



Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias
Escuela de Biología Marina

**PROFESOR PATROCINANTE:
MSc. SANDRA MARÍN
INSTITUTO DE ACUICULTURA**

**“EVALUACIÓN DE LOS EFECTOS DE BENZOATO DE EMAMECTINA SOBRE
Caligus rogercresseyi (COPEPODA: CALIGIDAE) VIA MODELO DE
SIMULACION.”**

Tesis de Grado presentada como
parte de los requisitos para optar
al Título de Biólogo Marino.

MELINKA ALEJANDRA MANCILLA ESPINOZA

VALDIVIA – CHILE

2005

AGRADECIMIENTOS

Agradezco muy sinceramente a mi profesor patrocinante MSc. Sandra Marín por la paciencia, apoyo y asesoramiento durante el desarrollo de esta tesis de verdad muchas gracias profe. También agradezco a mis profesores informantes: Mg. Sandra Bravo y Dr. Juan Carvajal por su disposición y aporte durante este estudio.

A mi familia, en especial a mis padres por darme la oportunidad de llegar a Valdivia y poder desarrollarme como profesional. A mi “hermanito” y mi abuelo quienes han sido un apoyo incondicional en la finalización de esta etapa. A mi compañero, amigo y esposo que a través de su apoyo, amor y desvelo supo iluminar las oscuras noches de trabajo. A todos los que de alguna forma estuvieron presente durante todo este tiempo y ya no están, Gracias.

Finalmente, agradezco al Instituto de Acuicultura, Campus Puerto Montt por su acogida y contribución en el desarrollo de esta tesis.

ÍNDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS.....	2
INDICE DE FIGURAS	5
INDICE DE TABLAS.....	7
RESUMEN	8
ABSTRACT	9
1. INTRODUCCION.....	10
1.1 FUNDAMENTACION TEORICA Y FORMULACION DEL PROBLEMA.....	12
1.2 SISTEMA DE INTERES.....	15
1.3 OBJETIVOS.....	17
1.3.1 Objetivo general.....	17
1.3.2 Objetivos específicos	17
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
2.1 Características del modelo	18
2.2 Desarrollo del modelo conceptual.....	19
2.2.1 Descripción general.....	19
2.3 Desarrollo del modelo cuantitativo.....	24
2.3.1 Base de datos.....	24
2.3.2 Ecuaciones	24
3. EVALUACIÓN DEL MODELO	27
3.1 Diseño experimental:	27

3.2 Evaluación Submodelo I y II (Vida libre y Vida en el pez, respectivamente).....	28
3.3 Conclusión del análisis de la evaluación del modelo:.....	33
4. SENSIBILIDAD DEL MODELO.....	35
4.4 CONCLUSIÓN ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD	38
5 RESULTADOS	38
5.1 USO DEL MODELO.....	38
6. DISCUSIÓN.....	41
7. CONCLUSIÓN	45
8. BIBLIOGRAFÍA	47
ANEXO I.....	54
ANEXO II	67

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ciclo de vida de <i>Caligus rogercresseyi</i> : so= sacos ovigeros, n1= primer nauplius, n2= segundo nauplius, cop= copepodito, ch1= primer chalimus, ch2= segundo chalimus, ch3= tercer chalimus, ch4= cuarto chalimus, yaf= adulto joven hembra, yam= adulto joven macho, af= adulto hembra, am= adulto macho.....	55
Figura 2. Modelo conceptual del Ciclo de vida de <i>Caligus rogercresseyi</i> y su relación con el ambiente y las aplicaciones de tratamientos. Simbología se encuentra explicada en la sección 2.2 Descripción del Modelo Conceptual.	56
Figura 3. Área de estudio, centro de cultivos Quillaipe, Puerto Montt, X ^a Región, Chile.....	57
Figura 4. Registro de temperaturas diaria para centro de cultivo Quillaipe (<i>Normal</i>) y modificación del registro para prolongación de temperaturas (<i>Verano e Invierno</i>) en el período de enero 2002- diciembre 2003.....	58
Figura 5. Ciclo de temperatura del centro de cultivo Quillaipe, Puerto Montt, X ^a Región, Chile, para el período 2003-2004.....	58
Figura 6. Tiempo de desarrollo predicho por el modelo para el estado de macho (M), hembras ovígeras de primera fecundación (Hchm) y de segunda de fecundación (2 Hchm) para un ciclo normal de temperatura (a), un ciclo en que el invierno se extiende (b) y un ciclo de temperatura en que el verano se extiende en el tiempo (c).....	59
Figura 7. Variación del número de individuos en los estados de desarrollo Juveniles (a), Hembras ovígeras (b) y Total de adultos (c) para el periodo de temperatura (T) agosto2003-septiembre-2004 cuando se simula la aplicación de tratamiento.	60

- Figura 8.** Evaluación de la sensibilidad del modelo cuando el valor del número de huevos externos es igual a 0 en los estados (a) Chalimus (CH), (b) Hembras ovígeras (Hembras) y (c) Total de adultos (Adultos) durante el periodo agosto 2003- septiembre 2004..... 61
- Figura 9.** Evaluación de la sensibilidad del modelo cuando el valor del número de huevos externo es igual a 10000, en los estados (a) Chalimus (CH), (b) Hembras ovígeras (Hembras), (c) Total de adultos (Adultos) durante el periodo agosto 2003- septiembre 2004..... 62
- Figura 10.** Evaluación de la sensibilidad del modelo cuando el valor de la tasa de infección es igual a 0,1 en los estados (a) Chalimus (CH), (b) Hembras ovígeras (Hembras) y (c) Total de adultos (Adultos) durante el periodo agosto 2003- septiembre 2004..... 63
- Figura 11.** Evaluación de la sensibilidad del modelo cuando el valor de la tasa de infección es igual a 0,6 en los estados (a) Chalimus (CH), (b) Hembras ovígeras (Hembras), (c) Total de adultos (Adultos) durante el periodo agosto 2003-septiembre 2004..... 64
- Figura 12.** Evaluación de la sensibilidad del modelo cuando el valor da la tasa de fecundación es igual a 0.5 los estados (a) Chalimus (Ch), (b) Hembras ovígeras (Hembras) y (c) Total de adultos (Adultos) durante el periodo agosto 2003-septiembre-2004. 65
- Figura 13.** Variación del número de adultos sin aplicación de tratamiento (Adultos s/trat) y con aplicación de tratamiento (Adultos c/trat) en 3 escenarios probables del ciclo de temperatura (a) ciclo de temperatura normal, (b) periodicidad de huevos externos, (c) extensión de verano. 66

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Valor inicial de algunas variables como (*), constantes (**) y parámetros del modelo de simulación de la dinámica poblacional de <i>Caligus rogercresseyi</i> y su relación con la temperatura.....	68
Tabla 2. Valores de los parámetros del modelo de simulación de la dinámica poblacional de <i>Caligus rogercresseyi</i> , su relación con la temperatura y tratamientos.....	69
Tabla 3. Tiempo de desarrollo predichos por el modelo en estudio para cada estación correspondiente al periodo 2002- 2003.....	69
Tabla 4. Comparación de los tiempos de desarrollo en días predichos por el modelo en estudio y el modelo de Simple Degree-Day Model de González y Carvajal (2003) para machos (M) y hembras ovígeras (Hchm).	70
Tabla 5. Pruebas del Uso del Modelo con situaciones de temperatura normal (Normal), extensión de verano (Verano) y entrada variable de huevos externos (Huevos externos) durante el periodo 2003-2004.....	70

RESUMEN

La parasitosis producida por *Caligus rogercresseyi* es una de las enfermedades más importante a nivel económico en la industria salmonera. Esta parasitosis causa serios daños en la superficie del huésped y si se encuentra en altas densidades puede provocar la muerte. Una de las medidas de prevención que efectúa la industria salmonera en Chile es el Programa de Monitoreo de *Caligus* con muestreo quincenales en centro de cultivos afectados por esta patología. Estimando el número de hembras ovígeras por pez, se aplican tratamientos vía oral con benzoato de emamectina. Dada esta situación, este estudio pretende abordar la parasitosis de los salmónidos por *Caligus rogercresseyi* a través del desarrollo de un modelo de simulación que integre la información existente sobre el ciclo de vida de la especie, sus relaciones con las variables ambientales que influyen sobre su ciclo y las aplicaciones de determinados fármacos. El análisis realizado indica que el modelo es una buena representación de la dinámica poblacional de *C. rogercresseyi*. Además, los resultados revelan que la temperatura es la principal variable que determina las predicciones de cambios en los tiempos de desarrollo. Otra ventaja de este modelo es que representa los procesos fundamentales del ciclo de vida del parásito, lo que permite definir estrategias de manejo centradas en etapas particulares de este y evaluar su efectividad previa aplicación.

ABSTRACT

The parasitic disease produced by *Caligus rogercresseyi* is one of the most important disease in the salmon farming industry. This parasite causes serious damages in the host surface and if it is in high densities, it can cause until the death. One of the measures of prevention that makes the industry is the Program of Monitoring of *Caligus* with biweekly sampling in center of cultivations affected by this pathology. Estimating the number of female gravid for fish treatments, is applied in-feed with emamectin benzoate. Given this situation, this study seeks to approach the salmonids' disease produced by *Caligus rogercresseyi* through the development of a simulation model that integrates the existent information on the cycle of life of the species, its relationships with the environmental variables that influence on its cycle and the applications of certain medicines. The analysis indicates that the pattern is a good representation of the populational dynamics of *C. rogercresseyi*. Besides, the results reveal that the temperature is the main variable that determines the predictions of changes in the times of development. This model's advantage is that it represents the fundamental processes of the parasitic life cycle, what allows to define handling strategies centered in peculiar stages and to evaluate its effectiveness previous application.

1. INTRODUCCION

La industria salmonera comenzó en la década del 80, desde entonces no se ha detenido, al punto que hoy Chile es el segundo productor mundial de salmones de cultivo¹, después de Noruega y superando a países como Escocia y Canadá. Sin embargo, en los últimos años ha existido una diseminación progresiva en las enfermedades de los peces de cultivo a nivel mundial que afectan significativamente los volúmenes de producción. Este efecto es causado principalmente por que aumentan las mortalidades a niveles que llegan a ser importantes desde el punto de vista comercial (González y Carvajal, 2000). Entre las enfermedades destacan en primer lugar las enfermedades microbianas como el Síndrome Rickettsial del Salmón (SRS) y la Enfermedad Bacteriana del Riñón (BKD), le sigue, el virus de la Necrosis Pancreática Infecciosa (IPN) y en tercer lugar se encuentra la parasitosis causada por *Caligus* (González y Carvajal, 1994). En Chile, se han descrito dos especies de este género: Los autores Reyes (1983), Reyes y Bravo (1983a, 1983b) reportaron la presencia de *Caligus teres* Wilson, 1905, en salmón coho (*Oncorhynchus kisutch* Walbaun) y luego en 1998 Carvajal y González reportan la presencia de otra especie, la cual identifican como *Caligus flexispina* Lewis, 1964. Sin embargo, posteriormente fue identificada como una especie diferente, *Caligus rogercresseyi* (Boxshall y Bravo, 2000). Esta nueva especie afecta principalmente a la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss* Walbaun) y el salmón Atlántico (*Salmo salar* L.), siendo más resistente el salmón coho, ya que el porcentaje de estados adultos es muy bajo en este huésped (González y Carvajal, 2000; Bravo, 2003; Johnson *et al.*, 2004).

Este ectoparásito produce problemas similares a los ocasionados por el piojo marino, *Lepeophtheirus salmonis*, presente en salmonídeos del hemisferio norte (González y Carvajal,

2000). Se alimentan del mucus, piel y sangre del hospedador (González *et al.*, 2000) causando daños en la piel que se manifiestan como erosiones, las cuales producen un estrés osmótico que en algunos casos extremos provocan una alteración en la osmorregulación resultando en la muerte del pez (Grimnes y Jakobsen, 1996). Además de las pérdidas por mortalidad, esta patología trae consigo pérdidas económicas de US\$ 0.03/Kg aproximadamente (Carvajal *et al.*, 1998), ocasionadas fundamentalmente por la disminución de la calidad del producto final, ya sea por pérdida de escamas, oscuridad de la piel, ceguera, lesiones ulcerativas hemorrágicas e incrementos en los costos de producción (Kvenseth, 1997; Bravo, 2003; Jonson *et al.*, 2004). El aumento de los costos está dado fundamentalmente por la aplicación de tratamientos quimioterápicos para contrarrestar el parásito, al igual que gastos en mano de obra para la desparasitación en las plantas de procesos (Lobos, 1998).

La infestación por ectoparásitos representan uno de los problemas sanitarios mas significativos que afectan en la actualidad a la salmonicultura mundial. Los primeros registros de enfermedades parasitarias de los salmones de cultivo se remontan al tercer año de iniciada esta actividad en nuestro país, cuando se detectó, entre otros, la presencia de dos especies de copépodos: *Caligus teres* y *Ergasilus sp* (Reyes, 1983). Un segundo estudio efectuado por Bravo (1986) informó de la presencia de una especie de copépodo, *Ergasilus sp*, en agua dulce, y otra en agua de mar, *Caligus teres*. En 1994 se publica un nuevo registro parasitario de los salmónidos de cultivo de mar del interior de la Isla de Chiloé y del Seno de Reloncaví. Se detectó la presencia de una nueva especie de copépodo, *Caligus rogercresseyi*, en *O. kisutch* y *O. mykiss*, además de *Caligus teres* en *O. kisutch* y *O. mykiss*. En este mismo trabajo se indica que el salmónido *O. kisutch* presentaba menor infección por *Caligus*, en cambio, *O. mykiss*

¹ Technopress S.A., a partir de datos entregados por Kontall, Reporte Mensual del Salmón, Sept. 2004.

presentaba una mayor infección por *Caligus* (González y Carvajal, 1994) lo que se traduce en una diferencia de susceptibilidades dependiendo de la especie hospedadora (González *et al.*, 1997).

