preliminary model of Mandinga lagoon, Veracruz, México. En V. Christensen y D. Pauly (eds), *Trophic models of aquatic ecosystems Vol. 26*. pp 193-196. Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management Conference Proceedings.
- Diez, M.J. Pérez-Barros, P. Romero, M.C. Scioscia, G. Tapella, F. Cabreira, A.G. Madirolas, A. Raya-Rey, A. Lovrich, G.A. 2012. Pelagic swarms and beach strandings of the squat lobster *Munida gregaria* (Anomura: Munididae) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego. *Polar Biol.* 35: 973-983.
- Diez, M.J. Cabreira, A.G. Madirolas, A. De Nascimento, J.M. Scioscia, G. Schiavini, A. Lovrich, G.A. 2018. Winter is cool: spatio-temporal patterns of the squat lobster *Munida gregaria* and the Fuegian sprat *Sprattus fuegensis* in a sub-Antarctic estuarine environment. *Polar Biol.* 1-15.
- Duarte, L.O. García, C.B. 2004. Trophic role of small pelagic fishes in a tropical upwelling ecosystem. *Ecol. Model.* 172: 323-338.
- Dunne, J.A. Williams, R.J. Martínez, N.D. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5: 558-567.
- Estes, J. A. Tinker, M.T. Williams, T.M. Doak, D.F. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science.* 282: 473-476.
- Estrada, E. 2007. Characterization of topological keystone species: local, global and “meso-scale” centralities in food webs. *Ecol. Complex.* 4: 48-57.
- Finn, J.T. 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *J. Theor. Biol.* 56: 363-380.
- Frederiksen, M. Edwards, M. Richardson, A.J. Halliday, N.C. Wanless, S. 2006. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *J. Animal Ecol.* 75: 1259-1268.

- Funes, M.Irigoyen, A.J.Trobbiani, G.A. Galván, D.E. 2018. Stable isotopes reveal different dependencies on benthic and pelagic pathways between *Munida gregaria* ecotypes. Food webs. 17: e00101.
- Hamame, M. Antezana, T. 2010. Vertical diel migration and feeding of *Euphausia vallentini* within southern Chilean fjords. Deep-Sea Res. II. 57: 642-651.
- Hairston, N.G. Smith, F.E. Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control and competition. Amer. Nat. 94: 421-425.
- Haro, D. Aguayo-Lobo, A. Acevedo, J. 2013. Características oceanográficas y biológicas de las comunidades del plancton y necton del Área marina costera Protegida Francisco Coloane: una revisión. An. Inst. Patagonia. 41(1): 77-90.
- Hernández-Padilla, J.C. Ruíz-Barreiro, M. Salcedo-Bojórquez, S. Espinosa-Romero, M.J. Zetina-Rejon, M.J. Arreguín-Sánchez, F. 2017. The Ecological Role of *Opisthonema libertate* and *Cetengraulis mysticetus* on Ecosystem Order in The Southeastern Gulf of California, Mexico. Turk. J. Fish. Aquat. Sc. 17: 713-724.
- Hunt, G.L. McKinnell, S. 2006. Interplay between top-down, bottom-up, and wasp-waist control in marine ecosystems. Prog. Oceanogr. 68: 115-124.
- Iriarte, J.L. González, H.E. Liu, K.K. Rivas, C. Valenzuela, C. 2007. Spatial and temporal variability of chlorophyll and primary productivity in surface waters of southern Chile (41,5-43°S). Estuar. Coast. Shelf Sci. 74: 471-480.
- Jarre, A. Muck, P. Pauly, D. 1991. Two approaches for modelling fish stock interactions in the Peruvian upwelling ecosystem. ICES Mar. Sci. Symposia. 193: 171-184.
- Jordán, F. Benedek, Z. Podani, J. 2007. Quantifying positional importance in food webs: a comparison of centrality indices. Ecol. Modell. 205: 270-275.
- Jordán, F. 2009. Keystone species and food webs. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. 364: 1733-41.
- Junker, B.H. Schreiber, F. 2008. Correlation networks. Analysis of Biological Networks. New Jersey.
- Libralato, S. Christensen, V. Pauly, D. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. Ecol. Modell. 195: 153-171.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology. 23: 399-418.
- Lovrich, G.A. Thiel, M. 2011. Ecology, physiology, feeding and trophic role of squat lobsters. En G. Poore, S.T. Ahyong, J. Taylor (eds), The biology of squat lobsters. pp 183-222. CSIRO Publishing, Melbourne and CRC Press, Boca Raton.

