

*Review*

## Cultivo de la trucha café anádroma: una nueva alternativa para la diversificación de la salmonicultura nacional

Nelson Colihueque<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Biología Molecular y Citogenética, Departamento de Ciencias Biológicas y Biodiversidad  
Universidad de Los Lagos, P.O. Box 933, Osorno, Chile  
Corresponding author: Nelson Colihueque (ncolih@ulagos.cl)

**RESUMEN.** Con el propósito de aportar información para contribuir al desarrollo del cultivo de la trucha café anádroma (*Salmo trutta trutta*) en Chile, también llamada *seatrout*, en este trabajo se revisan los siguientes aspectos: i) características genéticas y origen evolutivo de la trucha café naturalizada existente en el país, ii) rendimiento reproductivo bajo condiciones de cautiverio, and iii) eficiencia del proceso de esmoltificación, tasa de crecimiento y maduración sexual en agua dulce y agua de mar de la trucha café anádroma. Estos últimos parámetros son particularmente relevantes para una apropiada evaluación de su desempeño bajo condiciones de cultivo intensivo. El análisis de estos aspectos indica que las poblaciones naturalizadas de trucha café en Chile presentan un alto grado de variación genética, junto con un probable origen único (línea filogenética Atlántica, norte de Europa); éstas también presentan un rendimiento reproductivo óptimo, que excede aquel observado en otros salmónidos. Además, el proceso de esmoltificación de la trucha café anádroma es equivalente al observado en salmónidos totalmente anádromos, como el salmón del Atlántico y el salmón coho. Asimismo, con excepción de la maduración precoz, que es más alta que en el salmón del Atlántico, sobre todo en los machos, esta variedad también muestra una favorable tasa de crecimiento y sobrevivencia en agua de mar. Todos estos antecedentes indican que el cultivo de la trucha café anádroma es una alternativa interesante, con potencial para ser incorporada en la salmonicultura nacional.

**Palabras clave:** *Salmo trutta trutta*, trucha café, variabilidad genética, cultivo, rendimiento, acuicultura.

## Anadromous brown trout farming: a new alternative for the diversification of the national salmon farming

**ABSTRACT.** In order to provide information which will contribute to the development of anadromous brown trout (*Salmo trutta trutta*) farming in Chile, also called *seatrout*, this study reviews the following aspects: i) the genetic characteristics and the evolutionary origins of the naturalized populations of brown trout distributed in our country, ii) their reproductive performance under conditions of captivity, and iii) the efficiency of smoltification process, growth rate and sexual maturation in freshwater and seawater for the anadromous brown trout. These latter parameters are particularly relevant for an appropriate evaluation of their performance under intensive culture conditions. The analysis of these issues indicates that naturalized populations of brown trout in Chile have a high degree of genetic variation, along with a probable single origin (Atlantic phylogenetic lineage, northern Europe); they also exhibit optimal reproductive performance, exceeding that observed in other farmed salmonids. Moreover, the smoltification process of the anadromous brown trout is equivalent to that of fully anadromous salmonids, such as Atlantic salmon and coho salmon. With the exception of early maturation, which is higher than in the Atlantic salmon, especially in males, this variety also shows a favorable growth and survival rate in seawater. All these data indicate that the anadromous brown trout is an interesting alternative, with potential to be included in national salmon farming activities.

**Keywords:** *Salmo trutta trutta*, brown trout, *seatrout*, genetic variability, farming, performance, aquaculture.

### INTRODUCCIÓN

Durante las últimas dos décadas, el desarrollo de la salmonicultura en Chile se ha sustentado principalmente en el cultivo de cuatro especies de salmónidos, que com-

prenden el salmón del Atlántico, trucha arcoíris, salmón coho y salmón chinook. Sin embargo, la primera de éstas ha sido la especie de mayor importancia productiva, debido principalmente a sus mayores precios de mercado en comparación con el resto de las especies

cultivadas, situación que, antes de la crisis del salmón, se vio reflejada en un volumen de producción que fluctuó entre 55 y 63% respecto del total de salmónidos cultivados en Chile (Anuarios Estadísticos de Pesca y Acuicultura, 2003-2007). Esta dependencia productiva, cuasi mono-específica, de la salmicultura nacional quedó de manifiesto durante el reciente colapso del cultivo del salmón del Atlántico, suceso que comenzó a partir del año 2007, como consecuencia de las mortalidades masivas ocurridas en numerosos centros de cultivo de mar, derivadas del brote del virus de la Anemia Infecciosa del Salmón (ISA), que generó una aguda crisis económica en el sector por la falta de peces disponibles para cosecha, procesamiento y exportación (Bustos, 2012). Este evento ictiopatólogico dio lugar a una profunda revisión sobre la estrategia productiva existente en la salmicultura nacional, siendo la necesidad de reenfoque la producción una de las soluciones vislumbradas, que consideró la utilización de una mayor gama de salmónidos con el propósito de mejorar la sustentabilidad de esta actividad acuícola. Como respuesta a esta situación, los productores nacionales privilegiaron el cultivo de los salmónidos que estaban disponibles en el sistema productivo, particularmente salmón coho y trucha arcoíris, principalmente por ser asintomáticos al virus ISA, lo cual condujo a un incremento en sus niveles de producción, a pesar de presentar un menor atractivo comercial en comparación con el salmón del Atlántico.

Considerando el escenario productivo anteriormente señalado, el cultivo de otros salmónidos con potencial económico en Chile despertó el interés de los productores nacionales, puesto que su incorporación al cultivo intensivo en el mediano plazo es una alternativa plausible tendiente al mejoramiento de la sustentabilidad y diversificación de la actividad salmicultora nacional. Entre los nuevos salmónidos que pueden ser considerados con tal propósito, está la variedad anádroma o migratoria de la trucha café (*Salmo trutta trutta*), también conocida como trucha de mar o *sea trout* (Ade, 1989). Esta variedad de trucha café es atractiva puesto que presenta varias características productivas favorables para su cultivo intensivo en Chile, tales como su tolerancia al virus ISA, la adecuada adaptación al cultivo en confinamiento y la existencia de precios de mercado reales en los mercados internacionales. Además, esta variedad de trucha café puede cultivarse tanto en agua dulce como en agua de mar, al igual como ocurre hoy en día con la trucha arcoíris y, por lo tanto, su incorporación a la cadena productiva nacional no debiera representar un reto productivo mayor.

Cabe señalar que el potencial productivo de la trucha de mar se ha estudiado en profundidad por varios grupos de investigación, desde hace varias décadas,

principalmente en el extranjero (Boeuf, 1990; Chevassus *et al.*, 1992; Krieg *et al.*, 1992; Bonnet *et al.*, 1999), cuyos resultados sustentan claramente que el cultivo de esta trucha puede constituir una alternativa real para los productores nacionales. Asimismo, el hecho de que la trucha café sea asintomática al virus ISA (Plarre *et al.*, 2005), es decir, que es tolerante a este patógeno, y por ende no desarrolla la enfermedad aunque esté infectada, constituyendo un aspecto altamente favorable para su cultivo intensivo en Chile, dado que el agente etiológico que provoca el ISA tiene alta incidencia en las zonas donde se desarrolla la mayor parte de la actividad salmicultura nacional, principalmente las regiones de Los Lagos y de Aisén. Por otra parte, la trucha café tiene la ventaja de ser un salmónido apetecido en el mercado de consumo y tiene precios de mercado reales, especialmente en Europa. Esta situación junto con los bajos niveles de producción existentes para esta especie a nivel mundial, de solamente alrededor de 5.000 ton en los últimos años (FAO, 2014), permiten proyectar un aumento sostenido en sus volúmenes de producción una vez que sea incorporada al sistema productivo nacional para satisfacer la demanda no cubierta en los mercados internacionales.