1.1 FUNDAMENTACION TEORICA Y FORMULACION DEL PROBLEMA

Dada las consecuencias de las parasitosis por ectoparásitos copépodos, ya sean del género *Caligus* o *Lepeoptheirus*, se han estudiado diferentes formas de tratarla. Uno de los métodos de tratar esta parasitosis, y el mas ampliamente usado, es la aplicación de fármacos ya sea a través de la dieta o en baños. Sin embargo, el uso excesivo de drogas en forma de baños causa un impacto ambiental negativo (Halley *et al.*, 1989; Thain *et al.*, 1997, Collier y Pinn, 1998) especialmente en áreas costeras (Carvajal *et al.*, 1998), y además pueden causar daño a los trabajadores (Grave *et al.*, 1991; Burka *et al.*, 1997). En el Hemisferio Norte, específicamente en Noruega, se están usando peces de la Familia Labridae (wrasses) como control biológico, ya que estos peces por su estilo de vida pueden limpiar al pez de los copépodos y reducir sus abundancias (Treasurer, 1994). Sin embargo, se ha detectado que estos peces pueden transmitir furunculosis al salmón, y si no se mantienen en altas densidades son incapaces de mantener bajas las densidades de copépodos (Kvenseth, 1996). Por otro lado en Chile si existen peces pertenecientes a esta familia pero no la especie que limpian los peces de *Caligus* (Pequeño y Lamilla, 1995) por lo que su uso como control biológico es imposible. Otra aproximación de control biológico estudiada en la zona de Puerto Montt, Chile, ha sido la evaluación del uso del platelminto *Udonella australis*. Este organismo se encuentra frecuentemente sobre la superficie del cuerpo del copépodo, y es muy común que deposite sus huevos en la zona genital de la

hembra (Sepúlveda, 1998). Estos antecedentes llevaron a suponer que el platelminto podría afectar la adecuación biológica del copépodo y entonces reducir sus abundancias poblacionales (Marín *et al.*, 2002a). Sin embargo, estudios experimentales indicaron que el platelminto no afecta significativamente ni la fecundidad de las hembras ni la sobrevivencia de las larvas (Marín *et al.*, 2002 a; Carvajal *et al.*, 2001).

Estos antecedentes sugieren que la erradicación de *Caligus* en los cultivos de salmonídeos en la X Región parece improbable y se hace necesario aprender a convivir con el problema y a prepararse para los eventuales crecimientos explosivos de sus poblaciones. Estas implicancias también se basan en que existen especies nativas como *Odontesthes regia* y *Eleginops maclovinus* que circundan frecuentemente las balsas jaulas de salmónidos y que son reservorios de *Caligus rogercresseyi* (Carvajal *et al.*, 1998; González y Carvajal, 2003).

La aplicación de tratamientos por inmersión fue en un comienzo el más usado para el control de esta patología. Es así cómo en el hemisferio norte *L. salmonis* fue controlado inicialmente con Triclorfon (éster de ácido dimetilcloro oxietilfosfónico) y peróxido de hidrógeno. Posteriormente se ha tratado con una serie de productos sintéticos como cypermethrin y deltamethrin, productos organofosforados como dichlorvos y azamethiphos. Sin embargo, todos los tratamientos anteriores eran efectivos en los estados pre adulto y adulto dejando los estados de chalimus sobrevivientes y continuando el ciclo de infestación (Stone *et al.*, 2000a). Cypermethrin era efectivo sólo en los estados inmaduros del parásito (Stone *et al.*, 2000b). Otro de los inconvenientes de estos fármacos fueron daños a las branquias y la eficacia de los tratamientos que dependen de la temperatura en el peróxido de hidrógeno (Treasurer *et al.*, 2000). La resistencia a los organofosforados como dichlorvos ha sido identificada en algunas poblaciones del piojo de mar. Además, la aplicación de estos tratamientos era dificultada por la duración de

condiciones climáticas adversas, y la exposición de los sitios de cultivo provocaban un estrés adicional a los peces (Stone *et al.*, 2000a). Esto trajo como resultado el desarrollo de tratamientos vía oral por medio de fármacos. En la década de los 90, productos químicos como ivermectina fueron desarrollados como agentes antiparasitarios que se administraron en el alimento. Esto resultó eficaz contra los estadios de chalimus y adulto, pero la prolongación de tratamientos y altas dosis de éste provocaron mortalidad por toxicidad de ivermectina (Johnson *et al.*, 1993), además de efectos significativos en las comunidades bentónicas por niveles de contaminación por sobre exposición de este producto (Collier y Pinn, 1998). A fines de los 90's este fármaco fue reemplazado por el benzoato de emamectina, droga que en la actualidad es la única autorizada en Chile y ofrece un control de todos los estadios del parásito. La emamectina suministrada oralmente, no tiene carencia lo que permite que sea utilizada en cualquier etapa de producción del salmón, incluso en peces cercanos a la cosecha (Treasurer *et al.*, 2002).

Dada esta situación este estudio pretende abordar la parasitosis de los salmónidos por *Caligus rogercresseyi* a través del desarrollo de un modelo de simulación que integre la información existente sobre el ciclo de vida de la especie, sus relaciones con las variables ambientales que influyen sobre su ciclo y las aplicaciones de determinados fármacos. Esta aproximación permitirá evaluar (i) los efectos de diferentes escenarios ambientales sobre la abundancia de *C. rogercresseyi* y (ii) el efecto de los fármacos bajo diferentes escenarios ambientales. Los resultados del modelo permitirán entender los ciclos de abundancia de esta especie y en consecuencia permitirá anticiparse a determinadas situaciones críticas.

Un estudio de esta naturaleza es interesante y pertinente de realizar debido a que las abundancias del copépodo en los salmones dependen fundamentalmente de las condiciones ambientales que gatillan y mantienen la reproducción de los copépodos y las características de los

tratamientos que las empresas apliquen. El resultado de la interacción de estos factores es difícil de predecir, especialmente si se considera que las cargas de copépodos en los salmones además pueden estar influenciadas por la disponibilidad de estados infectivos provenientes de los peces nativos. Por otra parte, debido a los problemas que ha causado este parásito, se ha acumulado suficiente información cualitativa y cuantitativa referida a su ciclo de vida y el efecto del medio ambiente sobre él. Si esta información es analizada e integrada de manera apropiada permitiría determinar si existe la posibilidad de ejercer algún efecto sobre la dinámica pez-copépodo, o bien permitiría entender cómo anticiparse a ella.

Es así, que la aproximación del Análisis de Sistemas (Laszlo, 1973) y la Simulación constituye una filosofía y una herramienta que permitiría abordar este sistema y las preguntas asociadas a su funcionamiento de una manera integrada, y permitiría focalizar la atención sobre aquellos componentes del sistema que nos serían útiles para decidir sobre aspectos relacionados con el manejo. Esta aproximación ha probado ser útil para resolver problemas complejos asociados al manejo de los recursos naturales (Marín *et al.*, 2002 b; Marín *et al.*, 1998; Grant *et al.*, 1997) y en otras áreas relacionadas con el medio acuático, algunos casos se pueden obtener desde Yi (1999); Gillibrand y Turrell (1997); Tolonen (1999).

1.2 SISTEMA DE INTERES

Caligus rogercresseyi, es un copépodo perteneciente a la familia Caligidae, de desarrollo directo, es decir utiliza un solo huésped. Según lo descrito por González y Carvajal (2003) el ciclo de vida de *C. rogercresseyi* presenta 9 estados de desarrollo más el huevo (Figura 1). Los primeros estados son pelágicos: 2 nauplius y el copepodito que es el estado infestante que se

adhiera al pez. Luego el parásito asentado y sujeto a su huésped por el filamento rostral, muda pasando por cuatro estados de chalimus. Finalmente el copépodo se desprende de su lugar de fijación y recorre la superficie del huésped como adulto joven y/o adulto.

Los especímenes adultos, cuyo tamaño es aproximadamente 5 a 6 mm para la hembra y 3 a 4 mm para el macho, presentan una caparazón dorsal cubriendo completamente el cefalotorax y un sistema locomotor que permite la fijación al huésped y la natación activa (Lobos, 1998). Las hembras se diferencian de los machos por poseer un segmento genital abultado a ambos lados de su base, el cual es distinguible a partir de chalimus III, además de la presencia de un par de sacos ovígeros los cuales miden aproximadamente 4.0 mm de longitud (González y Carvajal, 2000).

Estudios biológicos en terreno y laboratorio muestran que el tiempo generacional de los copépodos esta principalmente determinado por la temperatura y en menor grado por la salinidad, afectando la sobrevivencia de larvas, nauplius y copepoditos (González y Carvajal, 2003).

Las zonas que presentarían mayor variación en sus temperaturas máximas y mínimas estarían asociadas a zonas de estuario donde las salinidades son mas bien bajas por el aporte de agua dulce de los ríos (menos de 20‰). En estas masas de aguas los estados larvales del parásito no sobreviven y por lo tanto no se observaría la parasitosis (González y Carvajal, 2003).

González y Carvajal (2000) reportan que se debe considerar una variación estacional en la producción de los huevos, ya que en verano los sacos ovígeros son mas cortos y con huevos más grandes por lo que se obtiene gran sobrevivencia de copepoditos y alta sobrevivencia de chalimus en los peces. Mientras que en invierno, los sacos son más largos y los huevos más pequeños los que generalmente están inmaduros produciendo pocas larvas y siendo mas difícil de obtener un alto asentamiento de copepoditos y sobrevivencia de larvas en los salmónidos.

1.3 OBJETIVOS

1.3.1 Objetivo general

Evaluar el impacto de cambio en los ciclos de temperatura sobre la dinámica poblacional de *Caligus rogercresseyi* y la efectividad del uso de benzoato de emamectina usando un modelo de simulación.

1.3.2 Objetivos específicos

Para alcanzar el objetivo general de esta tesis se han establecido los siguientes objetivos específicos:

1. Elaboración de una base de datos y de bibliografía relevante para el desarrollo del modelo.
2. Simular, usando un modelo matemático, la dinámica poblacional de *Caligus rogercresseyi* en salmón Atlántico *Salmo salar* en la X^a Región basado en su ciclo de vida, sus parámetros poblacionales y variables ambientales que las afectan.
3. Usar el modelo de simulación para (i) evaluar el impacto de las variaciones en las condiciones de temperatura sobre la dinámica poblacional de parásito y (ii) evaluar el efecto de determinados tratamientos bajo ciertos escenarios ambientales.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

El modelo de simulación de la dinámica poblacional de *C. rogercresseyi* fue desarrollado siguiendo la metodología propuesta por Grant *et al.* (1997) en la que se incluyen 4 etapas: Desarrollo del modelo conceptual, desarrollo del modelo cuantitativo, evaluación del modelo y uso del modelo. En esta sección se describirán las tres primeras fases debido a que corresponden a la metodología que permitirá desarrollar el modelo necesario para alcanzar los objetivos de este estudio. En la sección Resultados se presenta el Uso del modelo, etapa que se ejecuta sólo si el modelo ha pasado satisfactoriamente la evaluación. Durante esta fase, se diseñaron las simulaciones representando las condiciones en que se realizarían experiencias del sistema real para determinar la efectividad de diferentes fármacos.

2.1 Características del modelo

El modelo desarrollado en este estudio es multivariado y determinístico, usa la estructura de compartimentos y se basa en ecuaciones de diferencia. La unidad de tiempo en la que se resuelven las ecuaciones del modelo es de un día. El modelo fue desarrollado usando el Software STELLA® II (High Performance System, 2000) y el análisis estadístico de la información recopilada se realizó usando el software Statística.

La terminología que se usa en las secciones del Desarrollo del modelo conceptual y el Desarrollo del modelo cuantitativo es la utilizada por Grant *et al.* (1997) y se describe a continuación. Las variables de estado se representaron por cajas que definen el número de individuos en cada estado de desarrollo del copépodo y cuyo nombre es abreviado con dos letras mayúsculas. Las variables externas, variables auxiliares y parámetros se representaron por

círculos. En el caso de las variables externas su abreviación incluye una letra mayúscula y las variables auxiliares por dos letras: una mayúscula y otra minúscula, los parámetros con una letra griega. Las transferencias de material representan el movimiento de individuos entre una variable de estado y otra y se representan por una flecha de línea continua y dos letras minúscula debajo de las flechas. La transferencia de información fue representada con flechas de línea punteada.

2.2 Desarrollo del modelo conceptual.

2.2.1 Descripción general.

En esta etapa se identificaron los componentes del sistema real que fueron incluidos en el modelo y la relación existente entre ellos. Estos componentes y sus relaciones forman lo que se denomina el modelo conceptual, producto final de esta etapa, y el cual se representa gráficamente usando símbolos que indican la naturaleza específica de cada relación (Grant *et al.*, 1997).

El modelo conceptual representa la dinámica poblacional del parásito *C. rogercresseyi* tanto en su fase de vida libre en el medio ambiente acuático, como en su fase parasitaria en el huésped, salmón Atlántico, *Salmo salar*, en la X^a Región. Para representar la dinámica de este parásito el modelo se dividió en dos submodelos: aquel que describe la parte del ciclo que es de vida libre y aquella fase parasitaria (Figura 2).

Submodelo I. (Figura 2)

El submodelo I llamado Vida libre predice el número de huevos, larvas nauplius y estados copepoditos previo a la fijación del parásito en un pez. El número de huevos (HS) está determinado por el número de hembras grávidas (HG) en el pez, la fecundidad promedio de una hembra (Fc) y el número de huevos externos (H) proveniente de hembras de otros peces. La

literatura indica que la fecundidad de las hembras depende de la temperatura (T) del agua (González y Carvajal, 2003), sin embargo, en este modelo el efecto de la temperatura se aplicó sólo sobre la eclosión por falta de antecedentes bibliográficos. En este modelo no se incluye el efecto de la salinidad sobre la fecundidad ya que la información disponible es insuficiente para generar una representación cuantitativa robusta. Por esto, se considera que el ciclo de vida se desarrolla en condiciones óptimas de salinidad (superior a 25‰) (González y Carvajal, 2003). El tiempo de desarrollo (T_d) de cada estado del copépodo depende de la temperatura (Tabla 1), sin embargo para los huevos se ha fijado en un día basado en los antecedentes recopilados por González y Carvajal (2000). Una vez completado el día de incubación, los huevos eclosionan (ec) de acuerdo a una tasa de eclosión (δ) que depende de la temperatura (Tabla 1). Así, el efecto de la temperatura en el tiempo de incubación será representado por una disminución de la eclosión durante los meses de invierno. En esta parte del submodelo se supone que los huevos que no eclosionaron un día determinado pierden su viabilidad y mueren (mh). Desde la eclosión emergen las larvas nauplius (NP) cuyo tiempo de desarrollo está influenciado por la temperatura. El número de larvas nauplius que muere cada día (mn) depende de la tasa de mortalidad diaria del estado de nauplius (α) (Tabla 1) afectada por la temperatura (González y Carvajal, 2000) para un rango de temperatura entre 15 y 20°C. Para temperaturas inferiores (10-15°C) y superiores a este rango (20-22°C) se proyectó la línea de regresión obtenida con la información de González y Carvajal (2000). Luego del estado nauplius las larvas de vida libre sobrevivientes (sn) pasan al estado copepodito (CI) que es el estado infectivo y cuyo tiempo de desarrollo está influenciado por la temperatura. La capacidad de infección dependerá de la tasa de infección (ω) descrita en la Tabla 1. La mortalidad de este estado (mi) dependerá de la tasa de mortalidad diaria del estado copepodito (γ) afectada por la temperatura (Tabla 1). Además, los copepoditos infectivos

sobrevivientes (si) puede permanecer en la columna de agua (CA) con la capacidad de infectar a los peces por un período máximo de 12 días (González y Carvajal, 2000). Si durante este período de tiempo los copepoditos no han encontrado a su huésped morirán (ma). Esta mortalidad dependerá de la tasa de mortalidad diaria del estado copepodito en el agua (γ) afectada por la temperatura (Tabla 1). El número de copepoditos que se pierden desde el sistema por unidad de tiempo es igual al número de copepoditos que logran infectar a un pez ($ci + sa$) y la mortalidad diaria del estado. La probabilidad de que un pez se infecte con el estado copepodito, independiente de su tamaño corporal, es 1 cuando la densidad de estados infectivos en el agua es igual o superior a 3 copépodos por litro (Marín y Mancilla, 2003). Sin embargo, el número de copepoditos adultos que viven en un pez depende del tamaño del pez y de densidad de estados infectivos (Marín y Mancilla, 2003). Para este caso se consideró que el pez tiene un peso promedio de 450g que según lo descrito por Marín y Mancilla (2003) sería la talla de pez que se encuentra con mayor probabilidad de infección.