- Manickchand-Heileman, S. Arreguín-Sánchez, F. Lara-Domínguez, A. Soto, L.A. 1998. Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon, SW Gulf of Mexico. *J. Fish Biol.* 53: 179-197.
- Mackinson, S. Vasconcellos, M. Pitcher, T. Walters, C. Sloman, K. 1997. Ecosystem impacts of harvesting small pelagic fish in upwelling systems: Using a dynamic mass-balance model. En *Forage Fishes in Marine Ecosystems. Proceedings of the International Symposium on the Role of Forage Fishes in Marine Ecosystems.* pp 731-749. University of Alaska Fairbanks. Alaska.
- Medina, M. Arancibia, H. Neira, S. 2007. Un modelo trófico preliminar del ecosistema pelágico del norte de Chile (18°20'S - 24°00'S). *Investigaciones Marinas.* 35: 25-38.
- Molina, L.J. Quiroga, A. de Federico, A. 2006. Taller de autoformación con programas informáticos de análisis de redes sociales. Col. Documents. Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- Morissette, L. Hammill, M.O. Savenkoff, C. 2006. The trophic role of marine mammals in the northern gulf of St. Lawrence. *Mar. Mamm. Sci.* 22: 74-103.
- Neira, S. Arancibia, H. Barros, M. Castro, L. Cubillos, L. Niklitschek, E. Alarcón, R. 2014. Rol ecosistémico de sardina austral e impacto de su explotación en la sustentabilidad de otras especies de interés comercial. Informe Final Proyecto FIP 2012-15. Universidad de Concepción.
- Niklitschek, E. Toledo. P. Hernández, E. Nelson, J. Soule, M. Herranz, C. Murillo, C. Valenzuela, X. 2009. Evaluación Hidroacústica de pequeños pelágicos en aguas interiores de la X y XI regiones, año 2007. Informe Final Proyecto FIP 2007-05. Universidad Austral de Chile.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science.* 104: 262-270.
- Odum, E.P. 1971. *Fundamentals of ecology.* W.B. Saunders, Philadelphia.
- Odum, W.E. Heald, E.J. 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. En L.E. Cronin (eds), *Estuarine Research Vol. 1.* pp 265-286. Academic Press, New York.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.* 100: 65-75.
- Paine, R.T. 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia.* 15: 93-120.
- Pauly, D. Christensen, V. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature.* 374: 255-257.
- Pavés, H. González, H. Christensen, V. 2013. Structure and functioning of two pelagic communities in the North Chilean Patagonian coastal system. *Hydrobiologia.* 717: 85-108.
- Pavés, H. González, H. Iriarte, J.L. 2014. Carbon flows through the pelagic sub-food web in two basins of the Chilean Patagonian coastal system: The significance of coastal-ocean connection on ecosystemic parameters. *Estuar. Coast.* 38: 179-191.