La trucha café es una especie ampliamente conocida, tanto en Chile como en el extranjero, sobre todo en el ámbito de la pesca deportiva (Ade, 1989). Esta especie fue introducida al país en 1905 (Golusda, 1907), y actualmente se puede encontrar en diversos ríos y lagos del país formando numerosas poblaciones naturalizadas (Vila *et al.*, 1999; Soto *et al.*, 2006). Estas poblaciones representan un recurso genético de alto valor productivo dado que pueden ser utilizadas para establecer poblaciones de reproductores en cautiverio, para producir semillas o huevos embrionados (ovas) en forma controlada. La disponibilidad de ovas de esta especie junto con el subsecuente mejoramiento genético es un eslabón fundamental para sustentar la producción industrial de este salmónido. Así, el desarrollo del cultivo de la trucha café no debería requerir la importación de ovas con el consiguiente riesgo sanitario asociado a este proceso, tal como ocurrió con el salmón del Atlántico (Bustos, 2012). Además, en Chile se han desarrollado varias experiencias exitosas tendientes a la producción masiva de ovas de trucha café con fines comerciales, mediante la utilización de stocks de reproductores en confinamiento originados a partir de poblaciones naturalizadas (Estay *et al.*, 2004). Estas experiencias han permitido generar información importante sobre la biología reproductiva básica de poblaciones naturalizadas de esta especie (Estay *et al.*, 2003), cuya

disponibilidad es esencial para proyectar un manejo reproductivo eficiente en condiciones de cautiverio.

Al igual como ocurre con la trucha arcoíris, el cultivo de la trucha café debería involucrar varias etapas productivas, dentro de las cuales están: 1) la producción de ovas en pisciculturas especializadas en manejo reproductivo (*hatchery*), 2) la producción de ejemplares juveniles aptos para ser llevados al mar (*smolts*) y 3) el proceso de engorda de *smolts* en balsas jaula en el mar hasta lograr un ejemplar adulto con un peso apropiado a cosecha. Como se señaló previamente, el manejo reproductivo en cautiverio de poblaciones naturalizadas de trucha café ya se ha logrado con éxito en Chile (Estay *et al.*, 2004), proceso que podría ser replicado para constituir nuevas poblaciones de reproductores con fines productivos, sin embargo, los antecedentes disponibles para la etapa de esmoltificación son todavía escasos en el país. No obstante, a nivel internacional existe un avance importante en este tema, que se refleja en numerosos trabajos publicados por distintos grupos de investigación a partir de la década de los 80', cuyos resultados indican que la variedad anádroma de trucha café puede realizar un proceso normal de esmoltificación al igual que en los salmones (Boeuf & Harache, 1984; Finstad & Ugedal, 1998), siendo el peso, longitud y tipo de cepa algunas de las variables críticas en este proceso (Finstad & Ugedal, 1998; Pirhonen & Forsman, 1998; Sundell *et al.*, 1998; Ugedal *et al.*, 1998; Kallio-Nyberg *et al.*, 2010).

En el caso de la etapa de cultivo en condiciones marinas, los estudios disponibles indican que la trucha café presenta un rendimiento satisfactorio en varios parámetros productivos relevantes en producción intensiva, como crecimiento y sobrevivencia, especialmente antes de la maduración sexual (Chevassus *et al.*, 1992; Krieg *et al.*, 1992; Bonnet *et al.*, 1999). De este modo, los resultados disponibles hasta ahora sobre el desempeño de distintas variables productivas en trucha café, indican que es factible la implementación de su cultivo en el país, que permitiría, en el mediano plazo, incorporar una nueva especie de salmónido al cultivo intensivo en la zona sur.

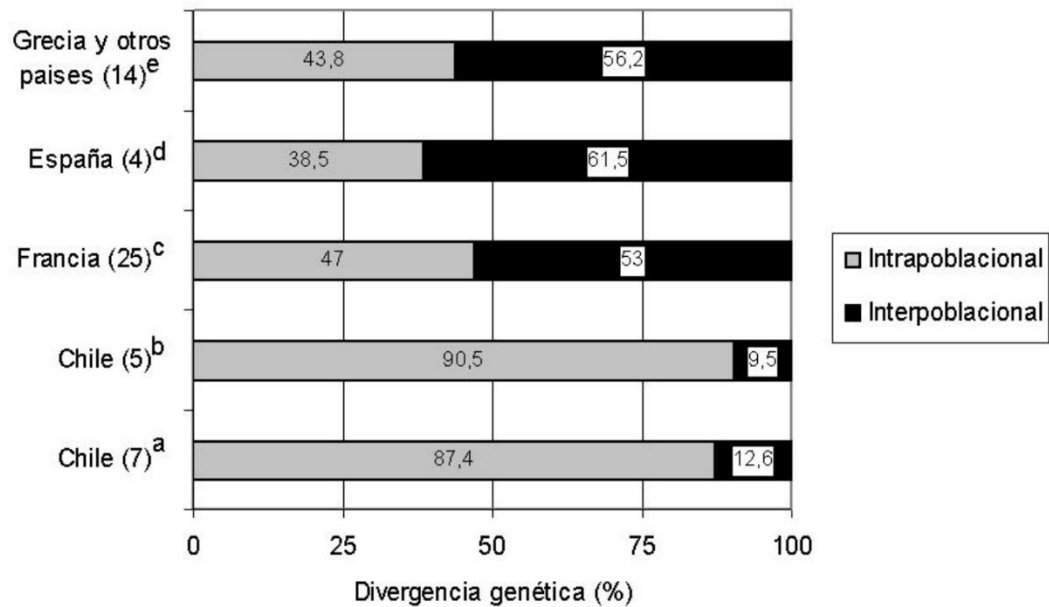
Por otra parte, desde el punto de vista genético, la trucha café naturalizada en Chile posee características únicas que son atractivas para su cultivo industrial. Dentro de éstas está su origen genético particular y su alto grado de variación genética intrapoblacional. La primera de estas características tiene relación con su pertenencia a la línea filogenética Atlántica (Faúndez *et al.*, 1997; Colihueque *et al.*, 2003), donde la variedad anádroma constituye una variedad ecológica y/o genética que la facultaría para vivir adecuadamente bajo condiciones marinas (Bernatchez, 2001). En

segundo lugar, la disponibilidad de una alta variación genética intrapoblacional permitiría establecer poblaciones de reproductores con amplia base genética, cuya existencia es importante para asegurar el rendimiento productivo futuro de las poblaciones sujetas a cultivo intensivo, ya que en este tipo de poblaciones es habitual la pérdida de variación genética a lo largo del tiempo. Asimismo, esta última característica genética también es relevante para implementar programas de selección para rasgos de interés productivo, básicamente de tipo cuantitativo, puesto que este proceso depende mayormente de la existencia de variantes genéticas dentro de la población.

Con el propósito de aportar información para contribuir al desarrollo del cultivo de la variedad anádroma de trucha café en Chile, en esta revisión se analizan algunos temas relacionados con el origen y características genéticas de la trucha café, los datos de parámetros reproductivos obtenidos bajo condiciones de cautiverio en poblaciones naturalizadas y el proceso de esmoltificación, analizando los factores más determinantes de este evento. Asimismo, también se revisan los antecedentes del rendimiento productivo bajo condiciones marinas y su manejo en cautiverio. Además, se comentan los factores relacionados con la historia de vida, puesto que al ser características biológicas propias de la especie pueden condicionar, en cierto grado, su rendimiento durante el cultivo intensivo.