Submodelo II. (Figura 2)

El submodelo II llamado Vida en el pez, representa la variación en el número de individuos en los estados de desarrollo posteriores que viven en el pez (Chalimus I-IV, Adultos macho y hembra, Hembras ovígeras maduras). El submodelo II consiste en una serie de variables de estado que representan las distintas etapas del ciclo de vida del copépodo en su fase parasitaria, es decir sobre el pez hospedador. Los tiempos de desarrollo de cada estado del copépodo dependen de la temperatura. Una vez que los copepoditos han infectado al pez, el desarrollo del copépodo prosigue a través de 4 estados chalimus (I-IV), que para el caso del modelo se han agrupado en una sola variable de estado (CH). Esta decisión se basó en que no

existen antecedentes relacionados con la sobrevivencia y tiempos de desarrollo para cada uno de los estados chalimus. Según lo descrito por González y Carvajal (2003) los chalimus permanecen en ese estado de desarrollo por 15 días. El número de chalimus que muere cada día (mc) depende de la tasa de mortalidad diaria del estado de chalimus (ϕ) afectada por la temperatura (Tabla 1). Luego del estado de chalimus IV prosigue el Estado Adulto, el cual en el modelo se ha dividido en Adultos Macho (AM) y Adultos Hembra (AH). El número de adultos depende de la sobrevivencia del período completo del estado chalimus (sc). Para estimar el número de adultos hembra y macho se utiliza información sobre la proporción de sexo (χ) de los copépodos adultos, que en este caso corresponde a 1:1 (Heuch y Schram, 1996) por lo que la sobrevivencia del estado chalimus correspondería a un 50% de hembras y un 50% de machos luego de haber considerado la mortalidad (Tabla 1). El tiempo de desarrollo de cada estado dependerá de la temperatura. El número de machos que muere cada día (mm) está determinado por la tasa de mortalidad diaria del estado adulto macho (ε) la que es afectada por la temperatura (Tabla 1). Un copépodo macho alcanza la madurez reproductiva en 4 días según Heuch y Schram (1996) y permanece vivo durante un periodo de 78 días para luego morir (Carvajal, 2004 com. pers.). La hembra adulta puede ser fecundada más de una vez, para esto la tasa de fecundación (β) es de un 90% y el porcentaje restante es fecundado tardíamente (Heuch y Schram, 1996) (Tabla 1). Una vez fecundada entra al estado de Hembra ovígera (HH) y permanece en ese estado por un período de 2 días correspondiente al período de maduración de los huevos (Ching-Long y Ju-shey Ho, 1993). Durante esta etapa el número de hembras que mueren por día (mb) está determinado por la temperatura, y el número de hembras que sobrevive a este estado (sb) pasa al estado de Hembra ovígera madura (HG). Los huevos de una hembra en estado de hembra ovígera madura eclosionan durante el mismo día. Un supuesto de este modelo es que el período de vida de una

hembra ovígera madura es de 2 días y que una proporción de fecundación (ζ) correspondiente al 20% de ellas quedan disponible para una segunda fecundación (sg) volviendo nuevamente al estado de Adultos Hembras (AH) (Figura 2). El número de hembras en cada uno de estos estados está determinado por la sobrevivencia del estado anterior (sf, sb, sg). La mortalidad diaria de cada uno de los estados (mf, mb, mg) depende de la tasa de mortalidad diaria (ρ , σ , τ) afectada por la temperatura. El tiempo de desarrollo de cada uno de los estados de la fase parasitaria del copépodo se estimó en base a dos componentes. El primero de ellos corresponde al tiempo que tarda un individuo en alcanzar un determinado estado de desarrollo, el cual se estima usando el modelo basado en los grados día acumulados por los copépodos propuesto por González & Carvajal (2003) para esta misma especie de copépodo. El segundo componente corresponde al número de días que los copépodos permanecen en un determinado estado de desarrollo, lo cual se estimó según los antecedentes reportados en literatura.

El efecto de los tratamientos (Q) efectuados a los peces se observa sobre la mortalidad de los estados Chalimus y adultos (Figura 2). La aplicación del tratamiento en el modelo depende del número de copépodos por pez. Cuando el número fluctúa entre 2,5 y 3 cop/pez entonces el tratamiento se aplica por 7 días. Si el número de cop/pez es mayor a 3 se aplica un tratamiento de 13 días. La elección de los 13 días no representa una situación que se aplique actualmente pero sirve como herramienta de predicción si la prolongación en los días de tratamiento se llevara a cabo. Se volverá aplicar tratamientos tantas veces se sobre pase las abundancias umbrales descritas anteriormente. La dosis a utilizar es de $50\mu\text{g}$ en ambos tratamiento. La duración del efecto de cada tratamiento no fue incorporada en esta versión del modelo por lo que la mortalidad ocasionada por el tratamiento se observa para el día de aplicación del tratamiento.

2.3 Desarrollo del modelo cuantitativo.

El objetivo de esta etapa es desarrollar un modelo cuantitativo del sistema de interés. Durante este proceso se traduce el modelo conceptual (representado gráfica y verbalmente) en una serie de ecuaciones matemáticas que en conjunto forman el modelo cuantitativo (Grant *et al.*, 1997). Durante esta fase se determina además el intervalo de tiempo básico para las simulaciones y se estima los parámetros de las ecuaciones.

2.3.1 Base de datos

La información cualitativa y cuantitativa para el desarrollo del modelo conceptual y cuantitativo fue obtenida principalmente a través de recopilación de literatura disponible de la especie en estudio sobre su biología, dinámica poblacional, efecto de la temperatura sobre los parámetros poblacionales y su capacidad de reacción a los fármacos con que son tratadas estas patologías (Tabla 1 y Tabla 2). También se ha considerado las opiniones de científicos y técnicos que han trabajado en este tema en la X^a Región. Los datos de temperatura del agua con los que se procederá a evaluar el modelo fueron obtenidos desde el centro de cultivo Quillaipe ubicada en la zona de Puerto Montt, X^a Región, Chile (41°33' S; 72°45'E), perteneciente a Salmones Multiexport (Figura 3), que abarca el periodo Enero de 2002 - Diciembre de 2003 (Figura 4). Se considera un segundo ciclo de temperaturas que corresponde desde Agosto de 2003 a Septiembre de 2004 (Figura 5) para la evaluación final del modelo considerando el efecto de los tratamientos.

2.3.2 Ecuaciones

Las ecuaciones para los dos submodelos son presentados en la siguiente secuencia:
Variables de estado, variables externas, transferencias de material y variables auxiliares

Variables de estado

Submodelo I

$$(1) HS_{(t+1)} = HS_{(t)} + (Fc * HG_{(t, t+1)}) + H_{(t, t+1)} - ec_{(t, t+1)} - mh_{(t, t+1)}$$

$$(2) NP_{(t+1)} = NP_{(t)} + ec_{(t, t+1)} - sn_{(t, t+1)} - mn_{(t, t+1)}$$

$$(3) CI_{(t+1)} = CI_{(t)} + sn_{(t, t+1)} - ci_{(t, t+1)} - mi_{(t, t+1)} - si_{(t, t+1)}$$

$$(4) CA_{(t+1)} = CA_{(t)} + si_{(t, t+1)} - ma_{(t, t+1)} - sa_{(t, t+1)}$$

Submodelo II

$$(4) CH_{(t+1)} = CH_{(t)} + ci_{(t, t+1)} - sc_{(t, t+1)} - mc_{(t, t+1)} - sa_{(t, t+1)}$$

$$(5) AM_{(t+1)} = AM_{(t)} + (sc_{(t, t+1)} / 2) - mm_{(t, t+1)}$$

$$(6) AH_{(t+1)} = AH_{(t)} + (sc_{(t, t+1)} / 2) - sf_{(t, t+1)} - mf_{(t, t+1)} + sg_{(t, t+1)}$$

$$(7) HH_{(t+1)} = HH_{(t)} + sf_{(t, t+1)} - sb_{(t, t+1)} - mb_{(t, t+1)}$$

$$(8) HG_{(t+1)} = HG_{(t)} + sb_{(t, t+1)} - sg_{(t, t+1)} - mg_{(t, t+1)}$$

Variables externas

Las variables externas de este modelo son: (i) temperatura (T) cuya variación en el tiempo se muestra en la Figura 4, (ii) Huevos externos (H) y (iii) Huevos por saco que son constantes dentro del modelo y sus valores se registran en la Tabla 1 y (iv) Periodo de Tratamiento (Q) valores registrados en la Tabla 2.

Transferencias de material

Submodelo I

$$(11) ec_{(t, t+1)} = HS_{(t)} * \delta$$

$$(12) mh_{(t, t+1)} = HS_{(t)} - ec$$

$$(13) sn_{(t, t+1)} = NP_{(t)} - mn$$

$$(14) mn_{(t, t+1)} = NP_{(t)} * \alpha$$

$$(15) mi_{(t, t+1)} = CI_{(t)} * \gamma$$

$$(16) ci_{(t, t+1)} = (CI_{(t)} - mi) * \omega$$

$$(17) si_{(t, t+1)} = CI_{(t)} - ci - mi$$

$$(18) ma_{(t, t+1)} = CA_t * \gamma$$

$$(19) sa_{(t, t+1)} = (CA_{(t)} - ma) * \omega$$

Submodelo II

$$(20) mc_{(t+1)} = CH_{(t)} * \varphi$$

$$(21) sc_{(t+1)} = (CH_{(t)} - mc) * \chi$$

$$(22) sh_{(t+1)} = CH_{(t)} - mc - sc$$

$$(23) mm_{(t, t+1)} = AM_{(t)} * \varepsilon$$

$$(24) sm_{(t+1)} = AM_{(t)} - mm$$

$$(25) mf_{(t, t+1)} = AH_{(t)} * \rho$$

$$(26) sf_{(t+1)} = (AH_{(t)} - mf + sg) * \beta$$

$$(27) mb_{(t, t+1)} = HH_{(t)} * \sigma$$

$$(28) sb_{(t+1)} = HH_{(t)} - mb$$

$$(29)mg_{(t,t+1)} = HG_{(t)} * \tau$$

$$(30)sg_{(t+1)} = (HG_{(t)} - mg) * \zeta$$

Variables auxiliares.

$$(31)Fc = (HG_{(t)} - mg - sg)$$

$$(32)Td = \left(\frac{S}{T - 4.2} \right)$$

3. EVALUACIÓN DEL MODELO

En esta etapa se evaluó la capacidad del modelo para abordar los objetivos del estudio. Por esto, previo a la evaluación, se corrió una simulación preliminar de 6 años para lograr un sistema en equilibrio, es decir un sistema donde se alcanza la estructura estable respecto del número de individuos en cada estado. Esta estructura se usa como condición inicial de las simulaciones de la evaluación. Los parámetros considerados en el modelo para la etapa de evaluación se describen en la Tabla 1.

3.1 Diseño experimental:

Para llevar a cabo la evaluación del modelo se corrieron simulaciones que representan las condiciones ambientales normales respecto de la temperatura del agua, en este caso corresponden al ciclo de temperatura registrado para el periodo Enero 2002 hasta Diciembre 2003 en el centro de cultivos Quillaipe (Figura 4). Se evaluó la capacidad del modelo para predecir el

comportamiento cualitativo de las variables: (i) tiempo de desarrollo de machos, hembras con huevos maduros de primera fecundación y segunda fecundación, (ii) número de individuos en los estados de desarrollo de Chalimus, hembras ovígeras (hembras con huevos, hembras con huevos maduros de primera y segunda fecundación), adultos (hembras, hembras ovígeras y machos). Para profundizar en el análisis del comportamiento del modelo y en su capacidad predictiva, se corrieron simulaciones durante el mismo periodo de tiempo bajo dos condiciones diferentes de temperatura: (i) ampliación del periodo de temperatura de verano del primer año, elevando las temperatura hasta en 4°C durante los meses de Agosto a Marzo y (ii) ampliación del periodo de temperatura de invierno del primer año, reduciendo las temperaturas hasta en 4°C durante los meses de Marzo a Octubre. Estos ciclos de temperatura son presentados en la Figura 4. En estos 3 escenarios el número de huevos provenientes de fuentes diferentes a los copépodos simulados (copépodos de otros peces y de otros centros de cultivos que pueden ser transportados por las corrientes) llamado número de huevos externos se consideró como una constante, y el número inicial de individuos en los estados de vida libre del parásito se mantuvo igual para ambas simulaciones (Tabla 1).

Las predicciones del modelo fueron comparadas con los resultados obtenidos por González y Carvajal (2003) y datos registrados en terreno a partir de los muestreos quincenales del periodo agosto 2003 hasta septiembre 2004 en el centro de cultivos Quillaípe (Figura 5).