- Pedersen, S.A. Zeller, D. 2001. A mass balance model for the West Greenland marine ecosystem. En S. Guenette, V. Christensen y D. Pauly (eds), Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: Models and analyses. Fisheries Centre Research Report, 9(4): 111-127. University of British Columbia, Vancouver.
- Power, M. E. Tilman, D. Estes, J.A. Menge, B.A. Bond, W.J. Mills, L.S. Daily, G. Castilla, J.C. Lubchenco, J. Paine, R.T. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience*. 46: 609-620.
- Ramírez, B. 2005. Distribución vertical de clorofila en los fiordos australes ubicados entre el estrecho de Magallanes y el cabo de Hornos (Chile). *Cienc. Tecnol.Mar.* 28(2): 43-6.
- Riccialdelli, L. Newsome, S.D. Fogel, M.L. Fernández, D.A. 2016. Trophic interactions and food web structure of a subantarctic marine food web in the Beagle Channel: Bahía Lapataia, Argentina. *Polar Biol.* 40(4): 807-821.
- Riofrío-Lazo, M. Arreguín-Sánchez, F. Zetina-Rejón, M.J. Escobar-Toledo, F. 2013. The ecological role of the Vaquita, *Phocoena sinus*, in the ecosystem of the Northern Gulf of California. *Ecosystems*. 16: 416-433.
- Rodríguez, L. Bahamonde, R. 1986. Contribución al conocimiento de *Munida subrugosa* (White, 1847) de la XII Región, Chile. En P. Arana (eds), La pesca en Chile. pp 283-296. Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.
- Romero, C. Lovrich, G.A. Tapella, F. Thatje, S. 2004. Feeding ecology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 84: 359-365.
- Saggiomo, V. Santarpia, I. Saggiomo, M. Margiotta, F. Mangoni, O. 2011. Primary production processes and photosynthetic performance of a unique periantarctic ecosystem: the Strait of Magellan. *Polar Biol.* 34 (9): 1255-1267.
- Schnack-Schiel, S.B. Isla, E. 2005. The role of zooplankton in the pelagic-benthic coupling of the Southern Ocean. *Sci. Mar.* 69(II): 39-55.
- Sepúlveda, M. Neira, S. Oliva, D. Pavés, H. Pavez, G. Santos, M. Sarmiento, R. 2016. Rol ecológico del lobo marino común en el territorio y aguas jurisdiccionales Chilenas. Informe final Proyecto FIP 2014-28. Universidad de Valparaíso.
- Shannon, L. Cury, P. Jarre, A. 2000. Modelling effects in the Southern Benguela ecosystem. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 720-722.
- Solé, R.V. Montoya, J.M. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proc. R. Soc. B.* 268: 2039-2045.
- Tapella, F. Romero, M.C. Lovrich, G.A. Chizzini, A. 2002. Life history of the galatheid crab *Munida subrugosa* in subantarctic waters of the Beagle Channel, Argentina. En A.J. Paul et al. (eds), Crabs in cold water regions: biology, management and economics. pp 115-134. University of Alaska Sea Grant AK-SG-02-01.

- Ulanowicz, R.E. 1986. Growth and development: Ecosystem phenomenology. Springer-Verlag, New York.
- Ulanowicz, R.E. Puccia, C.J. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses*. 5: 7-16.
- Valls, A. Coll, M. Christensen, V. 2015. Keystone species: towards an operational concept for marine biodiversity conservation. *Ecol. Monogr.* 85: 29-4.
- Vasas, V. Lancelot, C. Rousseau, V. Jordán, F. 2007. Eutrophication and overfishing in temperate nearshore pelagic food webs: A network perspective. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 336: 1-14.
- Vasconcellos, M. Gasalla, M.A. 2000. Fisheries catches and the carrying capacity of marine ecosystems in southern Brazil. *Fish. Res.* 1091: 1-17.
- Vega-Cendejas, M.E. & Arreguín-Sánchez, F. 2001. Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatan Peninsula, Mexico. *Ecol. Modell.* 137: 119-133.
- Vinuesa, J.H. Varisco, M. 2007. Trophic ecology of the lobster krill *Munida gregaria* in San Jorge Gulf, Argentina. *Investigaciones Marinas*. 35(2): 25-34.
- Walters, C. Christensen, V. Pauly, D. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fisher.* 7: 139-172.
- Wasserman, S. Galaskiewicz, J. 1994. Advances in social network analysis: Research in the social and behavioral sciences. Thousand Oaks, CA: Sage.
- Zetina-Rejón, M.J. Arreguín-Sánchez, F. Chavez, E.A. 2003. Trophic structure and flows of energy in the Huizache–Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57: 803-815.
- Zuleta, A. Rubilar, P. 2010. Impacto del desarrollo de una pesquería de sardina austral (*Sprattus fuegensis*) en aguas interiores de las regiones X-XII. Informe Técnico. Centro de Estudios Pesqueros.