### Origen y características genéticas

Los estudios sobre caracterización genética realizados en distintas poblaciones naturalizadas de trucha café localizadas a lo largo del país, que se basan en el empleo de marcadores alozímicos y de secuencias de ADN repetidas de tipo microsátélites (Faúndez *et al.*, 1997; Colihueque *et al.*, 2003), indican que éstas poseen un alto grado de variación genética en comparación con las poblaciones europeas (Ferguson, 1989), con valores de heterocigosidad promedio entre 11 y 14,1%. Este nivel de variación genética se origina por diferencias genéticas que ocurren principalmente a nivel intrapoblacional (entre 87,4 y 90,5%), más que a nivel interpoblacional (entre 9,5 y 12,6%). Al comparar estos valores de diferenciación genética con aquellos informados para poblaciones localizadas en su zona de distribución nativa que corresponde a Europa (Fig. 1) (García-Marin *et al.*, 1991; Presa *et al.*, 1994; Apostolidis *et al.*, 1996), se observa que las poblaciones de trucha café en Chile son altamente homogéneas, aunque dentro de ellas existe un alto grado de variación genética. Estos resultados sugieren que la trucha café tiene una composición genética más bien mixta, que puede haberse originado antes o durante su proceso de introducción en el país. Además, estos estudios indican

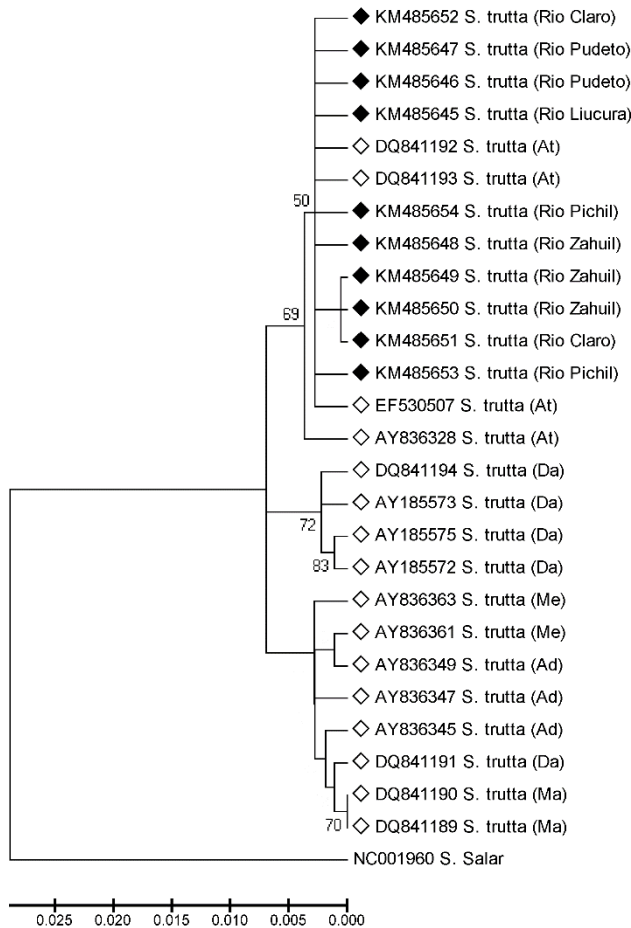


**Figura 1.** Comparación de los niveles de divergencia genética intrapoblacional e interpoblacional entre poblaciones de trucha café de Chile y Europa. Los valores de divergencia son valores relativos obtenidos con los índices  $H_M$  (divergencia genética intrapoblacional) y  $G_{ST}$  (divergencia genética interpoblacional) los cuales fueron calculados a partir de las frecuencias alélicas de marcadores alozímicos. Entre paréntesis se indica el número de poblaciones estudiadas. Los datos fueron tomados de los siguientes trabajos: a) Faúndez *et al.* (1997), b) Colihueque *et al.* (2003), c) Presa *et al.* (1994), d) Garcia-Marin *et al.* (1991), e) Apostolidis *et al.* (1996).

que las poblaciones del extremo norte (Río Salado, Antofagasta) y extremo sur (Río La Cascada, Aisén) difieren marcadamente de las poblaciones del centro-sur, probablemente relacionado con un origen genético distinto. Respecto del origen evolutivo de estas poblaciones, los estudios basados en marcadores genéticos moleculares de baja resolución, tales como el locus LDH-5 y otros, indican que estas poblaciones derivarían de la línea filogenética Atlántica o moderna propia del norte de Europa y no de la línea Mediterránea localizada en el sur de ese continente (Faúndez *et al.*, 1997; Colihueque *et al.*, 2003). Para aportar más antecedentes sobre el origen de la trucha café en Chile, se construyó un árbol filogenético utilizando un marcador molecular con mayor resolución que el locus LDH-5, que corresponde a un fragmento de 510 pb de la región control del ADN mitocondrial, considerado especialmente robusto para la realización de estudios filogenéticos en trucha café (Bernatchez *et al.*, 1992). Mediante este análisis es posible confirmar la mayor cercanía evolutiva de las poblaciones naturalizadas de trucha café del sur de Chile (regiones de La Araucanía, Los Ríos y Los Lagos) con la línea filogenética Atlántica, en comparación con las otras cuatro posibles líneas presentes en Eurasia (Fig. 2). Por lo tanto, este resultado concuerda con los estudios previos (Faúndez *et al.*, 1997; Colihueque *et al.*, 2003), e indica que la

trucha café tendría origen filogenético único. Bernatchez *et al.* (1992) propusieron para trucha café la existencia de cinco líneas filogenéticas en Eurasia sobre la base del uso de marcadores moleculares de tipo nucleares y mitocondriales; éstas líneas se caracterizan por una distribución particular dentro de esa zona geográfica que, como se señaló previamente, corresponde a su zona de distribución nativa, en particular: 1) línea Adriática distribuida en Italia y los Balcanes, 2) línea Atlántica distribuida en el norte de Europa, 3) línea Danubiana distribuida en el centro de Europa, 4) línea *Marmoratus* ubicada en la región Balcánica y Turquía, y 5) línea Mediterránea localizada en el sur de Europa. Asimismo, Bernatchez (2001), también plantea que la variedad anádroma de trucha café es una variedad marina propia de la línea Atlántica por ser genéticamente más cercana a esta línea evolutiva.

Los estudios realizados en Europa sobre la variación genética de la variedad anádroma de trucha café, indican que ésta presenta características genéticas particulares. Por ejemplo, entre la variedad anádroma de *hatchery* y silvestre, la primera tiene menor variación genética con respecto a la segunda (Hansen *et al.*, 2001; Was & Wenne, 2002). Además, entre ambas cepas la distancia genética es mínima ( $D = 0,3-4,8\%$ ), pero cuando se compara la variedad anádroma con la trucha café no migratoria o residente, éstas distan-



**Figura 2.** Árbol filogenético de poblaciones naturalizadas de trucha café (*Salmo trutta*) del sur de Chile que relaciona su cercanía evolutiva con los cinco grupos filogenéticos de referencia descritos para esta especie en Eurasia. Las poblaciones chilenas y los grupos filogenéticos de referencia se destacan con un rombo negro y blanco, respectivamente. La sigla de los grupos filogenéticos de referencia es: Ad: línea Adriática, At: línea Atlántica, Da: línea Danubiana, Ma: línea *Marmoratus* y Me: línea Mediterránea. El árbol filogenético se construyó con el método Neighbour-Joining y el modelo Tamura-Nei, basado en el análisis de la secuencia de un fragmento de 510 pb de la región control del ADN mitocondrial, utilizando al salmón del Atlántico (*Salmo salar*) como *outgroup*. Los números indicados en cada rama (%) señalan una estimación de la consistencia, basado en la regla de la mayoría de árboles de consenso con un umbral de soporte superior al 50%. Se indica el número de acceso GenBank de cada una de las secuencias de referencia utilizadas en el árbol, incluidas aquellas pertenecientes a las poblaciones chilenas, cuyas secuencias fueron obtenidas en el presente trabajo (KM485645-KM485654). El origen geográfico de las poblaciones chilenas es: Río Claro y Río Liucura, región de La Araucanía; Río Zahuil, región de Los Ríos; Río Pichil y Río Pudeto, región de Los Lagos. El árbol filogenético se construyó con el programa Mega 5.0.5 (Tamura *et al.*, 2011). La escala indica la distancia genética estimada a partir del número de sustituciones nucleotídicas por sitio.

cias aumentan significativamente ( $D = 4,4-9,0\%$ ) (Was & Wenne, 2002). Estos resultados sugieren que la variedad anádroma presenta una composición genética particular distinta respecto de la trucha café no migratoria. Este grado de diferenciación genética también se ha corroborado mediante estudios de expresión génica realizados durante el periodo de esmoltificación, dado que entre ambas variedades existe un patrón de expresión diferencial en varios genes, como ocurre con el gen de la Transaldolasa 1 (Amstutz *et al.*, 2006).