3.2 Evaluación Submodelo I y II (Vida libre y Vida en el pez, respectivamente)

3.2.1 Tiempos de desarrollo:

Al simular un ciclo de temperatura normal el modelo predice que a medida que aumenta la temperatura del agua disminuye el tiempo de desarrollo de los 3 estados escogidos para evaluar

este aspecto del modelo, y cuando la temperatura del agua disminuye aumentan los tiempos de desarrollo (Figura 6a). Los rangos de tiempos de desarrollo para cada estado adulto en las cuatro estaciones del año durante el periodo 2002-2003 no varían de manera considerable entre años para cada una de las estaciones, sin embargo entre estaciones se observan diferencias (Tabla 3). Esto se debe a la diferencia de temperatura que ocurre durante cada estación provocando una prolongación o disminución del tiempo de desarrollo para cada estado.

El cambio realizado en el ciclo de temperatura al simular una prolongación del invierno aumentó el tiempo de desarrollo para los 3 estados durante el período comprendido entre los meses de Mayo a Octubre, especialmente para las hembras con huevos que han sido fecundadas por segunda vez (2Hchm) (Figura 6b). El cambio realizado en el ciclo de temperatura al simular una prolongación del verano disminuyó el tiempo de desarrollo para los 3 estados con respecto a los resultados observados para un ciclo normal, durante el período comprendido entre los meses de Agosto a Marzo, cuando se produce el aumento de la temperatura (Figura 6c).

Los cambios en el ciclo de temperatura del primer año de simulación, ya sea al prolongar el invierno o el verano, no afectaron los tiempos de desarrollo del segundo año. Este resultado se ajusta a lo esperado puesto que las estimaciones de tiempos de desarrollo en el modelo están basadas en la temperatura diaria a la que están expuestos los individuos en cualquiera de sus estados de desarrollo, la cual no cambió durante el segundo año respecto del escenario normal (Figura 6a).

Las estimaciones de tiempo de desarrollo del modelo descrito por González y Carvajal (2003), quienes usaron el “Simple Degree-Day Model” de Sharov (1998) para los estados de macho y hembra con huevo maduro de primera-fecundación son menores que los predichos por este modelo (Tabla 4). Las diferencias en las estimaciones de ambos modelos pueden deberse a

que el modelo usado por González y Carvajal (2003) no considera la posibilidad de que una vez alcanzado el estado de copepodito, éste pueda permanecer en el agua con capacidad de infectar a los peces lo cual resultó en tiempos de desarrollo mas largos para los estados sucesivos. En el modelo propuesto en este estudio se incluye una permanencia en este estado por un período máximo de 12 días según lo descrito por González y Carvajal (2000). Este modelo incluye además un periodo de 25 días adicionales para que una hembra pueda ser fecundada por segunda vez. Estas consideraciones, aunque prolongan el tiempo de desarrollo de los diferentes estados, respecto de las estimaciones de González y Carvajal (2003) arrojan resultados mas realistas ya que no sólo estiman el tiempo necesario para alcanzar un determinado estado sino que además incluyen el tiempo que los individuos pasan en cada estado.

3.2.2 Número de individuos:

El número de individuos por pez en los estados de Chalimus (I, II, III y IV), hembras ovígeras y agrupados todos los estados de desarrollo adulto de vida en el pez (Hembras en los diferentes estados de desarrollo, y machos) fue analizado para evaluar la temporalidad de la aparición de los diferentes estadios, así como los valores de las predicciones puntuales de abundancia de cada estado de desarrollo por pez.

El máximo número de individuos en estado de Chalimus se predijo para el inicio de primavera, posteriormente declina al final de primavera y aumenta gradualmente durante el período otoño (Figura 7a). Este patrón de variación se puede explicar considerando las estaciones del año. Por una parte, las altas temperaturas que se registran en verano acortan el tiempo de desarrollo de los estados Chalimus, por lo que pasan al siguiente estado de desarrollo en pocos días. Por otra parte, la disminución de temperaturas que ocurre en otoño provoca una

prolongación de los tiempos de desarrollo para Chalimus produciendo una acumulación del número de individuos en esta estación, generando mayores abundancias. En terreno el número de individuos juveniles por pez presenta el mismo comportamiento por estación exceptuando en verano que se encuentra un máximo de individuos de este estado de desarrollo. Esta diferencia puede deberse a que las tasas de mortalidad del estado Chalimus incluidas en el modelo para los meses de verano sean muy altas. Además, hay que considerar que estos resultados corresponden a una versión determinística del modelo por lo cual no es posible observar la variabilidad natural. Al respecto, es importante destacar además que en terreno se observa una importante variabilidad, la cual puede ser producto de un bajo número de peces muestreados respecto de la biomasa de cultivo, por una falta de cuidado en el reconocimiento de los estados de desarrollo del muestreo, o bien a una alta variabilidad intrínseca del sistema.

El número de hembras ovígeras totales que predice el modelo permanece relativamente constante durante el periodo de simulación con valores promedios menores que uno. Los datos de terreno también muestran abundancias bajas de hembras ovígeras por pez, sin embargo se observa una disminución desde valores promedios entre 2 y 3 cop/pez a menores que 1 en invierno, lo cual no se observa en las predicciones del modelo (Figura 7b). Cabe destacar que la disminución observada en terreno entre otoño e invierno acerca notablemente los valores observados y los predichos para ese período de tiempo (Figura 7b). La discrepancia entre valores observados y predichos parece ser consecuencia de la combinación de una retención de individuos en estos estados durante otoño e invierno en el modelo debido a una prolongación del tiempo de desarrollo por las bajas temperaturas que impiden que estos individuos pasen al siguiente estado y/o desaparezcan del sistema. Durante las estaciones de primavera y verano, las hembras ovígeras pasan por los estadios de hembras con huevo, huevo maduro de primera

fecundación y huevo maduro de segunda fecundación más rápidamente. En este caso el inicio del verano presentó temperaturas bajas que no superaron los 13°C hasta mediados de enero en que supero los 15°C. La prolongación de los estados de desarrollo que ocurrió durante ese periodo produjo una acumulación de individuos que se presentaron a fines de enero como hembras ovígeras. Luego de esto se produce una disminución en el número de individuos junto con la temperatura, presentándose nuevamente una acumulación de individuos a fines de marzo. Los datos obtenidos en terreno presentan el mismo comportamiento, Sin embargo, el número máximo promedio de hembras por pez que a mediados de otoño del 2004 alcanzo a ser de 4.8 cop/pez disminuye drásticamente a 0. Estas disminuciones fueron producto de los tratamientos efectuados con benzoato de emamectina en las fechas de mayor concentración de copépodos (Figura 7c) y que no ocurre en esta versión del modelo. Las empresas productoras de salmones a través del Programa de Monitoreo de Caligus, han acordado que los tratamientos serán efectuados cuando el número sea mayor a 3 hembras ovígeras por pez.

El número total de copépodos adultos por pez muestra un patrón de incremento estacional. El número total de individuos incrementa a mediados de primavera disminuyendo gradualmente hasta inicio de verano donde aumenta para producirse un nuevo máximo a mediados de verano. Luego de esto, la cantidad de adultos fluctúa entre 0.71 y 2.6 cop/pez hasta encontrar un nuevo máximo a mediados de otoño (Figura 7c). Este patrón de comportamiento se presenta en forma similar con lo observado en terreno para el centro de cultivo Quillaipe (Figura 7c). Como en los casos anteriores, las predicciones del modelo coinciden en indicar que con las bajas de temperaturas se producen prolongaciones de los tiempos de desarrollo acumulando el número de individuos en estas estaciones. De la misma forma, la disminución del número de estados adultos entre primavera-verano se debe a que los tiempos de desarrollo disminuyen

provocando que los individuos requieran menos días para pasar de un estado de desarrollo al siguiente.

3.3 Conclusión del análisis de la evaluación del modelo:

La integración en el modelo de la información cuantitativa recopilada de la bibliografía y de terreno produce dinámicas de las variables escogidas para evaluar el modelo consistente con los principales procesos que se han incluido en él. Es decir, eclosión, paso de un estado de desarrollo a otro, tiempos de desarrollo, sobrevivencias y mortalidades, infección, reproducción y maduración de huevos.

La dinámica de *C. rogercresseyi* presenta una fuerte componente estacional que se refleja en altas abundancias durante primavera, verano y otoño (Figura 7c) con un máximo en otoño. En terreno el comportamiento es similar ya que las máximas se encuentran en las estaciones de primavera, verano y otoño, y registran un drástico descenso en invierno elevando su número nuevamente en primavera. Este resultado muestra que la relación de la temperatura y los procesos del ciclo de vida de los copépodos que dependen de ella han sido apropiadamente bien representados en el modelo. No obstante, existen discrepancias entre las predicciones del modelo y los datos de terreno, respecto de los valores puntuales. Como fue explicado previamente, estas discrepancias tienen su origen en la acumulación de individuos en ciertos estados de desarrollo cuando las temperaturas son bajas. Aunque este proceso es real, en el sistema real no parece observarse, probablemente por que en la naturaleza los individuos no permanecen indefinidamente en un estado de desarrollo particular esperando alcanzar el próximo estado, sino que mueren. En este aspecto parece razonable mejorar las estimaciones cuantitativas de tasas de

mortalidad de los diferentes estados de desarrollo y los tiempos máximos que pueden permanecer en cada estado.

El comportamiento de los estados adultos en el modelo (Figura 7c) revela que no hay desaparición de los ectoparásitos, por el contrario, éstos se encuentran durante todo el periodo de evaluación, observándose solo una disminución en su número. En terreno la eventual desaparición de *Caligus* ocurre luego de los tratamientos efectuados con benzoato de emamectina cuando el número de parásitos es superior a 3 cop/pez. Según lo descrito en bibliografía, el benzoato de emamectina posee una eficacia continua durante 65 días o más y desaparece de los tejidos en forma más rápida a temperaturas superiores de 10°C (Stone *et al.*, 2000b). Los resultados de terreno (Figura 7c) muestran que luego de la aplicación del fármaco ocurre una disminución rápida del número de copépodos por pez. La duración del período de bajas abundancias de copépodos por pez parece estar relacionado con la temperatura. La eficacia del primer tratamiento se prolongó por un período de 45 días, cuando las temperaturas estuvieron por sobre los 12°C. Sin embargo, cuando se aplicó el tercer tratamiento las temperaturas estuvieron por debajo de los 11°C y la eficacia del tratamiento se prolongó por aproximadamente 75 días. Los resultados obtenidos en el modelo también predicen ciclos cuyos máximos coinciden con los observados en terreno (Figura 7c). Sin embargo, en el caso del modelo, los máximos se producen por la acción conjunta de la entrada masiva de estados adultos y la desaparición rápida de machos, por tener un tiempo de desarrollo corto comparado con las hembras.

Los resultados indican que no es posible rechazar el modelo desde le punto de vista predictivo y explicativo, por lo cual es factible utilizarlo para los fines que fue desarrollado, tomando en consideración aquellas explicaciones que fueron detectadas durante la evaluación para realizar interpretaciones realistas. No obstante, cabe destacar que existen ciertos aspectos del

modelo que deberían ser mejorados para obtener mejores predicciones, tanto de los valores puntales como la dinámica. Entre estos se pueden nombrar: (i) Número de huevos externos en el sistema, (ii) análisis de mortalidades en las diferentes etapas de desarrollo, (iii) duración máxima de cada estado de desarrollo, (iv) la ocurrencia de una segunda fecundación específicamente en las hembras de *C. rogercresseyi*, (v) evaluar la versión estocástica del modelo.

4. SENSIBILIDAD DEL MODELO

El objetivo de este análisis es determinar el grado de respuesta, o sensibilidad, del comportamiento del modelo a cambios en algunos de sus parámetros (Grant *et al.*, 2001). Para esto se mantienen los valores de todas las variables y parámetros iguales a la situación de evaluación del modelo y se cambia el valor de un parámetro. Luego de analizados los resultados se asigna nuevamente el valor original al parámetro modificado y se reemplaza el valor de un segundo parámetro. Este procedimiento se repite hasta completar la evaluación de los parámetros escogidos para este proceso.

En este estudio se consideró cambios en los siguientes parámetros: Número de huevos externos, Tasa de infección y Tasa de fecundación. La elección de estos parámetros se justifica por considerar que los valores incluidos en el modelo pueden ser estimaciones que no representan adecuadamente los valores reales. Los valores de las tasas de mortalidad de los diferentes estadios de desarrollo también son parámetros que ameritarían un análisis de sensibilidad debido a que representan situaciones experimentales y podrían no reflejar lo que sucede en el sistema real. Sin embargo, la variación en forma independiente de cada una de estas tasas conduciría a un análisis extremadamente largo y podría constituir motivo de un uso posterior del modelo.

4.1 Número de huevos externos

Para medir la sensibilidad de variaciones en este parámetro se corrieron 2 simulaciones en las cuales se reemplazó su valor original (1000, Tabla 1), por 0 y 10000, respectivamente. Cuando el número de huevos externos es igual a 0, el comportamiento del modelo se altera notablemente, llegando a la desaparición de los tres estados de desarrollos evaluados (Chalimus, Hembras ovígeras y Total de adultos) a los 60 días de corrido este modelo (Figura 8). Cabe destacar que la condición inicial incluye un pez sano, libre de parásitos, pero existen estados de vida libre disponibles en el agua. Por este motivo se observa un número muy alto de individuos al inicio. Por el contrario, cuando el número de huevos externo es igual a 10000 el comportamiento de las predicciones del modelo muestra el mismo patrón de variación estacional que el observado durante la evaluación del modelo. En este caso se observan diferencias en los valores de las predicciones para las variables analizadas, específicamente todos los valores aumentan (Figura 9).

La desaparición de los ectoparásitos del pez ocurre debido a que sin el aporte de huevos y los estados de vida libre desde parásitos provenientes de otros peces, la cantidad inicial de estados infectivos disponibles en el agua no es suficiente para mantener una infrapoblación de copépodos en el pez. Según antecedentes bibliográficos, un valor de 1000 para la variable huevos externos provendría de 17 hembras ovígeras, que según los datos obtenidos en terreno, estarían en 6 peces infestados con un promedio de 3 hembras ovígeras cada una. En un centro de cultivo el número de peces es mayor a 60.000 en una jaula, los cuales al encontrarse en un volumen reducido aumentan las posibilidades de infestación y por ende el número de huevos externos en el sistema sería mayor. Esto demuestra que en la realidad las infrapoblaciones de copépodos están

mantenidas por la constante llegada de estados infectivos provenientes del conjunto al que aportan todos los peces.