CONCLUSIONES GENERALES

El estudio del nicho trófico de una especie o población, juega un papel fundamental en la comprensión de la estructura de una comunidad biológica, ya que define la forma en que los organismos se alimentan y entrega información del hábitat que utilizan (Pianka 1974, Pusineri y col. 2008). Según la dinámica de nicho, la posición y amplitud del nicho pueden variar a distintas escalas espaciotemporales, ya sea por factores intrínsecos a los organismos (e.g. ontogenia) o por factores extrínsecos a la población en estudio (e.g. disponibilidad de alimento) (Jaksic & Marone 2007). En esta Tesis, se utilizó el concepto de nicho isotópico, como *proxi* del nicho trófico, para analizar posibles factores que podrían influir en la dinámica de nicho de la población de ballenas jorobadas que se alimentan en el estrecho de Magallanes. Para esto, se analizaron potenciales cambios en la dieta de los individuos y la amplitud de nicho isotópico en relación a i) la ontogenia (factor intrínseco) y a ii) la estacionalidad de su periodo de alimentación (factor extrínseco).

Los resultados de los análisis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en piel de ballenas, indicaron que existen diferencias interanuales en el consumo de presas por parte de la ballena jorobada en el estrecho de Magallanes, indicando que la especie analizada podría ser un predictor de las presas dominantes en este ecosistema (Fleming y col. 2016). Paralelamente, también se evidenciaron diferencias interanuales en el efecto de la ontogenia como un factor intrínseco de la dinámica de nicho. Efectivamente, solo en el año 2011, los juveniles presentaron una amplitud de nicho significativamente mayor respecto a los adultos. En este sentido, en mamíferos marinos (Drago y col. 2009) y particularmente en cetáceos, se han reportado cambios en el consumo de presa según el rango etario, presentando los individuos juveniles mayor diversidad en las presas consumidas (Hassani y col. 1997), sugiriéndose un aumento en las habilidades de captura de presas con mayor movilidad (e.g. peces) y en la capacidad de buceo en

cetáceos adultos (Gómez-Campos y col. 2011). En el presente estudio, los langostinos fueron presa importante de los juveniles durante todas las temporadas analizadas, lo que se relacionaría con su alta densidad energética la cual suministra los altos requerimientos de energía de los individuos juveniles (Worthy 2001). Sin embargo, esto también podría relacionarse a la menor movilidad de los langostinos con respecto a las sardinas, haciendo más fácil su captura para animales juveniles, quienes no poseerían una gran experiencia en la captura de presas con mayor movilidad. En este sentido, la teoría de forrajeo óptimo predice que los animales seleccionan aquellas presas que les resulten energéticamente mayores o que equipararen la energía que emplean para localizarlas, capturarlas y consumirlas (Pyke y col. 1977).

La estacionalidad como factor extrínseco no presentó un efecto significativo sobre la amplitud de nicho, aun cuando en los meses de verano se verificó una tendencia a que el área del nicho isotópico fue mayor. Por tanto, los cambios en la productividad primaria no influirían drásticamente en la abundancia poblacional de las presas, al menos, durante el periodo de alimentación de las ballenas en esta zona. En este sentido, se sugiere realizar estudios en el estrecho de Magallanes, que estimen el aporte de nutrientes que realizan las ballenas jorobadas a través de sus fecas, ya que éste ayuda al reciclado de nutrientes en la zona fótica, manteniendo alta productividad en el ecosistema (Lavery y col. 2010) y sustentando a las distintas poblaciones biológicas.