### Rendimiento reproductivo bajo condiciones de cautiverio

La trucha café en condiciones de cautiverio alcanza una alta fecundidad total, especialmente al tercer desove (4 años de edad) y cuarto desove (5 años de edad) con valores de  $1.904 \pm 595$  ovas hembra<sup>-1</sup> y  $2.744 \pm 605$  ovas hembra<sup>-1</sup>, respectivamente (Tabla 1). Este rendimiento reproductivo absoluto es menor al alcanzado por otros salmónidos, como trucha arcoíris (Estay *et al.*, 1994) y salmón coho (Estay *et al.*, 1997). Sin embargo,

en términos de fecundidad relativa, es decir, por kg de peso de la hembra, el valor de fecundidad en trucha café es más alto que en otros salmónidos, ya que alcanza a  $3.577 \pm 471$  ovas kg de peso/hembra al primer desove ó  $2.591 \pm 900$  ovas kg de peso/hembra al segundo desove (Tabla 1). De este modo, este rendimiento es superior al observado, por ejemplo, en la trucha arcoíris, con 1.825 ovas kg de peso/hembra (Estay *et al.*, 1994) en el salmón coho, con 986 ovas kg de peso/hembra (Estay *et al.*, 1997), y en el salmón de Atlántico, con 946 ovas kg de peso/hembra (Estay *et al.*, 1999). Otro dato interesante sobre el rendimiento reproductivo en trucha café es el hecho que esta especie presenta una tasa promedio de sobrevivencia al estado de ojos pigmentados sobre el 93%, siendo aproximadamente entre 11 y 19% superior a la observada en otros salmónidos, como la trucha arcoíris con 82,0% (Estay *et al.*, 1994), salmón coho con 74,3% (Estay *et al.*, 1997) y salmón del Atlántico con 76,1% (Estay *et al.*, 1999). Asimismo, la sobrevivencia al estado de ojos pigmentados es un parámetro de alta importancia productiva, dado que las ovas son el primer insumo utilizado en la cadena productiva en salmonicultura, este alto

**Tabla 1.** Rendimiento reproductivo de stocks naturalizados de trucha café a distintas edades bajo condiciones de cautiverio (según Estay *et al.*, 2004). \*Reproducida con permiso de John Wiley & Sons, <sup>a</sup>Prom  $\pm$  DE: Promedio  $\pm$  Desviación estándar, <sup>b</sup>n: número de hembras analizadas.

Parámetro reproductivo	3 años de edad (Prom $\pm$ DE) <sup>a</sup>	4 años de edad (Prom $\pm$ DE)	5 años de edad (Prom $\pm$ DE)
	1 <sup>er</sup> desove, n=238 <sup>b</sup>	2 <sup>do</sup> desove, n=273	3 <sup>er</sup> desove, n=169
Peso de las hembras (g)	470,8 $\pm$ 102,5	735 $\pm$ 150,1	1.263,9 $\pm$ 263,4
Fecundidad total (N° de huevos hembra <sup>-1</sup> )	1.182 $\pm$ 344	1.904 $\pm$ 595	2.744 $\pm$ 605
Fecundidad relativa (N° de huevos kg hembra <sup>-1</sup> )	3.577 $\pm$ 471	2.591 $\pm$ 900	2.181 $\pm$ 360
Diámetro del huevo (mm)	4,64 $\pm$ 0,11	4,77 $\pm$ 0,27	5,24 $\pm$ 0,12
Tasa de fecundación	92,0 $\pm$ 13,7	98,5 $\pm$ 4,01	95,8 $\pm$ 8,33
Sobrevivencia al estado de ojos pigmentados	93,2 $\pm$ 11,8	96,88 $\pm$ 7,3	95,16 $\pm$ 6,75

valor de sobrevivencia representa un aspecto favorable, ya que es esperable obtener un alto número de alevines y *smolts* para las subsiguientes etapas productivas. En síntesis, el manejo reproductivo de trucha café naturalizada bajo condiciones de cautiverio muestra un desempeño altamente eficiente, cuyo rendimiento es incluso superior a aquel reportado para otros salmónidos cultivados en el país.

### Esmoltificación

La variedad anádroma de trucha café se caracteriza por nacer en agua dulce y continuar con su desarrollo en este medio hasta la etapa de juvenil, para luego migrar al mar donde alcanza la adultez. Después de varios años en el medio marino, esta variedad de trucha café regresa al río donde nació para reproducirse al igual que ocurre con los salmónes (Kallio-Nyberg *et al.*, 2006; De Leeuw *et al.*, 2007). Dentro de la etapa de migración al mar ocurre un proceso fisiológico llamado esmoltificación donde un juvenil tipo *parr* se transforma en un juvenil tipo *smolt*, que le permite adaptarse a un ambiente de mayor salinidad. A nivel fisiológico este proceso se traduce en el desarrollo de la capacidad osmoregulatoria o hipo-osmoregulatoria con la que se logra el equilibrio osmótico del individuo. Para ello los peces activan un sistema enzimático transmembrana, conocido como bomba Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup> ATPasa, principalmente en el epitelio branquial, que permite mantener la presión osmótica en niveles aceptables una vez que ingresan al mar. En la trucha café anádroma uno de los primeros estudios sobre este tema fue aquel realizado por Boeuf & Harache (1984), quienes comprobaron que los juveniles cuando son trasladados al mar a una salinidad de 35 ppt, presentan un proceso óptimo de esmoltificación similar al que ocurre en salmónidos totalmente anádromos como el salmón del Atlántico. Este proceso se ve reflejado en

una actividad normal de la Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup> ATPasa branquial. En años recientes, otros trabajos han comprobado que la esmoltificación en esta variedad de trucha café, analizada mediante el perfil hormonal de la tiroxina y cortisol, es equivalente al que ocurre en el salmón del Atlántico y salmón coho (Finstad & Ugedal, 1998). Además, numerosos trabajos han abordado el estudio de distintas variables que afectan el proceso de esmoltificación en la variedad anádroma de trucha café, tales como tamaño de los juveniles, ambiente de cultivo y conducta migratoria, entre otros. Se ha observado que el tamaño de los juveniles es una variable crucial para que los peces puedan realizar un proceso adecuado de esmoltificación. Por ejemplo, Finstad & Ugedal (1998) y Ugedal *et al.* (1998) observaron que la tolerancia a la salinidad, medida como concentración de cloruro plasmático, depende del tamaño del pez, es decir, entre más pequeño el ejemplar menor tolerancia y viceversa, observándose una correlación fuertemente negativa entre estas dos variables ( $r = -0.39$  a  $-0.70$ ). La mayor tolerancia a la salinidad en los peces más grandes se refleja en menor mortalidad en comparación con peces más pequeños (30% vs 65%). A su vez la realización exitosa de la esmoltificación dependería de un tamaño mínimo crítico del juvenil, que correspondería a 180 mm de longitud, bajo la cual no pueden mantener su capacidad osmoregulatoria (nivel de cloruro plasmático bajo los 160 mmol L<sup>-1</sup>). Otro factor importante sería el ambiente de *hatchery* ya que puede deprimir la tasa de esmoltificación, dado que los juveniles de la variedad anádroma de trucha café originados en el *hatchery* presentan una menor tolerancia a la salinidad en comparación con aquellos de origen exclusivamente silvestre (Sundell *et al.*, 1998). Asimismo, se ha observado que el tipo de variedad de trucha café, ya sea residente o anádroma, no influiría mayormente en el proceso de esmoltificación (Pirhonen & Forsman,

1998). Sin embargo, la sobrevivencia de ambos tipos de cepas en condiciones marinas no es equivalente, ya que la variedad anádroma de trucha café presenta mayores tasas de sobrevivencia en comparación con la residente durante su proceso de migración al mar (Kallio-Nyberg *et al.*, 2010). La variedad anádroma de trucha café en comparación con el salmón del Atlántico es una especie de tipo más bien estuarina que de mar abierto, es decir, es menos tolerante a la alta salinidad, dado que prefiere zonas cercanas a la costa o en la desembocadura de los ríos cuando los *smolts* están en el proceso de migración al mar (Thorstad *et al.*, 2007). Esto revela una historia de vida particular, que puede tener varias implicancias para el cultivo intensivo de esta variedad de trucha.