4.2 Tasa de infección

El valor de la tasa de infección obtenido en bibliografía y utilizado en la simulación para evaluar el modelo es de 0.22 (Tabla 1). Para las pruebas de sensibilidad se consideraron cambios en este valor de 0.1 y 0.6.

Los resultados del análisis muestran que la dinámica estacional de los estados de desarrollos Chalimus y Hembras ovígeras no es sensible cuando la tasa de infección es de 0.1 o 0.6 (Figura 10a, 10b, 11a y 11b). Sin embargo, el número total de adultos en el pez parece cambiar su dinámica al final del período simulado ya que se produce una disminución desde mayo que se sostiene hasta primavera cuando la tasa de infección de 0.6. Las predicciones de valores puntuales muestran que al incluir una tasa de infección de 0.1 las abundancias de los estados de desarrollo Chalimus, hembras ovígeras y total de adultos disminuyen (Figura 10) y que al aumentar la tasa de infección a 0.6 las predicciones de estas variables aumentan (Figura 11).

4.3 Tasa de fecundación

El análisis de sensibilidad se efectuó con una tasa de fecundación igual a 0.5 y el valor inicial de esta variable es de 0.9 (Tabla 1). Los resultados obtenidos muestran que la dinámica estacional de los diferentes estados de desarrollo predicha por el modelo no es sensible a un cambio en la tasa de fecundación. Sin embargo, disminuye el número de individuos por cada estado de desarrollo evaluado (Figura 12).

4.4 Conclusión análisis de sensibilidad

Los resultados del análisis de sensibilidad indican que la dinámica de infección de un pez depende de la disponibilidad de estados infectivos en el medio, lo cual es esperable cuando el parásito tiene un ciclo de vida con estadios de desarrollo de vida libre. De la misma manera se observa que el número de parásitos por pez depende de la disponibilidad de estados infectivos ya que al simular la presencia de mayor cantidad de huevos los valores de abundancia de los parásitos aumentan. Los parámetros Número de huevos externos y Tasa de fecundación constituyen algunos de los elementos que determinan la disponibilidad de estados infectivos en el medio, y en este contexto la tasa de infección es un parámetro que incluye el efecto de la disponibilidad de estados infectivos. Esto se refleja en los resultados que indican que al disminuir la tasa de infección disminuye el número total de copépodos en el pez y al aumentarla también aumenta el número de copépodos en el pez. Estos resultados sugieren que es necesario mejorar las estimaciones de tasa de infección ya que éste es un parámetro que combina los efectos de la disponibilidad de estados infectivos en el medio y la abundancia del huésped.

5 RESULTADOS

5.1 USO DEL MODELO

Esta es la última etapa definida para el desarrollo de un modelo de simulación según Grant *et al.* 2001. En esta etapa se diseña y simula con el modelo los mismos experimentos que se realizarían en el mundo real para determinar la efectividad de fármacos, objetivo planteado para este estudio. Los resultados se interpretan en base a los procesos que están generando la

dinámica poblacional de *C. rogercresseyi* en el modelo, y que fueron analizados con detalle en la sección Evaluación y Sensibilidad del Modelo.

Para evaluar la efectividad de fármacos sobre la dinámica poblacional de *C. rogercresseyi* se corrieron 3 simulaciones cada una representando diferentes escenarios ambientales. Específicamente se representaron las siguientes situaciones: (i) ciclo normal de temperatura, (ii) periodicidad en la entrada de huevos externos y (iii) extensión de verano, considerando en cada una de ellas la aplicación de tratamientos con benzoato de emamectina. La aplicación de tratamientos se determinó según el número total de parásitos adultos presente en el pez. Se consideró que entre 2.5 –3.0 cop/pez los tratamientos durarían 7 días y cuando fuese mayor que 3 cop/pez los tratamientos durarían 13 días con mortalidades que se muestran en la Tabla 2. El ciclo de temperatura considerado para las dos primeras situaciones fue el ciclo de temperatura desde agosto de 2003 a septiembre de 2004 (Figura 5), mientras que la tercera desde enero de 2002 hasta abril de 2003 (Figura 4). Además, solo en la situación de periodicidad en la entrada de huevos externos se consideró que con temperaturas iguales a 12 °C la entrada de huevos externos sería de 10000, no así, en las otras dos situaciones en que la entrada de huevos externos es constante. El objetivo de esta prueba es destacar la influencia que tiene los huevos externos en la densidad de copépodos encontrados en el pez ya que contribuyen a determinar la disponibilidad de estados infectivos en el medio. Por otra parte, se consideró que los valores arrojados por el modelo que son menores a 1 cop/pez son igual a 0.

Los siguientes resultados fueron estimados desde cada simulación: número de tratamientos efectuados, frecuencia de tratamientos y tipo de tratamientos.

Las predicciones obtenidas por el modelo en el ciclo normal de temperatura (Figura 13a) muestra el valor más alto en cuanto al número de tratamientos que se debe efectuar, con una

frecuencia de tratamiento de 1 a 9 días entre un tratamiento y otro. Las proporciones de los tratamientos efectuados corresponden a un 50% de cada uno (Tabla 5). En la situación de extensión de verano (Figura 13c) el número de tratamientos efectuados disminuye, al igual que la frecuencia y las proporciones de los tratamientos efectuados corresponde a un 46% de 7 días y 54% de 13 días (Tabla 5). Para la simulación de periodicidad en la entrada de huevos externos (Figura 13b) se obtuvo el menor número de tratamientos al igual que en la frecuencia. Sin embargo la proporción en los tratamientos fue de un 100% de 13 días (Tabla 5). En los tres escenarios el número total de adultos disminuye llegando a valores de 0 con una frecuencia alta de tratamientos. Cuando se observa los datos de terreno desde agosto 2003- septiembre 2004 el número de tratamientos efectuados es 3 disminuyendo a valores 0 después de los 15 días de aplicado el tratamiento con duración de 75 días en la época de primavera, 45 días verano, 105 días en otoño-invierno (Figura 7c).

En cuanto a la dinámica de población, ésta no cambia cuando se efectúan los tratamientos (Figura 13). Las predicciones del modelo con el ciclo de temperatura normal indican que el máximo de copépodos por pez se encuentra en la estación de verano (Figura 13) desapareciendo durante las estaciones siguientes. Bajo este escenario el periodo de máxima abundancia de copépodos por pez coincidiría con el aumento de temperatura de la estación. Sin embargo, los datos de terreno muestran que la mayor abundancia de copépodos se encuentra en los muestreos de otoño y verano.(Figura 7c).

6. DISCUSIÓN

Evaluar estrategias de manejo para especies que poseen ciclos de vida complejos, como los parásitos, requiere de un alto nivel de integración de información cualitativa como cuantitativa. En estos casos el uso de herramientas como los modelos de simulación resultan ventajosas debido a que son más flexibles por lo que permiten responder preguntas específicas relacionadas con efectos medioambientales y de manejo (Marín *et al.*, 1998).

El modelo desarrollado para *C. rogercresseyi* en este estudio es una abstracción de los procesos involucrados en su dinámica poblacional, específicamente eclosión, paso de un estado de desarrollo a otro, sobrevivencia de los estados, infección, reproducción y maduración de los huevos. Considerando como variable de interés el número de copépodos adultos por pez, los resultados del modelo indican que su dinámica esta determinada fundamentalmente por las variaciones de la temperatura y la concentración de huevos externos, es decir aquellos que provienen de fuentes diferentes a la de los copépodos del pez. Estas variables explican la continuidad de la población de parásitos predichas por el modelo, y que se ha observado en varias áreas de la X^a Región, Chile.

Este resultado coincide con lo expuesto por Revie *et al.* (2003), quien ha analizado la dinámica poblacional de *L. salmonis* basado en el análisis estadístico de la información colectada en los centros de cultivo. El autor señala que las variables densidad de producción, biomasa de sitio de cultivo y presencia de cultivo vecinos constituyen factores de importancia para determinar donde se producirían brotes de *L. salmonis*., especie que parásita salmones silvestres y de cultivo en el Hemisferio Norte (Boxshall *et al.*, 1993, Bron *et al.*, 1993, Kvenseth, 1996, Kvenseth, 1997, Tucker *et al.*, 2002). Aunque en el modelo desarrollado en este estudio no se incluyeron directamente las variables señaladas por el autor, si se definió la variable “huevos

externos” que representa la existencia de huevos que aportan estados infectivos desde otras fuentes. Estas no se identifican pero representan los peces de otras jaulas, ya sean de los mismos centros de cultivo u otros aledaños y peces silvestres que aportan una carga de huevos en la zona. Butler (2002) estudió la epidemiología de *L. salmonis* basado en la presencia de hembras ovígeras en peces silvestres que se encuentran en zonas de cultivo de salmón y observó que los altos niveles de infestación se producen en los peces de cultivo (78%-97% de peces con hembras ovígeras) que en los peces silvestre (<1% de peces con hembras ovígeras) debido a la alta probabilidad de infestación entre un pez y otro dentro de una jaula. Además, señala que para minimizar los riesgos en transmisión al salmón silvestre es necesario tener 0 hembras ovígeras por centro de cultivo. Estos coinciden con los resultados de las pruebas de sensibilidad del modelo, los que muestran que la dinámica de infección del parásito depende de la disponibilidad de estados infectivos en el medio. Revie *et al.* (2003), también señala la importancia de la temperatura en el desencadenamiento de brotes de *L. salmonis*. Al respecto, en el modelo desarrollado en este estudio el efecto de la temperatura está explícitamente representado en la determinación de los tiempos de desarrollo de cada estado del ciclo de vida del copépodo y en la eclosión de los huevos.

Desde el análisis desarrollado para la evaluación del modelo se concluye que este modelo constituye una representación adecuada y realista del sistema *C. rogercresseyi*-hospedador. El efecto de la temperatura sobre la estacionalidad de la dinámica poblacional predicha por el modelo para *C. rogercresseyi* ha sido ampliamente reportada también para otras especies de copépodos (Pike *et al.*, 1993) En este caso, el modelo propuesto predice dicha estacionalidad lo que permite que pueda ser usado para propósitos de evaluación de estrategias de manejo. Sin embargo, el análisis también muestra que existen procesos para los cuales no se

encuentra información cuantitativa y que mejorarían notablemente las predicciones de abundancia de copépodos por pez. Por ejemplo, tasa de mortalidad de los distintos estados de desarrollo y la tasa de infección. Las tasas de mortalidad específicas de cada estado de desarrollo son importantes para determinar tiempo máximo que puede permanecer vivo un determinado estado de desarrollo, lo que a su vez afecta la aparición y desaparición de ellos en el sistema. Otro parámetro que no fue incluido en el modelo es la probabilidad de encuentro entre un macho y su respectiva hembra, pueden contribuir en generar información utilizable en minimizar la transmisión del parásito.

Mejores estimaciones de la tasa de mortalidad de los distintos estados de desarrollo podrían permitir controlar la acumulación de ciertos estados de desarrollo en el sistema y así mejorar las estimaciones de abundancia en el modelo. Cabe destacar, sin embargo, que estimaciones de esta variable en condiciones naturales son difíciles de realizar debido a la dificultad de seguir una cohorte en los centros de cultivo. Tucker *et al.* (2002) sugiere que la tasa de mortalidad en los estados parasitarios produce una alta variabilidad en el número final de parásito. Esta dificultad, sin embargo, puede ser abordada a través del uso de herramientas como los modelos de simulación que permiten usar información obtenida desde experimentos en laboratorio e identificar su importancia en la determinación de la dinámica poblacional.

La tasa de infección de los peces por *C. rogercresseyi* es otra variable que afecta la abundancia de copépodos por pez. Los resultados del modelo muestran que valores bajos de tasa de infección resultan en bajas abundancias de copépodos. Esto se explica debido a que la tasa de infección es un parámetro que refleja la probabilidad de encuentro entre estados infectivos y huésped. Los experimentos de laboratorio realizados con truchas arcoiris, *Oncorhynchus mykiss* y *Caligus rogercresseyi* muestran que la densidad de estados infectivos, así como la biomasa de

cultivo, son relevantes en determinar la adquisición de parásitos por el pez (MacKinnon, 1998, Marín y Mancilla, 2003, Glover, 2004). Bajo condiciones experimentales se observa que la prevalencia de infección siempre es 100%, sin embargo la abundancia de copépodos por pez varía en función de la densidad de estados infectivos y la biomasa de cultivo. De manera similar a lo que sucede con la tasa de mortalidad, es difícil estimar la tasa de infección en condiciones naturales, pero es posible usando el modelo de simulación evaluar el impacto sobre la dinámica del copépodo.

Es importante destacar además que en terreno se observa una importante variabilidad, la cual puede ser producto de un bajo número de peces muestreados respecto de la biomasa de cultivo y por una falta de cuidado en el reconocimiento de los estados de desarrollo del muestreo. Los aspectos mencionados anteriormente merecen un análisis más acabado para mejorar la comprensión de este sistema. De igual forma, es necesario desarrollar la versión estocástica del modelo para poder representar la variabilidad asociada a las estimaciones de los parámetros del sistema o inherente al sistema, o si queremos realizar comparaciones estadísticas entre las predicciones del modelo en diferentes situaciones (Grant *et al.*, 2001).

En cuanto a la efectividad del fármaco, Benzoato de emamectina, sobre la dinámica poblacional de *C. rogercresseyi*, la prolongación en los días de tratamientos puede ser considerada como una alternativa de tratamiento para parasitosis severa ya que la diferencia entre los estados de desarrollo de machos y hembras pueden provocar una discrepancia en la decisión de aplicación de tratamientos. El tiempo de efectividad del tratamiento no fue considerado dentro del estudio lo que resulta en una alta frecuencia de tratamientos. Según lo descrito por Stone *et al.* (2000a) los tratamientos con emamectina para peces que se encuentran en continua infección es una medida efectiva de mantener un número bajo de estados parasitarios de *L. salmonis* y *C.*

elongatus luego de 55 días post tratamiento. Esto sugiere que la inclusión de esta variable nos permite mejorar las predicciones para la aplicación de tratamientos.

Recientemente Tucker *et al.* (2002) reportaron el uso de un modelo de simulación para una única cohorte de *Lepeophtheirus salmonis* usando datos de pruebas de infección en estanques con lo que predijo el tiempo de desarrollo y número de parásitos presentes en el huésped. Los resultados emanados del estudio mostraron una cohorte de ciclo de vida de *L. salmonis* y con ellos determino el tiempo óptimo de tratamiento en relación al número inicial de parásitos encontrados. Los autores concluyeron que los tiempos óptimo de tratamiento difieren producto de las distintas tasas de desarrollo que poseen los estados hembra y macho.