Posteriormente, se examinó el rol trófico que ejercen los grandes cetáceos en sus áreas de alimentación, evaluando el rol que posee la ballena jorobada en la trama trófica del estrecho de Magallanes. En general, en la literatura se hace referencia a que debido a su gran tamaño corporal, abundancia y requerimientos energéticos, los cetáceos influyen en la estructura y dinámica de los ecosistemas (Bowen 1997). Sin embargo, son escasos los estudios que analizan la función que cumplen los cetáceos de nivel trófico intermedio (i.e. misticetos). Los resultados indicaron que el impacto ejercido por la ballena jorobada fue bajo en comparación con los

impactos negativos que ejercieron las orcas y los lobos marinos, sugiriendo que el impacto trófico que ejercen las distintas especies de mamíferos marinos depende de su posición en la red trófica. La ballena jorobada presentó un nivel trófico intermedio de 3,4, siendo el depredador más importante para langostinos y eufáusidos, causando el 51% y 36% de su mortalidad total respectivamente. Tanto los índices estimados como la simulación de remoción de las ballenas del sistema, revelaron que las ballenas jorobadas contribuirían de manera significativa en el orden del ecosistema del Área Francisco Coloane. Efectivamente, la remoción de ballenas en la modelación provocó un aumento significativo del índice $(A/C)_{ext i}$, estimador de los cambios en el orden y desarrollo de un ecosistema (Ulanowicz & Mann 1981, Riofrío-Lazo y col. 2013). Según lo indicado por Arreguín-Sánchez (2014) sobre la relación entre la capacidad de auto-organización de un ecosistema con respecto al cambio en su orden, el aumento de $(A/C)_{ext i}$ demuestra que al extraer las ballenas, el sistema aumenta su capacidad de auto-organización, aumentando así la intensidad de los flujos de energía de los grupos que quedan en el sistema (Figura 1). Además, este resultado indica que al extraer grandes depredadores como las ballenas jorobadas, el sistema se aleja de su condición original de surgencia. Es decir, los flujos directos e indirectos hacia y desde las ballenas, afectan significativamente el orden del ecosistema, provocando un aumento de la tasa de ascendencia relativa (A/C) en la mayoría de los grupos, lo que implica un mayor grado de especialización de las vías de flujos de energía en la red trófica.

Por otro lado, los índices estructurales y funcionales estimados, junto con el análisis de los indicadores de la red trófica, señalaron que la organización y desarrollo de la red trófica del Área Marina Francisco Coloane está determinada principalmente por organismos de niveles tróficos bajos (i.e. fitoplancton y mesozooplancton), siendo un sistema inmaduro dependiente de la energía (i.e. surgencia), con valores de productividad y de flujos de energía dentro de lo reportado para ecosistemas productivos.

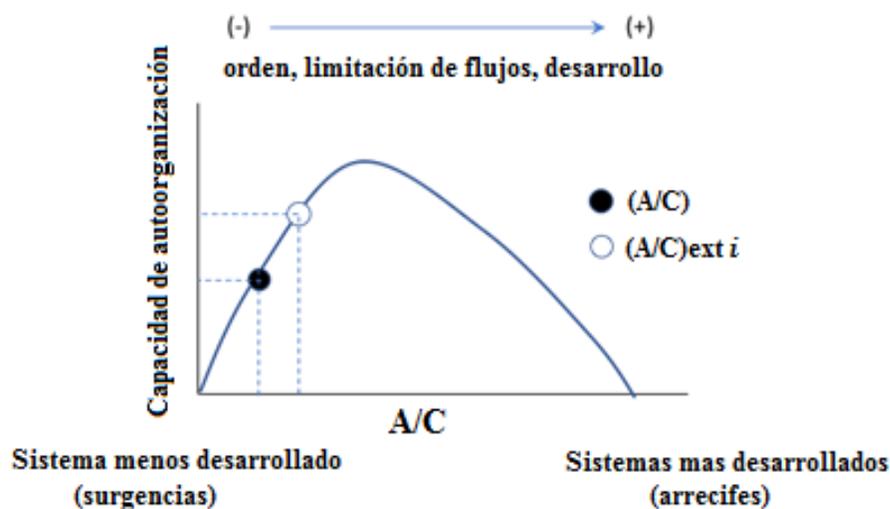


Figura 1: Relación teórica entre la capacidad de auto-organización de un ecosistema con respecto al cambio en su orden. El círculo negro indica la tasa de ascendencia relativa (A/C) original del ecosistema en Francisco Coloane y el círculo blanco indica la tasa (A/C) luego de la remoción de las ballenas. Figura modificada de Arreguín-Sánchez (2014).