### **Rendimiento productivo bajo condiciones de cultivo intensivo**

Los estudios sobre crecimiento de poblaciones domesticadas de trucha café (Tabla 2) indican una amplia variación interpoblacional en el crecimiento relativo, tanto en agua dulce como en agua de mar, sin embargo, el crecimiento tiende a ser más homogéneo en el ambiente marino con Coeficiente de Variación (CV) de 19,1% y 11,7%, respectivamente. A los 38 meses de edad se observa un claro efecto del ambiente del cultivo sobre el crecimiento absoluto, dado que los ejemplares cultivados en el mar duplican su peso respecto de cuando son cultivados sólo en agua dulce (2.404 g *vs* 1.236 g). Los datos de sobrevivencia indican que ésta es alta en la etapa de alevín ( $\bar{X}$  = 94,2%); aunque, la sobrevivencia en la etapa de *smolt* durante los dos primeros meses en el mar es considerablemente menor, siendo mucho más baja durante el traspaso directo ( $\bar{X}$  = 68,9%) en comparación con un proceso de adaptación progresiva a este medio ( $\bar{X}$  = 85,8%).

Respecto de la maduración sexual, los datos disponibles a los 2 años de edad indican que, con independencia del sexo del individuo, la madurez ocurre en menor frecuencia cuando los ejemplares son cultivados en agua de mar en comparación con su cultivo en agua dulce (hembras = 8,6% *vs* 23,9%; machos = 45,8% *vs* 88,2%), aunque si se tiene en cuenta el sexo, los machos siempre maduran más precozmente que las hembras (agua de mar: 45,8% *vs* 8,6%). No obstante que los resultados disponibles hasta el momento indican la existencia de una amplia variación interpoblacional en el porcentaje de maduración en ambos ambientes, tanto en machos como en hembras (*i.e.*, en agua de mar: CV machos = 46,8%; CV hembras = 67,4%), existe una alta dependencia con el tipo de stock cultivado.

También existen datos interesantes sobre el rendimiento comparado entre trucha café y salmón del Atlántico para varios parámetros productivos (Tabla 3). Estos estudios, cuya realización se ha implementado bajo condiciones similares de cultivo (Krieg *et al.*, 1992), son interesantes de considerar puesto que es posible evaluar apropiadamente el rendimiento de la trucha café con respecto a una especie de referencia ampliamente utilizada en salmonicultura, como es el salmón del Atlántico. De acuerdo a otros estudios, la trucha café alcanza el doble de crecimiento cuando es cultivada en agua de mar en comparación con su cultivo en agua dulce (1.200 g *vs* 650 g), sin embargo, lo más destacable de los resultados obtenidos en estos estudios es el hecho de que a los 2 años de edad, etapa donde los peces todavía no alcanzan la madurez sexual, su crecimiento en el mar a una misma densidad de cultivo (10 kg m<sup>-3</sup>) es similar al observado en el salmón del Atlántico (1.200 g *vs* 1.100 g). Este comportamiento productivo es concordante con la tasa crecimiento específico exhibida por ambas especies dentro del periodo considerado. A su vez los resultados de sobrevivencia evaluados en dos momentos durante el cultivo en el mar, indican que es más alta en la trucha café que en el salmón del Atlántico (primer mes: 98,5% *vs* 90%; tercer año: 74,1% *vs* 53,5%), lo cual revela que esta especie se adapta bien a las condiciones marinas. Por otra parte, los resultados sobre la madurez sexual en agua de mar indican que a los 2 años de edad, tanto los machos como las hembras presentan una mayor tasa de madurez en trucha café respecto al salmón del Atlántico (0-29% *vs* 0%). En trucha café este nivel de maduración alcanza el 100% al tercer año en ambos sexos, en cambio en el salmón del Atlántico sólo alcanza a alrededor de un 50%. Estos resultados indican que la trucha café cultivada en el mar presenta mayor maduración precoz en comparación con el salmón del Atlántico, lo cual limitaría la obtención de ejemplares de mayor tamaño, por el efecto negativo de la maduración sexual sobre el crecimiento, sobre todo si se consideran ciclos largos de cultivo. Sin embargo, el uso de peces estériles (triploides todo hembra) podría ser una solución a este problema, cuya producción puede ser fácilmente implementada en el *hatchery* (Quillet *et al.*, 1991). Al respecto, los estudios realizados indican que los ejemplares triploides de trucha café efectivamente presentan un crecimiento similar a los 3 años de edad en comparación con el salmón del Atlántico (Chevassus *et al.*, 1992). En el país la producción de esta clase de ejemplares puede ser implementada rápidamente, puesto que el procedimiento para su producción masiva ya ha sido estandarizado mediante choques térmicos (Colihueque *et al.*, 2005).

**Tabla 2.** Rendimiento productivo de la trucha café durante el cultivo en las fases de agua dulce y agua de mar (según Chevassus *et al.*, 1992)\*. \*Modificada con permiso de Dr. Thorsteinn Gudmundsson. <sup>a</sup>Prom ± DE: Promedio ± Desviación estándar, <sup>b</sup>CV: Coeficiente de variación, <sup>c</sup>n: número de poblaciones estudiadas, <sup>d</sup>DC: densidad de cultivo, <sup>e</sup>La sobrevivencia se determinó después de dos meses en el mar, <sup>f</sup>Adaptación progresiva al mar durante un mes.

Parámetro productivo	Fase de agua dulce	Fase de agua de mar
	(Prom ± DE) <sup>a</sup> (CV) <sup>b</sup>	(Prom ± DE) (CV)
Crecimiento relativo (%)	95,6 ± 18,3 19,1 (Edad = 250 días, n = 7) <sup>c</sup>	99,7 ± 11,7 11,7 (Edad = 850 días, n = 6)
Crecimiento absoluto (g)	1.236 (Edad = 38 meses)	2.404 (Edad = 38 meses)
Maduración sexual machos (%)	88,2 ± 15,0 17 (Edad = 2 años, n = 9)	45,8 ± 21,4 46,8 (Edad = 2 años, n = 9)
Maduración sexual hembras (%)	23,9 ± 12,4 51,8 (Edad = 2 años, n = 9)	8,6 ± 5,8 67,4 (Edad = 2 años, n = 9)
Sobrevivencia (%)	94,2 ± 4,4 4,1 (Edad = 80 días, n = 11, DC = 750 alevines m <sup>-2</sup> ) <sup>d</sup>	Adaptación progresiva <sup>e,f</sup> 85,8 ± 2,4 Traspaso directo <sup>e</sup> 68,9 ± 13,9

**Tabla 3.** Rendimiento productivo comparativo entre trucha café y salmón del Atlántico durante el cultivo en agua dulce y agua de mar (según Krieg *et al.*, 1992)\*. Se estudio una población de cada especie. \*Modificada con permiso de John Wiley & Sons. <sup>a</sup>Tc: trucha café, Sa: salmón del Atlántico, <sup>b</sup>Condiciones de cultivo: Densidad de cultivo Sa = 6 kg m<sup>-3</sup>, Densidad de cultivo Tc = 9 kg m<sup>-3</sup>, Temperatura del agua = 8-14°C, <sup>c</sup>Condiciones de cultivo: Densidad de cultivo Sa = 10 kg m<sup>-3</sup>, Densidad de cultivo Tc = 10 kg m<sup>-3</sup>, Temperatura del agua = 7-19°C; <sup>d</sup>s/i= sin información