7. CONCLUSIÓN

El análisis realizado indica que no es posible rechazar el modelo desde le punto de vista explicativo en lo que se refiere a la representación de la dinámica poblacional de *C. rogercresseyi*, tomando en consideración aquellas explicaciones que fueron detectadas durante la evaluación.

Los principales resultados indican que la temperatura es el principal proceso que determina las predicciones de cambios en los tiempos de desarrollo.

Mejoramientos del modelo: (i) Número de huevos externos en el sistema, (ii) análisis de mortalidades en las diferentes etapas de desarrollo, (iii) duración máxima de cada estado de desarrollo, (iv) la ocurrencia de una segunda fecundación específicamente en las hembras de *C. rogercresseyi*, y (v) evaluar la versión estocástica del modelo.

Respecto de la inclusión de los tratamientos para controlar la infección de este parásito en los peces es necesario mejorar la representación conceptual y luego su parametrización.

Específicamente es necesario incluir la biomasa de la jaula, número de peces y el tiempo de efectividad del tratamiento. Este modelo ha sido desarrollado de manera de permitir nuevas adaptaciones con el objeto de mejorar las capacidades del modelo para representar las situaciones de interés respecto del control de la parasitosis de *C. rogercresseyi* y se abordarán en una etapa posterior. Sin embargo, una ventaja de este modelo es que representa los procesos fundamentales del ciclo de vida, lo que permite definir estrategias de manejo centradas en etapas particulares del ciclo de vida del parásito y evaluar su efectividad previa aplicación.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Boxshall, G. D. and Defaye D. (Eds). 1993. Pathogens of Wild and Farmed Fhis: Sea lice. Publ.: Ellis Horwood Ltd., West Sussex, London. 378pp.
- Boxshall, G. A. and Bravo, S. 2000. On the identity of the common Caligus (Copepoda: Siphonostomatoida: Caligidae) from salmonid netpen systems in southern Chile. *Contribution to Zoology* 69: 137-146.
- Bravo, S. 1986. Registro de parásitos detectados en salmónidos de cultivo en la X región. Laboratorios Pfizer.
- Bravo, S. 2003. Sea lice in Chilean salmon farms. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.* 23 (4):197-200
- Bron, J.E., Sommerville, C., Wooten, R. and Rae, G.H. 1993. Fallowing of marine Atlantic salmon, *Salmon salar* L., farms as a method for the control of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* (Kroyer, 1837). *Journal of Fish Diseases* 16: 487-493.
- Burka, J.F., Hammell, K.L., Horsberg, T.E., Jonson, G.R., Rainnie, D.J. and Speare, D.J. 1997. Drugs in salmonid aquaculture—A review. *Jornual of Veterrinary Pharmacology and Therapeutics* 20: 333-349.
- Bulter, J.R.A. 2002. Wild salmonids and sea louse infestations on the west coast of Scotland: source of infection and implications for the management of marine salmon farms. *Pest Manag. Sci.* 58: 595-608.
- Carvajal, J., Gonzalez, L. and George-Nascimento, M. 1998 Native sea lice (Copepoda: Caligidae) infestacion of salmonids reared in netpen systems in southern Chile. *Aquaculture* 166: 241-246.

- Carvajal, J., Ruiz, G. and Sepúlveda, F. 2001. Symbiotic relationship between *Udonella* sp. (Monogenea) and *Caligus rogercresseyi* (Copepoda), a parasite of the Chilean rock cod *Eleginops maclovinus*. *Arch. Med. Vet.* 33 (1): 31-36.
- Collier, L. and Pinn, E. 1998. An assessment of the acute impact of the sea lice treatment ivermectin on a benthic community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 230: 131-147.
- Ching-Long Lin y Ju-shey Ho, 1993. Life history of *Caligus epidemicus* Hewitt parasitic on tilapia (*Oreochromis mossambicus*) cultured in brackish water. En: Boxshall y Defaye (Eds) *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice*: 5-15. Ellis Horwood, London.
- Gillibrand, P.A. and Turrell, W.R. 1997. The use of simple models in the regulation of the impact of fish farms on water quality in Scottish sea lochs. *Aquaculture* 159: 33-46.
- Glover, K.A., Nilsen, F. and Ø. Skaala. 2004. Individual variation in sea lice (*Lepeoptheirus salmonis*) infection on Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 241: 701-709.
- González, L. and Carvajal, J. 1994. Parásitos en los cultivos marinos de salmónidos en el sur de Chile. *Investigación Pesquera* 38: 87-96.
- González, L., Carvajal, J. and Medina, A. 1997. Susceptibilidad comparativa de trucha arcoiris y salmón coho a crustáceos ectoparásitos de importancia económica. *Arch. Med. Vet.* 29: 14-16.
- González, L. and Carvajal, J. 2000. Estrategias y medidas de manejo en la producción intensiva de salmonídeos para el control del parasitismo producido por *Caligus* en las regiones X y XI de Chile. Informe Final Proyecto FDI-Corfo. 150 pp.

- Gonzalez, L., Carvajal, J. and George-Nascimento, M. 2000. Differential infectivity of *Caligus flexispina* (Copepoda, Caligidae) in three farmed salmonids in Chile. *Aquaculture* 183: 13-23.
- González, L. and Carvajal, J. 2003. Life cycle of *Caligus rogercresseyi*, (Copepoda: Caligidae) parasite of Chilean reared salmonids. *Aquaculture* 220: 101-117.
- Grant, W.E., Pedersen, E.K. and Marín, S.L. 1997. Ecology and natural resource management: system analysis and simulation. Wiley, New York.
- Grant, W.E., Marín, S.L. and Pedersen, E.K. 2001. Ecología y Manejo de Recursos Naturales: Análisis de Sistemas y Simulación. Ed. Agroamérica, Inst. Interamericano de cooperación para la Agricultura (IICA): 340 pp.
- Grave, K., Engelstad, M. and Soli, N.E. 1991. Utilization of dichlorvos and trichlorfon in Salmonid farming in Norway during 1981-1988. *Acta Veterinaria Scandinava* 32: 1-7.
- Grimnes, A. and P.J. Jakobsen. 1996. The physiological effects of salmon lice infection on post-smolt of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 48: 1179-1194.
- Halley, B., Jacob, T. and A. Y. Lu. 1989. The environmental impact of the use of ivermectin: Environmental effects and fate. *Chemosphere* 18: 1543-1563.
- Heuch, P.A. and T.A. Schram. 1996. Male mate in a natural population of the parasitic copepod *Lernaeocera branchialis* (Copepoda: Pennellidae). *Behaviour* 133: 221-239.
- Johnson, S.C., Kent, M.L., Whitaker, D.J. and Margeolis, L. 1993. Toxicity and pathological effects of orally administered ivermectin in Atlantic, chinook, and coho salmon and steelhead trout. *Diseases of Aquatic Organisms* 17: 107-112.

- Johnson, S.C., Treasurer, J. W., Bravo, S., Nagasawa, K. and Kabata, Z. 2004. A review of the impact of parasitic copepods on marine aquaculture. *Zoological Studies* 43 (2): 229-243.
- Kvenseth, P.G. 1996. Large-scale use of wrasse to control sea lice and net fouling in salmon Farms in Norway. In: *Wrasse: biology and use in aquaculture*. M.D.J. Sayer, J.W. Treasurer and M.J. Costello (eds.). Fishing News Books, Oxford: 196-203.
- Kvenseth, P. G. 1997. Best current practice for lice control in Norway. *Journal Caligus* 2: 2-5.
- Laszlo, E.1973. General systems model of the evolution of science. *Scientia* (Milan) 107: 379-395.
- Lobos, C. 1998. Actualización y enfoque de una situación parasitaria cambiante *Caligus sp* en salmónidos. *En Profundidad* 5. N° 4: 62-67.
- Margolis, L., Esch, G. W., Holmes, J. C., Kuris, A. M. and G. A. Schad. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the american society of parasitologists). *Journal Parasitology* 68: 131-133.
- Marín, S.L., Grant, W. E., and N.O. Dronen. 1998. Simulation of population dynamics of the parasite *Haematoloechus coloradensis* in its three host species: effects of environmental temperature and precipitation. *Ecological Modelling* 105: 185-211.
- Marín, S.L., Sepúlveda, F., Carvajal, J. and George-Nascimento, M. 2002a. The feasibility of using *Udonella sp.* (Platyhelminthes: Udonellidae) as a biological control for the sea louse *Caligus rogercresseyi*, Boxshall and Bravo 2000, (Copepoda: Caligidae) in southern Chile. *Aquaculture* 208: 11-21.

- Marín, S. L., Westermeier, R., and J. Melipillán. 2002b. Simulation of alternative management for the red algae, luga roja, (*Gigartina skottsbergii* Setchell and Gardner) in southern Chile. *Ecological Modelling* 154 (1-2): 121-133.
- Marín, S.L. and Mancilla, M.A. 2003. Patterns and Proceses explaining abundance of sea lice *Caligus rogercresseyi* on experimental culture of rainbow trout in southern Chile. American Society of Limnology and Oceanography summer meeting, Savannah, Georgia, USA.
- Mackinnon, B.M. 1998. Host factors important in sea lice infections. *ICES Journal of Marine Science* 55: 188-192.
- Pequeño, G. and J., Lamilla. 1995. Peces intermareales de la costa de Llanquihue (Chile): Composición taxonómica, abundancia relativa y gradientes de distribución longitudinal. *Revista de Biología Marina* (Valparaíso) 30: 7-27.
- Pike, A.W., Mordue, A.J. and G. Ritchie. 1993. The development of *Caligus elongatus* Nordmann from hatching to copepodid in relation to temperature. En: Boxshall y Defaye (Eds) *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice*: 53-60. Ellis Horwood, London.
- Reyes, X. 1983. Enfermedades infecto-contagiosas y parasitarias de salmónidos de cultivo en Chile. *Symposium Internacional de Acuicultura, Coquimbo*: 407-422.
- Reyes, X. and Bravo, S. 1983a. Salmon Coho *Oncorhynchus kisutch*, cultivado en Puerto Montt, Chile, nuevo huésped para el copépodo *Caligus teres* (Caligidae). *Invest. Mar.* (Valparaíso) 11: 51-54
- Reyes, X. and Bravo, S. 1983b. Nota sobre una copepodosis en salmones de cultivo. *Invest. Mar.* (Valparaíso) 11: 55-57

- Revie, C.W., Gettinby, G., Treasurer, J.W. and C. Wallace. 2003. Identifying epidemiological factor effecting sea lice *Lepeophtheirus salmonis* abundance on Scottish salmon farms using general linear models. *Dis. Aqual. Org.* 57:85-99.
- Sepulveda, A. 1998. Aspectos poblacionales de *Udonella caligorum* Johnston, 1835, (Platyhelminthes: Udonellidae) en dos especies de copépodos ectoparasitos (Copepoda: Caligidae) del robalo *Eleginops maclovinus* Cuvier & Vallanciennes, 1830, (Pises: Nothoteniidae).
- Stone, J., Sutherland, I.H., Sommerville, C.; Richards, R. H. and K.J. Varma. 2000. Field trials to evaluate the efficacy of emamectin benzoate in the control of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) and *Caligus elongatus* Nordmann, infestations in Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Aquaculture* 186: 205-219.
- Stone, J., Sutherland, I.H., Sommerville, C.; Richards, R. H. and K.J. Varma. 2000. Commercial trials using emamectin benzoate to control sea lice *Lepeophtheirus salmonis* infestations in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Diseases of Aquatic Organisms* 41: 141-149.
- Thain, J. E., Davies, I. M., Rea, G. H. and I.T. Allen. 1997. Acute toxicity of Ivermectin to the lungworm *Arenicola marina*. *Aquaculture* 159: 47-52.
- Tolonen, A. 1999. Application of a bioenergetics model for analysis of growth and food consumption of subarctic whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Hydrobiologia* 390: 153-169.
- Treasurer, J. W. 1994. Wrasse: A guide to the use of cleaner-fish. *Fish Farmer* November/December:7-8.

- Treasurer, J. W., Wadsworth, S. and A., Grant. 2000. Resistance of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer), to hydrogen peroxide on farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture Research* 31: 855-860.
- Treasurer, J. W., Wallace, C. and Dear, G. 2002. Control of sea lice on farmed Atlantic salmon *S.salar* L. with the oral treatment Emamectin benzoate (SLICE). *Bull.Eur.Ass.Fish Pathol.* 22 (6): 375-380.
- Tucker, C.S., Norman,R., Shinn, A.P., Born, J.E., Sommerville, Ch. and Wooten, R. 2002. A Single Cohort Time Delay Model of the Life-cycle of the Salmon Louse *Lepeophtheirus salmonis* on Atlantic Salmon *Salmo salar*. *Fish Pathology*, 37 (3): 107-118.
- Yi, Y. 1999. Modeling growth of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in a cage- cum-pond integrated culture system. *Aquacultural Engineering* 21: 113-133.