Finalmente, se examinó el rol del langostino (*Munida gregaria*) y de la sardina (*Sprattus fuegensis*) en la red trófica del área de estudio. Para esto, se estimaron indicadores basados en la biomasa de cada grupo funcional (Power y col. 1996, Libralato y col. 2006) e índices de centralidad que consideran el número de interacciones tróficas de cada grupo (i.e. como depredador y como presa), así como la longitud de la cadena alimentaria (Wasserman & Galaskiewicz, 1994, Jordan y col. 2007, Junker & Schreiber, 2008). Los primeros indicadores, señalaron que las orcas, cumplen la función de especie clave en la trama trófica del área de estudio, siendo una especie con altos impactos en la estructura de la red trófica, a pesar de su baja abundancia (Power y col. 1996, Valls y col. 2015). Por otro lado, los índices de centralidad presentaron valores elevados en orcas y langostinos, lo que sugiere que ambos grupos cumplen una función en la conexión de los grupos en la red trófica del área de estudio. En este sentido, estudios previos han señalado que en la mayoría de las comunidades evaluadas existen varias

especies clave (Jordan 2009), lo cual está determinado principalmente por el número de interacciones con los otros grupos de la red (Piraino y col. 2002, Jordan 2009). En efecto, evaluaciones realizadas en otros ecosistemas han reportado la existencia de valores elevados en estos índices tanto en organismos de niveles tróficos inferiores como en depredadores superiores (Hernández-Padilla y col. 2017).

Al ser uno de los grupos con mayor biomasa del ecosistema modelado, *M. gregaria*, no cumple con la definición tradicional de especie clave, la cual señala a una especie con un impacto desproporcionado en la estructura de la red trófica con respecto a su baja abundancia (Power y col. 1996). Sin embargo, en la actualidad se utilizan índices de centralidad que consideran el grado de conexión de un organismo con los otros grupos del sistema, para determinar especies clave (Solé & Montoya 2001, Dunne y col. 2002), estableciéndose que corresponde a una especie con efectos significativos en la abundancia de otras especies y en la estructura de la red trófica (Dunne y col. 2002, Piraino y col. 2002, Valls y col. 2015). En el presente estudio, los langostinos fueron presa del 60% de los grupos funcionales, presentando alta abundancia y grandes impactos en la red trófica. Estos resultados sugirieron que *Munida gregaria* es una especie dominante (Ashton 1992, Dunne y col. 2002), con una función en la conexión de grupo del sistema, siendo esencial en la estructura de la comunidad biológica, según lo indicado previamente para especies con alta biomasa y con efectos sobre la abundancia de las otras poblaciones del ecosistema (Power y col. 1996).

Las simulaciones de mecanismos de control de flujos de energía no confirmaron el control cintura de avispa o *wasp waist* para la sardina. Sin embargo, al presentar altos flujos de energía, al tener un alto consumo de alimento y ser presa del 50% de los grupos funcionales, se evidencia su importancia como depredador y como presa en el ecosistema modelado. El concepto “control de energía”, hace referencia a como es controlada la abundancia de una población a través de las interacciones tróficas, permitiendo establecer un efecto del tipo *bottom up* cuando las presas

controlan la abundancia (Frederiksen y col. 2006) o del tipo *top down* si los depredadores controlan la abundancia (Pace y col. 1999). El control cintura de avispa o *wasp waist*, es un efecto indicado principalmente para peces pelágicos pequeños y de nivel trófico intermedio, los cuales controlan la abundancia de sus presas y de sus depredadores (Cury y col. 2000, Hunt & McKinnell 2006). Al considerar los resultados que evidenciaron que la organización y desarrollo de la red trófica está determinada principalmente por organismos de niveles tróficos bajos (i.e. fitoplancton y mesozooplancton), y los resultados de análisis de especie clave, que indicaron que tanto las orcas cumplirían una función clave en el área de estudio, se evidencia que en el Área Francisco Coloane los tres mecanismos de energía estarían presentes, dominando un tipo de control sobre otro, según la estacionalidad (i.e. *bottom up*) o según la presencia de grandes depredadores (i.e. *top down*).