Parámetro productivo	Especie <sup>a</sup>	Fase de agua dulce		Fase de agua de mar	
		Primer año	Segundo año <sup>b</sup>	Segundo año	Tercer año
Crecimiento absoluto (Promedio, g)	Tc	80	650	1.200	
	Sa	38	s/i <sup>d</sup>	1.100	
Maduración sexual machos (%)	Tc	Segundo año	Tercer año	Segundo año	Tercer año
	Sa	75	100	29	100
Maduración sexual hembras (%)	Tc	s/i	s/i	0	58
	Sa	Segundo año	Tercer año	Segundo año	Tercer año
Sobrevivencia (%)	Tc	15	100	0	100
	Sa	s/i	s/i	0	40
Tasa de crecimiento específico (% día <sup>-1</sup> )	Tc	Desde inicio de alimentación hasta transferencia al mar		Primer mes	Tercer año
	Sa	84,7		98,5	90
Tasa de crecimiento específico (% día <sup>-1</sup> )	Tc	76,7		74,1	53,5
	Sa	0,6-2,0		0,6-1,0	
	Sa	0,4-2,1		0,3-1,0	

### Antecedentes adicionales sobre el manejo en cautiverio

El manejo de la trucha café en etapas tempranas del desarrollo, es decir, en la fase de agua dulce, depende

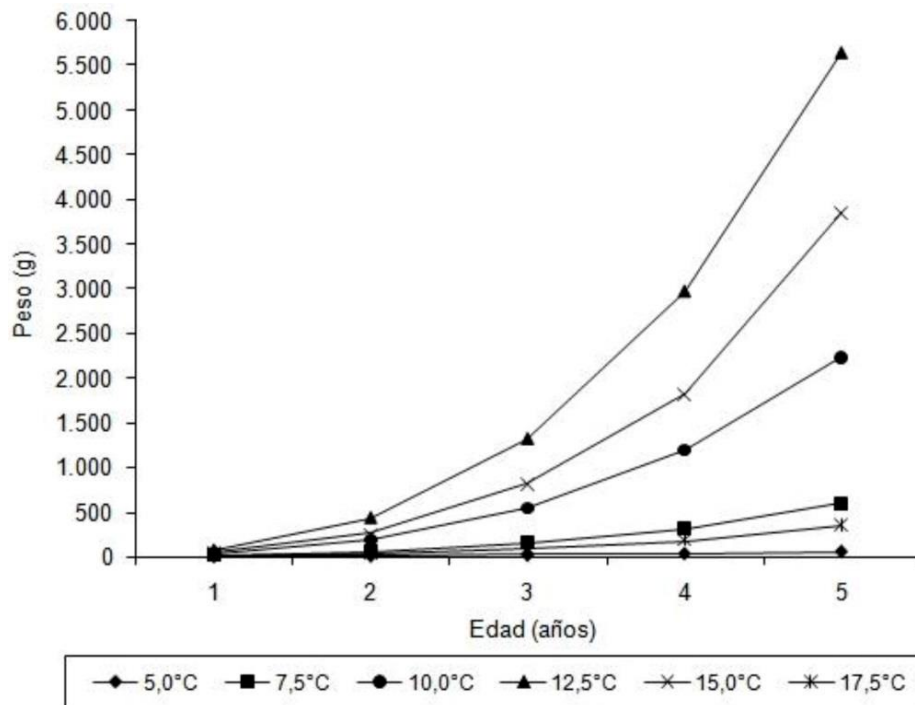
de una serie de factores que pueden afectar positiva o negativamente su crecimiento y sobrevivencia. Dentro de estos factores está el flujo de agua, cantidad de luz ambiental, sólidos disueltos, nivel de oxígeno,



fotoperíodo, temperatura y altura de la columna de agua, además también se puede considerar la conducta de alimentación, depredación y competencia.

En trucha café los estudios en poblaciones naturales indican que la velocidad del agua tiene directa relación con la edad del pez (Roussel & Bardonnnet, 2002; Ayllón *et al.*, 2010). Por ejemplo, los juveniles <1 año de edad prefieren aguas con corrientes rápidas (>0,5 m s<sup>-1</sup>), en cambio los adultos se adaptan mejor en aguas con velocidades más lentas (<0,3 m s<sup>-1</sup>). En condiciones de cultivo, esta característica se refleja en la cantidad de agua a ser empleada desde la primera alimentación hasta el alevín de 60 días, puesto que en este período de vida se observa mayor crecimiento y sobrevivencia cuando los alevines son cultivados con un alto flujo de agua, en particular de 15 L min<sup>-1</sup> (Arzel *et al.*, 1995) o entre 50 y 70 L min<sup>-1</sup> (Álvarez, 1999). Cabe señalar que este nivel de flujo de agua es llamativo en salmonicultura, puesto que es significativamente más alto que el utilizado para el cultivo de trucha arcoíris a esa misma etapa del desarrollo (3,8 L min<sup>-1</sup>, Reinitz *et al.*, 1978; 5 L min<sup>-1</sup>, Dobosz *et al.*, 2000). Respecto de la altura de la columna de agua, los antecedentes indican que la

trucha café prefiere lugares profundos para evitar la luz. Sin embargo, este cambio de conducta está relacionado con la edad del pez, pues en etapas tempranas los peces prefieren aguas someras (20 a 30 cm), mientras que en etapas adultas se adaptan mejor en aguas profundas (>30 cm) (Ayllón *et al.*, 2010). La luminosidad ambiental también es una variable importante que afecta la conducta alimenticia en trucha café, dado que las observaciones en poblaciones de cultivo indican, que la alimentación en ejemplares de 1 año de edad se activa preferentemente durante la noche (Pirhonen *et al.*, 1997). Asimismo, al igual que en muchos peces, la temperatura también es un factor esencial que modula el crecimiento en trucha café. Según el modelo de Elliott (1975) la trucha café alimentada con dieta natural (*Gammarus pulex* L.) puede crecer en una amplia gama de temperaturas (3,8-19,5°C), aunque la temperatura de crecimiento máximo estaría alrededor de 12,5°C (Fig. 3). Este resultado fue corroborado en años posteriores en otros trabajos realizados por el mismo autor, donde se utilizó una dieta similar (Elliott *et al.*, 1995; Elliott & Hurley, 1999, 2001), aunque la temperatura de crecimiento óptima registrada fue poco



**Figura 3.** Crecimiento teórico en trucha café estimado a diferentes temperaturas promedio anuales según el modelo de Elliott (1975). Las curvas de crecimiento teórico fueron calculadas mediante la ecuación  $Wt = [b1(a + b2T)t + Wo^{b1}]^{1/b1}$ , donde  $Wt$  es el peso final en gramos,  $a$ ,  $b1$ ,  $b2$  son constantes de la tasa de crecimiento en función de la temperatura del agua en °C,  $T$  es la temperatura del agua en °C,  $Wo$  es el peso inicial en gramos equivalente a 1, y  $t$  es el período de crecimiento en días. Los valores de las constantes consideradas en esta fórmula fueron: temperatura 2,8-12,8°C,  $a$ : -0,010,  $b1$ : 0,3250,  $b2$ : 0,0029; temperatura 13,6-19,5°C,  $a$ : 0,082,  $b1$ : 0,2917,  $b2$ : -0,0042.

más alta (13,1-13,9°C). Este resultado también es concordante con trabajos previos donde, a diferencia de los trabajos mencionados anteriormente, los ejemplares de trucha café fueron alimentados con dieta artificial (Swift, 1961).