ANEXO I
FIGURAS

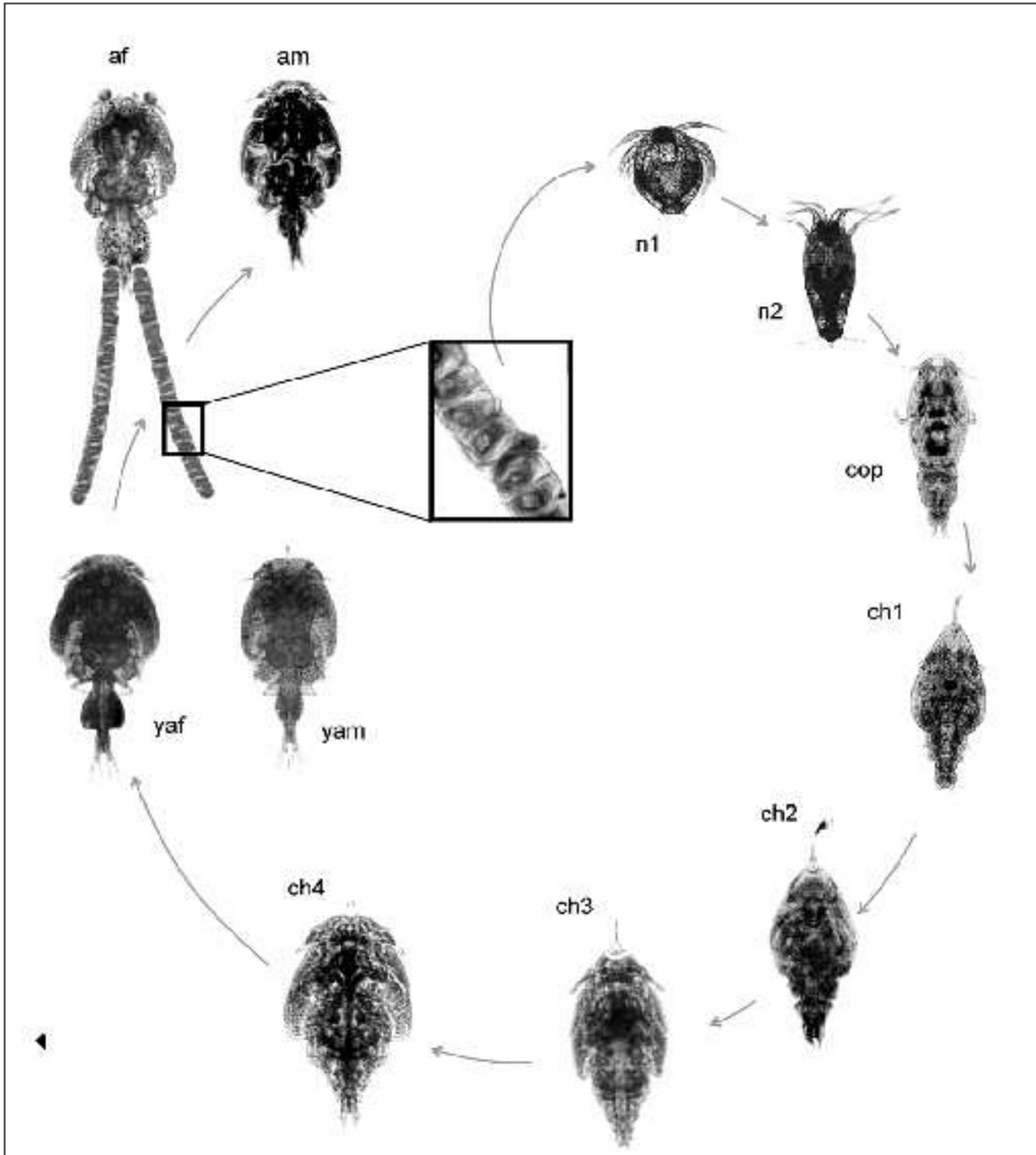


Figura 1. Ciclo de vida de *Caligus rogercresseyi*: so= sacos ovigeros, n1= primer nauplius, n2= segundo nauplius, cop= copepodito, ch1= primer chalimus, ch2= segundo chalimus, ch3= tercer chalimus, ch4= cuarto chalimus, yaf= adulto joven hembra, yam= adulto joven macho, af= adulto hembra, am= adulto macho.

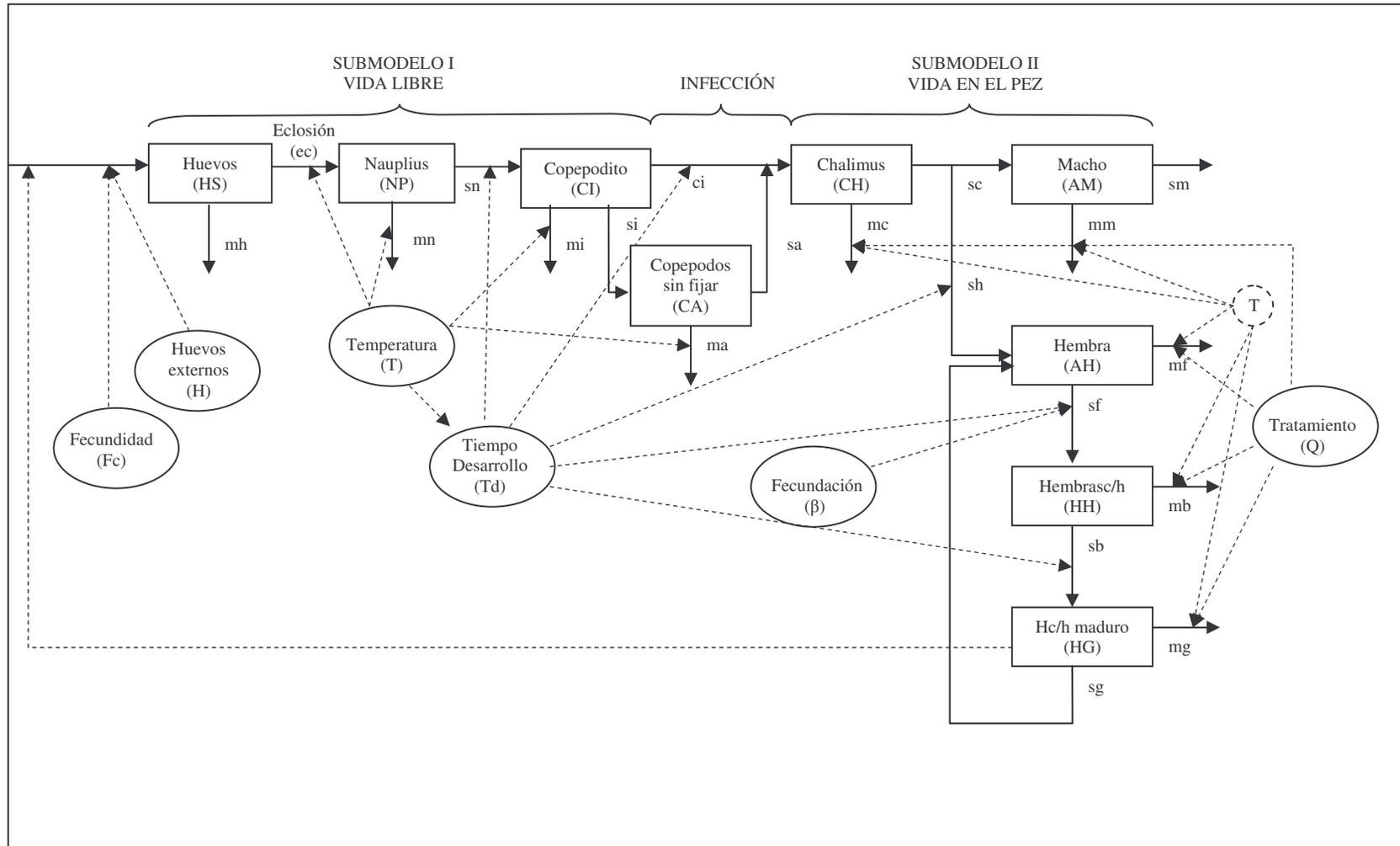


Figura 2. Modelo conceptual del Ciclo de vida de *Caligus rogercresseyi* y su relación con el ambiente y las aplicaciones de tratamientos. Simbología se encuentra explicada en la sección 2.2 Descripción del Modelo Conceptual.

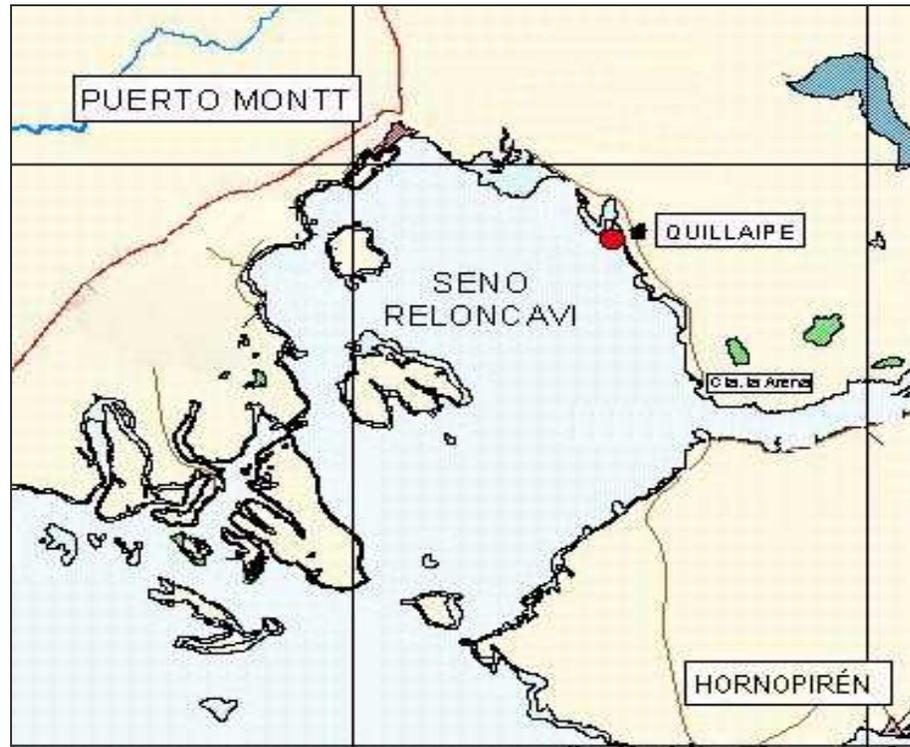


Figura 3. Área de estudio, centro de cultivos Quillaipe, Puerto Montt, X^a Región, Chile.

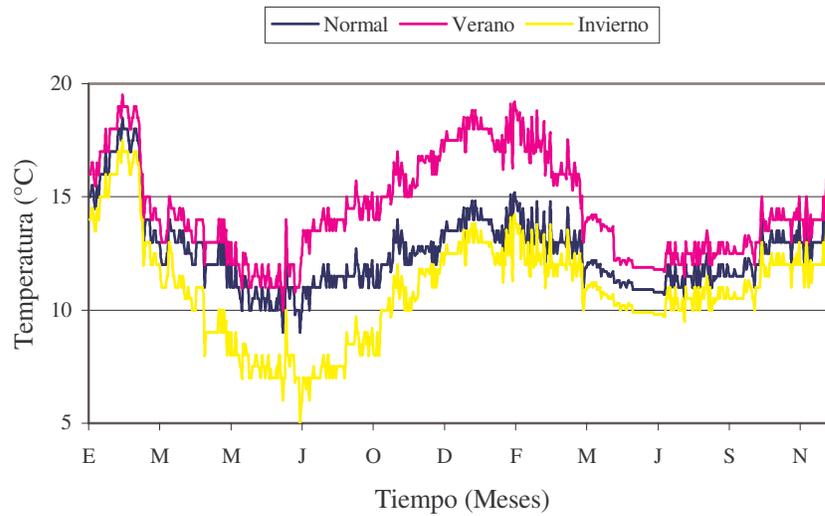


Figura 4. Registro de temperaturas diaria para centro de cultivo Quillaipe (*Normal*) y modificación del registro para prolongación de temperaturas (*Verano e Invierno*) en el período de enero 2002- diciembre 2003.

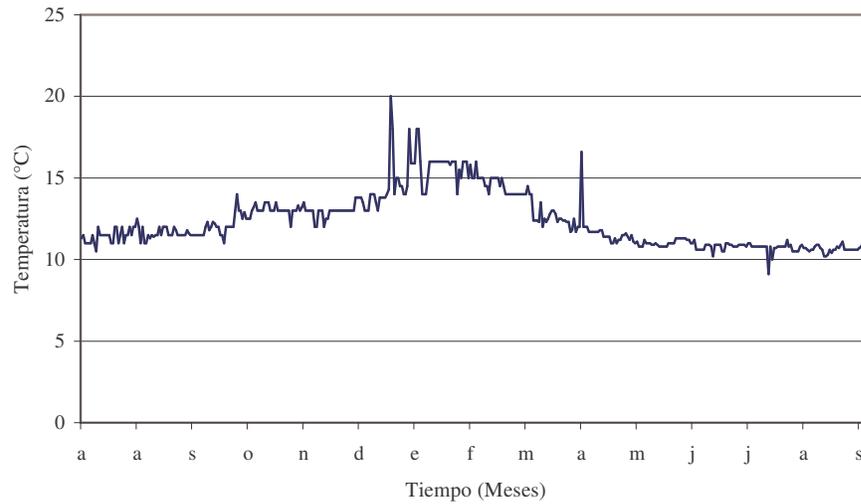


Figura 5. Ciclo de temperatura del centro de cultivo Quillaipe, Puerto Montt, Xª Región, Chile, para el período 2003-2004.