Las Áreas Marinas Costeras Protegidas surgieron para proteger, mantener y restaurar los recursos naturales y culturales de las aguas costeras y marinas (de Andrade, 2006), y son áreas esenciales para la conservación de la biodiversidad (Dudley, 2008). El Área Marina Francisco Coloane fue creada para la conservación del área de alimentación de la ballena jorobada, y de las áreas de reproducción del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) y del lobo marino común (*Otaria flavescens*). Considerando que el presente estudio reveló que estos organismos son importantes depredadores de *Munida gregaria* y *Sprattus fuegensis*, es relevante considerar a los langostinos y a la sardina, como objetos de conservación de esta zona, de tal manera de asegurar la protección y la conservación efectiva de las poblaciones de grandes depredadores en este ecosistema de fiordos y canales de la Patagonia. Para ello es necesario entonces realizar un monitoreo de la abundancia poblacional de langostinos y sardinas en esta área protegida. Este tipo de estudios permitirá evaluar la disponibilidad de presas en el sistema y las preferencias en la dieta de las distintas poblaciones de depredadores. Asimismo, contar con series de tiempo de

biomasa de estas presas, permitirá realizar simulaciones más específicas de sus impactos tróficos y del control de flujo de energía en la red trófica.

En conclusión, el presente estudio evidencia que el impacto trófico que ejercen los cetáceos en la estructura y dinámica de los ecosistemas, debe ser analizado considerando su posición trófica. En efecto, depredadores de nivel trófico intermedio como las ballenas jorobadas, ejercen impactos bajos en comparación con los impactos negativos de las orcas y otros mamíferos marinos que son depredadores topos. Esta Tesis constituye al primer estudio de nicho isotópico de las ballenas jorobadas en Chile y de modelamiento trófico con el enfoque Ecoptah y Ecosim en el Área Marina Costera Protegida Francisco Coloane en el estrecho de Magallanes.

BIBLIOGRAFÍA

- Arreguín-Sánchez, F. 2014. Adaptabilidad y sostenibilidad: un enfoque holístico hacia el manejo de ecosistemas acuáticos explotados. *Cienc. Pesquera*. 22(1): 89-101.
- Ashton, P.S. 1992. Species richness in plant communities. En P.L. Fiedler, K.S. Jain (eds), *Conservation biology*. pp 3-22. Chapman and Hall, London.
- Bowen, W.D. 1997. Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 158: 267-274.
- Cury, P. Bakun, A. Crawford, R.J.M. Jarre, A. Quinones, R.A. Shannon, L.J. Verheye, H.M. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *J. Mar. Sci.* 57: 603-618.
- De Andrade, R. 2006. Introducción. En Ocho Libros (eds), *Conservación de la biodiversidad de importancia mundial a lo largo de la costa Chilena*. pp 21-25. Salesianos S.A., Santiago.
- Drago, M. Cardona, L. Crespo, E.A. Aguilar, A. 2009. Ontogenic dietary changes in South American sea lions. *J. Zool.* 279: 251-261.
- Dudley, N. 2008. Directrices para la aplicación de las categorías de gestión de áreas protegidas. UICN: Gland.
- Dunne, J.A. Williams, R.J. Martínez, N.D. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5: 558-567.
- Fleming, A.H. Clark, C.T. Calambokidis, J. Barlow, J. 2016. Humpback whale diets respond to variance in ocean climate and ecosystem conditions in the California Current. *Glob. Change Biol.* 22: 1214-1224.
- Frederiksen, M. Edwards, M. Richardson, A.J. Halliday, N.C. Wanless, S. 2006. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *J. Anim. Ecol.* 75: 1259-1268.
- Gómez-Campos, E. Borrell, A. Cardona, L. Forcada, J. Aguilar, A. 2011. Overfishing of small pelagic fishes increases trophic overlap between immature and mature striped dolphins in the Mediterranean Sea. *Plos One.* 6: e24554.
- Hassani, S. Antoine, L. Ridoux, V. 1997. Diet of Albacore, *Thunnus alalunga*, and dolphins, *Delphinus delphis* and *Stenella coeruleoalba*, caught in the North-east Atlantic albacore drift-net fishery: A progress report. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 22: 119-123.
- Hernández-Padilla, J.C. Ruíz-Barreiro, M. Salcedo-Bojórquez, S. Espinosa-Romero, M.J. Zetina-Rejon, M.J. Arreguín-Sánchez, F. 2017. The Ecological Role of *Opisthonema libertate* and *Cetengraulis mysticetus* on Ecosystem Order in The Southeastern Gulf of California, Mexico. *Turk. J. Fish. Aquat. Sc.* 17: 713-724.