En el caso de la alimentación, el cambio de frecuencia tiene un efecto significativo sobre el crecimiento en trucha café, puesto que los análisis de este parámetro mediante el estudio de peces de 1 año de edad, cambiando la frecuencia de alimentación desde 14 veces/semana hasta 2 veces/semana, indican una disminución significativa en la ganancia en peso (Pirhonen & Forsman, 1988; Koskela *et al.*, 1997). Por otra parte, los estudios en poblaciones naturales indican que la trucha café es una especie competitiva y agresiva desde la etapa de alevín (Gibson & Cunjak, 1986; Gatz *et al.*, 1987; Lathi *et al.*, 2001). Este factor influencia positivamente la tasa de alimentación y crecimiento, respecto de cuando los peces viven en condiciones menos competitivas; esta situación puede ocurrir cuando las densidades poblaciones son bajas o cuando los peces están aislados de sus congéneres. La evidencia obtenida mediante experimentos de laboratorio, utilizando ejemplares silvestres de trucha café, indican que esta situación ocurriría efectivamente en esta especie, ya que los peces se alimentan a una tasa más alta cuando están en contacto visual y olfativo con otros ejemplares en comparación a cuando están en aislamiento (Sundstrom & Jonhsson, 2001). Asimismo, otros estudios de laboratorio también indican que la competencia aumenta la tasa de crecimiento en trucha café pero en función del parentesco, dado que ejemplares sin parentesco criados en un ambiente común muestran un mejor desempeño en comparación a cuando son hermanos (Ojarguren *et al.*, 1996). Finalmente, existe evidencia obtenida de experimentos con ejemplares triploides de trucha café (Colihueque & Álvarez, 2005), que también es concordante con la importancia de la altura de la columna de agua y el flujo de agua, puesto que la alteración de estas variables afectan el crecimiento y sobrevivencia en la etapa de alevín.

## CONCLUSIONES

- 1.- Las poblaciones naturalizadas de trucha café presentan un alto grado de variación genética. Esta variación genética se distribuye principalmente dentro de las poblaciones más que entre las poblaciones, lo cual indica la existencia de un elevado nivel de homogeneidad genética en comparación con las poblaciones de trucha café de Europa.
- 2.- Las poblaciones naturalizadas chilenas de trucha café tienen un origen filogenético único, que

correspondería a la línea filogenética Atlántica, que se distribuye en el norte de Europa.

3.- La trucha café en cautiverio alcanza una baja fecundidad total en comparación con otros salmónidos de cultivo, pero la fecundidad relativa es significativamente más alta.

4.- La sobrevivencia al estado de ojos pigmentados en trucha café mantenida en cautiverio presenta valores sobre el 93%, siendo entre 11 y 19% superior en comparación con otros salmónidos en cultivo.

5.- La variedad anádroma de trucha café presenta un proceso de esmoltificación equivalente al que ocurre en salmónidos totalmente anádromos como el salmón del Atlántico y salmón coho, siendo el tamaño de los *smolts* una variable crítica para el desarrollo óptimo de este proceso.

6.- A los 38 meses de edad los ejemplares de la variedad anádroma de trucha café cultivados en el mar duplican su peso en comparación con su cultivo en agua dulce.

7.- A los dos años de edad los machos de la variedad anádroma de trucha café cultivados en el mar presentan una maduración precoz alrededor de cinco veces más alta que las hembras. A los 3 años de edad el 100% de ambos sexos madura en este ambiente.

8.- Antes de la maduración sexual, es decir, a los 2 años de edad, la variedad anádroma de trucha café cultivada en el mar presenta un crecimiento similar al observado en el salmón del Atlántico.

9.- La trucha café presenta características particulares en su historia de vida que deberían ser atendidas para realizar un manejo más eficiente durante su cultivo intensivo.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece a los integrantes de la Unidad de Producción Acuícola de la Universidad de Los Lagos por las sugerencias y comentarios constructivos que contribuyeron a mejorar la versión final de esta revisión.

## REFERENCIAS

- Ade, R. 1989. Trout and salmon handbook. Facts on file, New York, 122 pp.
- Álvarez, P. 1999. Efectos de substratos de incubación y flujos de agua sobre la tasa de crecimiento y de mortalidad en trucha café (*Salmo trutta fario*). Tesis de Ingeniería Pesquera, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, 43 pp.
- Amstutz, U., T. Giger, A. Champigneulle, P.J.R. Day & C.R. Largiadèr. 2006. Distinct temporal patterns of Transaldolase 1 gene expression in future migratory

- and sedentary brown trout (*Salmo trutta*). *Aquaculture*, 260: 326-336.
- Anuarios Estadísticos de Pesca y Acuicultura. 2003-2007. Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura, Ministerio de Economía, Fomento y Turismo, Chile, 240 pp.
- Apostolidis, A., Y. Karakousis & C. Triantaphyllidis. 1996. Genetic divergence and phylogenetic relationships among *Salmo trutta* L. (brown trout) populations from Greece and other European countries. *Heredity*, 76: 551-560.
- Azel, J., R. Metailler, C. Kerleguer, H. Le Delliou & J. Guillaume. 1995. The protein requirement of brown trout (*Salmo trutta*) fry. *Aquaculture*, 130: 67-78.
- Ayllón, D., A. Almodóvar, G.G. Nicola & B. Elvira. 2010. Ontogenetic and spatial variations in brown trout habitat selection. *Ecol. Fresh. Fish*, 19: 420-432.
- Bernatchez, L. 2001. The evolutionary history of brown trout *Salmo trutta* L. inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution*, 55: 351-379.
- Bernatchez, L., R. Guyomard & F. Bonhomme. 1992. DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote European brown trout *Salmo trutta* populations. *Mol. Ecol.*, 1: 161-173.
- Boeuf, G. 1990. Los salmónidos en el país galo, una cuestión de sitios. *Aquanot. Int.*, 2: 17-25.
- Boeuf, G. & Y. Harache. 1984. Adaptation osmotique à l'eau de mer de différentes espèces (*Salmo trutta*, *Salmo gairdneri*, *Salvelinus fontinalis*) et hybride (*Salmo trutta* femelle × *Salvelinus fontinalis* mâle) de salmonidés. *Aquaculture*, 40: 343-358.
- Bonnet, S., P. Haffray, J.M. Blanc, F. Vallée, C. Vauchez, A. Fauré & B. Fauconneau. 1999. Genetic variation in growth parameters until commercial size in diploid and triploid freshwater rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and seawater brown trout (*Salmo trutta*). *Aquaculture*, 173: 359-375.
- Bustos, B. 2012. Brote del virus ISA: crisis ambiental y capacidad de la institucionalidad ambiental para manejar el conflicto. *EURE*, 38: 219-245.
- Chevassus, B., F. Krieg, R. Guyomard, J.M. Blanc & E. Quillet. 1992. The genetics of the brown trout: twenty years of French research. *Icel. Agr. Sci.*, 6: 109-124.
- Colihueque, N. & L. Álvarez. 2005. Fry rearing optimization in triploid progenies of brown trout (*Salmo trutta*). *Aquaculture*, 247: 9.
- Colihueque, N., N. Vergara & M. Parraguez. 2003. Genetic characterization of naturalized populations of brown trout *Salmo trutta* L. in southern Chile using allozyme and microsatellite markers. *Aquat. Res.*, 34: 525-533.
- Colihueque, N., E. Pérez, R. Noriega & F. Estay. 2005. Producción de progenies triploides en trucha café (*Salmo trutta*) mediante tratamientos de choque térmico. *Avances en Producción Animal*, 30: 71-81.
- De Leeuw, J.J., R. Ter Hofstede & H.V. Winter. 2007. Sea growth of anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *J. Sea. Res.*, 58: 163-165.
- Dobosz, S., K. Kohlmann, K. Goryczko & H. Kuzminski. 2000. Growth and vitality in yellow forms of rainbow trout. *J. Appl. Ichthyol.*, 16: 117-120.
- Elliott, J. 1975. The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on maximum rations. *J. Anim. Ecol.*, 44: 805-821.
- Elliott, J.M. & M.A. Hurley. 1999. A new energetics model for brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biol.*, 42: 235-246.
- Elliott, J.M. & M.A. Hurley. 2001. Modelling growth of brown trout, *Salmo trutta*, in terms of weight and energy units. *Freshwater Biol.*, 46: 679-692.
- Elliott, J.M., M.A. Hurley & R.J. Fryer. 1995. A new, improved growth model for brown trout, *Salmo trutta*. *Funct. Ecol.*, 9: 290-298.
- Estay, F., C. Vergara & N.F. Díaz. 1999. Reproductive performance of cultured Atlantic salmon *Salmo salar* L. 1758 in Chile. *Aquat. Res.*, 30: 759-764.
- Estay, F., N. Díaz, R. Neira & X. Fernández. 1994. Analysis of reproductive performance in a rainbow trout hatchery in Chile. *Prog. Fish Cult.*, 56: 244-249.
- Estay, F., N.F. Díaz, R. Neira & X. García. 1997. Reproductive performance of cultured female coho salmon in Chile. *Prog. Fish Cult.*, 59: 36-40.
- Estay, F., A. Díaz, R. Pedrazza & N. Colihueque. 2003. Oogenesis and plasma levels of sex steroids in cultured females of brown trout (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) in Chile. *J. Exp. Zool.*, 298A: 60-66.
- Estay, F., R. Noriega, J.P. Ureta, W. Martín & N. Colihueque. 2004. Reproductive performance of cultured brown trout (*Salmo trutta* L.) in Chile. *Aquat. Res.*, 35: 447-452.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 2014. Global aquaculture production 1950-2011. Fisheries and Aquaculture Information and Statistics Service. [<http://www.fao.org/figis/servlet/TabSelector>]. Revisado: 16 Enero 2014.
- Faúndez, V., G. Blanco, E. Vázquez & J.A. Sánchez. 1997. Allozyme variability in brown trout *Salmo trutta* in Chile. *Freshwater Biol.*, 37: 507-514.
- Ferguson, A. 1989. Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. *Freshwater Biol.*, 21: 35-46.

- Finstad, B. & O. Ugedal. 1998. Smolting of sea trout (*Salmo trutta* L.) in northern Norway. *Aquaculture*, 68: 341-349.
- Garcia-Marin, J.L., P.E. Jorde, N. Ryman, F. Utter & C. Pla. 1991. Management implications of genetic differentiation between native and hatchery populations of brown trout (*Salmo trutta*) in Spain. *Aquaculture*, 95: 235-249.
- Gatz, A.J. Jr., M.J. Sale & J.M. Loar. 1987. Habitat shifts in rainbow trout: competitive influences of brown trout. *Oecologia*, 74: 7-19.
- Gibson, R.J. & R.A. Cunjak. 1986. An investigation of competitive interactions between brown trout (*Salmo trutta* L.) and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in rivers of the Avalon Peninsula, Newfoundland. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1472: 82 pp.
- Golusda, P. 1907. La introducción del salmón en Chile. Sección de aguas y bosques, Ministerio de Industria, Santiago, 31 pp.
- Hansen, M.M., D. Ruzzante, E.E. Nielsen & K.L.D. Mensberg. 2001. Brown trout *Salmo trutta* stocking impact assessment using microsatellite DNA markers. *Ecol. Appl.*, 11: 148-160.
- Kallio-Nyberg, I., E. Jutila, E. Jokikokko & I. Saloniemi. 2006. Survival of reared Atlantic salmon and *seatrout* in relation to marine conditions of smolt year in the Baltic Sea. *Fish. Res.*, 80: 295-304.
- Kallio-Nyberg, I., E. Jutila, M.L. Koljonen, J. Koskiniemi & I. Saloniemi. 2010. Can the lost migratory *Salmo trutta* stocks be compensated with resident trout stocks in coastal rivers? *Fish. Res.*, 102: 69-79.
- Koskela, J., J. Pirhonen & M. Jobling. 1997. Variations in feed intake and growth of Baltic salmon and brown trout exposed to continuous light at constant low temperature. *J. Fish Biol.*, 50: 837-845.
- Krieg, F., E. Quillet & B. Chevassus. 1992. Brown trout, *Salmo trutta* L.: a new species for intensive marine aquaculture. *Aquacult. Fish. Manage.*, 23: 557-566.
- Lathi, K., A. Laurila, K. Enberg & J. Piironen. 2001. Variation in aggressive behaviour and growth rate between populations and migratory forms in the brown trout, *Salmo trutta*. *Anim. Behav.*, 62: 935-944.
- Ojarguren, A.F., F.G. Reyes-Gavilán & F. Braña. 1996. Effects of egg size on offspring development and fitness in brown trout, *Salmo trutta* L. *Aquaculture*, 147: 9-20.
- Pirhonen, J. & L. Forsman. 1988. Effect of prolonged feed restriction on size variation, feed consumption, body composition, growth and smolting of brown trout, *Salmo trutta*. *Aquaculture*, 162: 203-217.
- Pirhonen, J. & L. Forsman. 1998. Relationship between  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPase activity and migration behavior of brown trout and *seatrout* (*Salmo trutta* L.) during the smolting period. *Aquaculture*, 168: 41-47.
- Pirhonen, J., J. Koskela & M. Jobling. 1997. Differences in feeding between 1+ and 2+ hatchery brown trout exposed to low water temperature. *J. Fish Biol.*, 50: 678-681.
- Plarre, H., M. Devold, M. Snow & A. Nylund. 2005. Prevalence of infectious salmon anemia virus (ISAV) in wild salmonids in western Norway. *Dis. Aquat. Organ.*, 66: 71-79.
- Presa, P., F. Krieg, A. Estoup & R. Guyomard. 1994. Diversité et gestion génétique de la truite commune: apport de l'étude du polymorphisme des locus protéiques et microsatellites. *Genet. Sel. Evol.*, 26 (Suppl. 1): 183s-202s.
- Quillet, E., L. Foisil, B. Chevassus, D. Chourrout & F.G. Liu. 1991. Production of all triploid and all-female brown trout for aquaculture. *Aquat. Living Res.*, 4: 27-32.
- Reinitz, G.L., L.E. Orme, C.A. Lemm & F.N. Hitzel. 1978. Differential performance of four strains of rainbow trout reared under standardized conditions. *Prog. Fish-Cult.*, 40: 21-23.
- Roussel, J.M. & A. Bardonnnet. 2002. Habitat de la truite commune (*Salmo trutta* L.) pendant la période juvénile en ruisseau: préférences, mouvements, variations journalières et saisonnières. *Fr. Pêche Piscic.*, 365/366: 435-454.
- Soto, D., I. Arismendi, J. González, J. Sanzana, F. Jara, C. Jara, E. Guzman & A. Lara. 2006. Southern Chile, trout and salmon country: invasion patterns and threats for native species. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 79: 97-117.
- Sundell, K., C. Dellefors & B. Björnsson. 1998. Wild and hatchery-reared brown trout, *Salmo trutta*, differ in smolt related characteristics during parr-smolt transformation. *Aquaculture*, 167: 53-65.
- Sundstrom, L.F. & J.I. Johnsson. 2001. Experience and social environment influence the ability of young brown trout to forage on live novel prey. *Anim. Behav.*, 61: 249-255.
- Swift, D.R. 1961. The annual growth-rate cycle in brown trout (*Salmo trutta* Linn.) and its cause. *J. Exp. Biol.*, 38: 595-604.
- Tamura, K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei & S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol. Biol. Evol.*, 28: 2731-2739.

- Thorstad, E.B., F. Økland, B. Finstad, R. Sivertsgård, N. Plantalech, P.A. Bjørn & R.S. McKinley. 2007. Fjord migration and survival of wild and hatchery-reared Atlantic salmon and wild brown trout post-smolts. *Hydrobiologia*, 582: 99-107.
- Ugedal, O., B. Finstad, B. Damsgård & A. Mortensen. 1998. Seawater tolerance and downstream migration in hatchery-reared and wild brown trout. *Aquaculture*, 168: 395-405.
- Vila, I., L. Fuentes & M. Contreras. 1999. Peces límnicos de Chile. *Bol. Mus. Nac. His. Nat. (Chile)*, 48: 61-75.
- Was, A. & R. Wenne. 2002. Genetic differentiation in hatchery and wild sea trout (*Salmo trutta*) in the Southern Baltic at microsatellite loci. *Aquaculture*, 204: 493-506.

*Received: 17 April 2014; Accepted: 8 October 2014*