- Hunt, G.L. McKinnell, S. 2006. Interplay between top-down, bottomup, and wasp-waist control in control in marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 68: 115-124.
- Jaksic, F.M. Marone, L. 2007. Nicho. En Ediciones Universidad Católica de Chile (eds), *Ecología de Comunidades*. pp 31-46. Segunda edición ampliada, Santiago.
- Jordán, F. Benedek, Z. Podani, J. 2007. Quantifying positional importance in food webs: a comparison of centrality indices. *Ecol. Modell.* 205: 270-275.
- Jordán F. 2009. Keystone species and food webs. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B.* 364: 1733-1741.
- Junker, B.H. Schreiber, F. 2008. *Correlation networks. Analysis of Biological Networks*. New Jersey.
- Lavery, T.J. Roudnew, B. Gill, P. Seymour, J. Seuront, L. Johnson, G. Mitchell, J.G. Smetacek, V. 2010. Iron defecation by sperm whales stimulates carbon export in the Southern Ocean. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277: 3527-3531.
- Libralato, S. Christensen, V. Pauly, D. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecol. Modell.* 195: 153-171.
- Pace, M. L. Cole, J.J. Carpenter, S.R. Kitchell, J.F. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 14: 483-488.
- Pianka, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 71: 2141-2145.
- Piraino, S. Fanelli, G. Boero, F. 2002. Variability of species'roles in marine communities: Change of paradigms for conservation priorities. *Mar. Biol.* 140: 1067-1074.
- Power, M.E. Tilman, D. Estes, J.A. Menge, B.A. Bond, W.J. Mills, L.S. Daily, G. Castilla, J.C. Lubchenco, J. Paine, R.T. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience.* 46: 609-620.
- Pusineri, C. Chancollon, O. Ringelstein, J. Ridoux, V. 2008. Feeding niche segregation among the Northeast Atlantic community of oceanic top predators. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 361: 21-34.
- Pyke, G.H. Pulliam, H.R. Charnov, E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* 52: 137-154.
- Riofrío-Lazo, M. Arreguín-Sánchez, F. Zetina-Rejón, M.J. Escobar-Toledo, F. 2013. The ecological role of the Vaquita, *Phocoena sinus*, in the ecosystem of the Northern Gulf of California. *Ecosystems.* 16: 416-433.
- Solé, R.V. Montoya, J.M. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proc. R. Soc. B.* 268: 2039-2045.

Ulanowicz, R.E. Mann, K.H. 1981. Ecosystems under stress. En T. Platt, K.H. Mann y R.E. Ulanowicz (eds), *Mathematical models in biological oceanography*. pp 133-137. The UNESCO Press, Paris.

Valls, A. Coll, M. Christensen, V. 2015. Keystone species: toward an operational concept for marine biodiversity conservation. *Ecol. Monogr.* 85: 29-47.

Wasserman, S. Galaskiewicz, J. 1994. *Advances in social network analysis: Research in the social and behavioral sciences*. Thousand Oaks, CA: Sage.

Worthy, G.A.J. 2001. Nutrition and energetics. En L.A. Dierauf y F.M.D. Gulland (eds), *CRC Handbook of Marine Mammal Medicine*, second ed. pp 791-827. CRC Press, Florida.