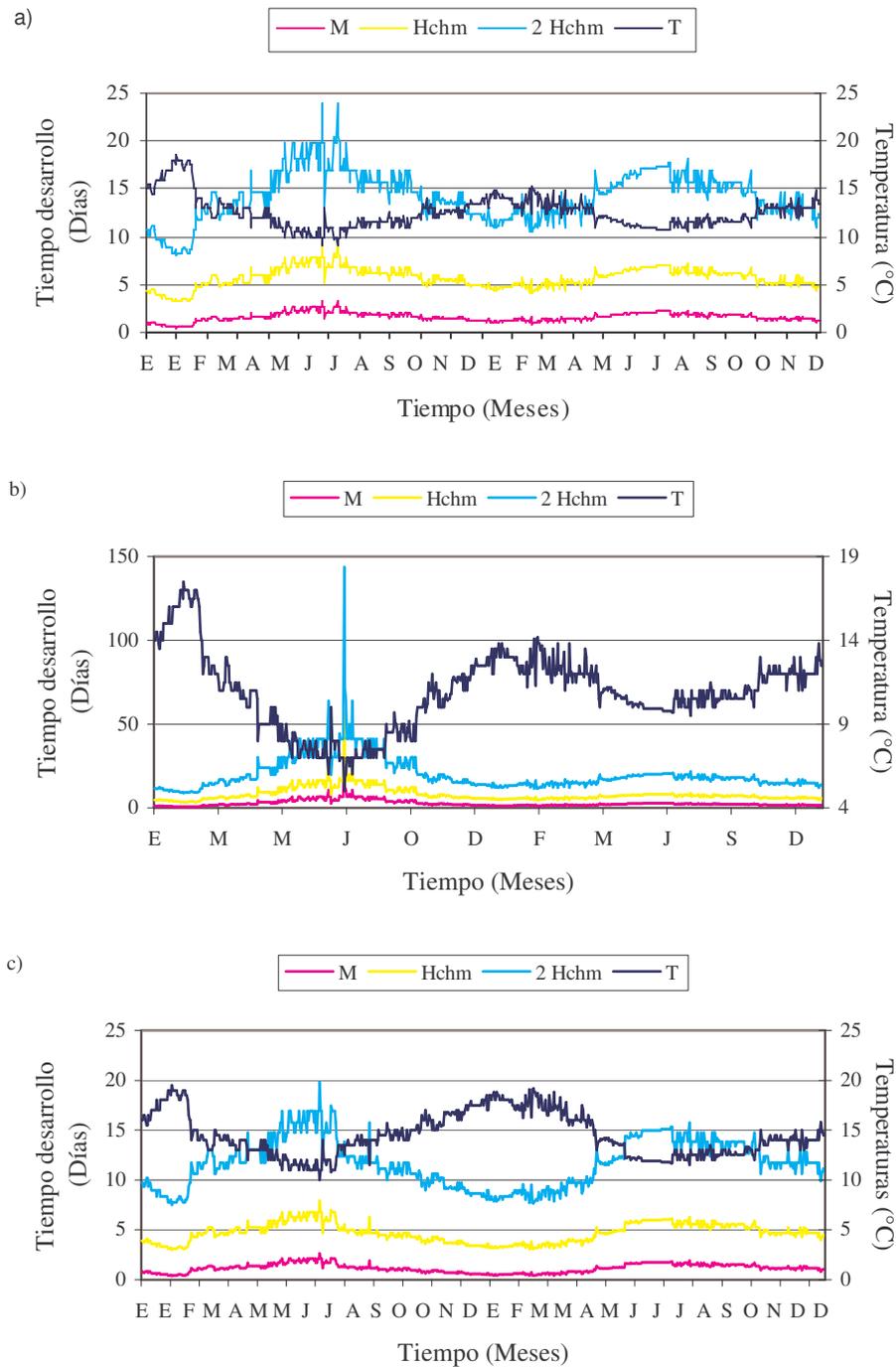


Figura 6. Tiempo de desarrollo predicho por el modelo para el estado de macho (M), hembras ovígeras de primera fecundación (Hchm) y de segunda de fecundación (2 Hchm) para un ciclo normal de temperatura (a), un ciclo en que el invierno se extiende (b) y un ciclo de temperatura en que el verano se extiende en el tiempo (c).

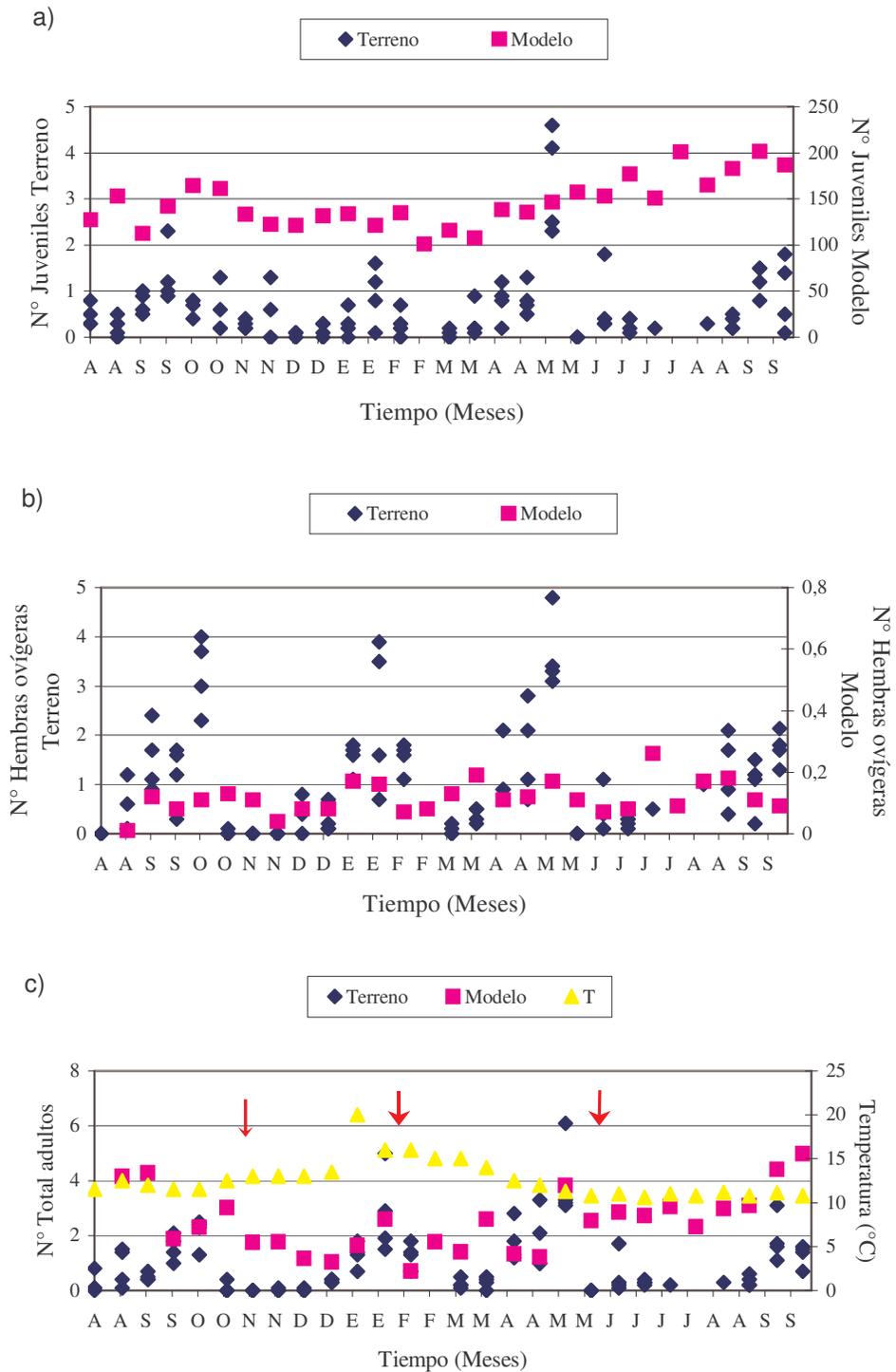


Figura 7. Variación del número de individuos en los estados de desarrollo Juveniles (a), Hembras ovígeras (b) y Total de adultos (c) para el periodo de temperatura (T) agosto2003-septiembre-2004 cuando se simula la aplicación de tratamiento (\downarrow).

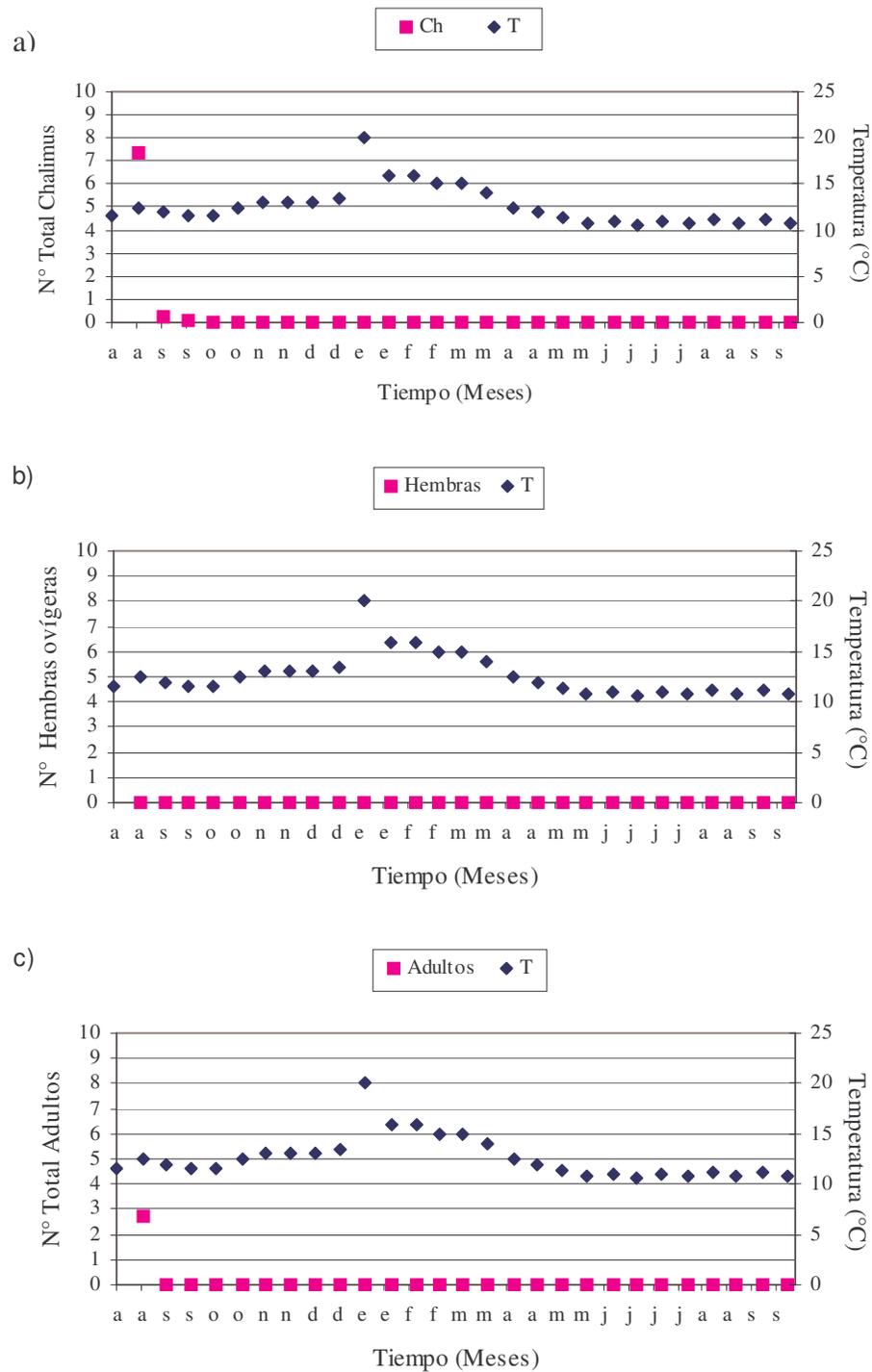


Figura 8. Evaluación de la sensibilidad del modelo cuando el valor del número de huevos externos es igual a 0 en los estados (a) Chalimus (CH), (b) Hembras ovígeras (Hembras) y (c) Total de adultos (Adultos) durante el periodo agosto 2003- septiembre 2004.

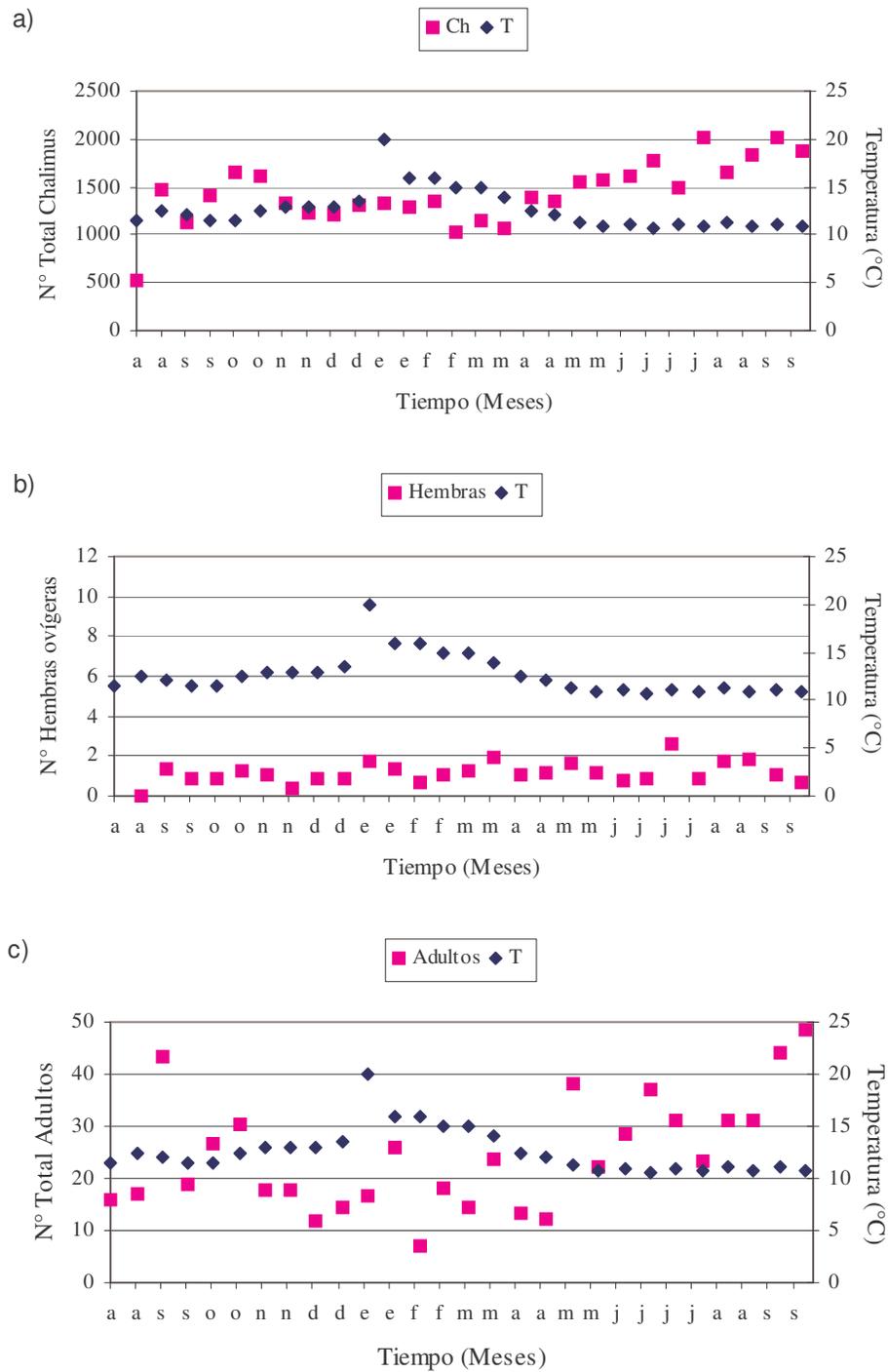


Figura 9. Evaluación de la sensibilidad del modelo cuando el valor del número de huevos externo es igual a 10000, en los estados (a) Chalimus (CH), (b) Hembras ovígeras (Hembras), (c) Total de adultos (Adultos) durante el periodo agosto 2003- septiembre 2004.

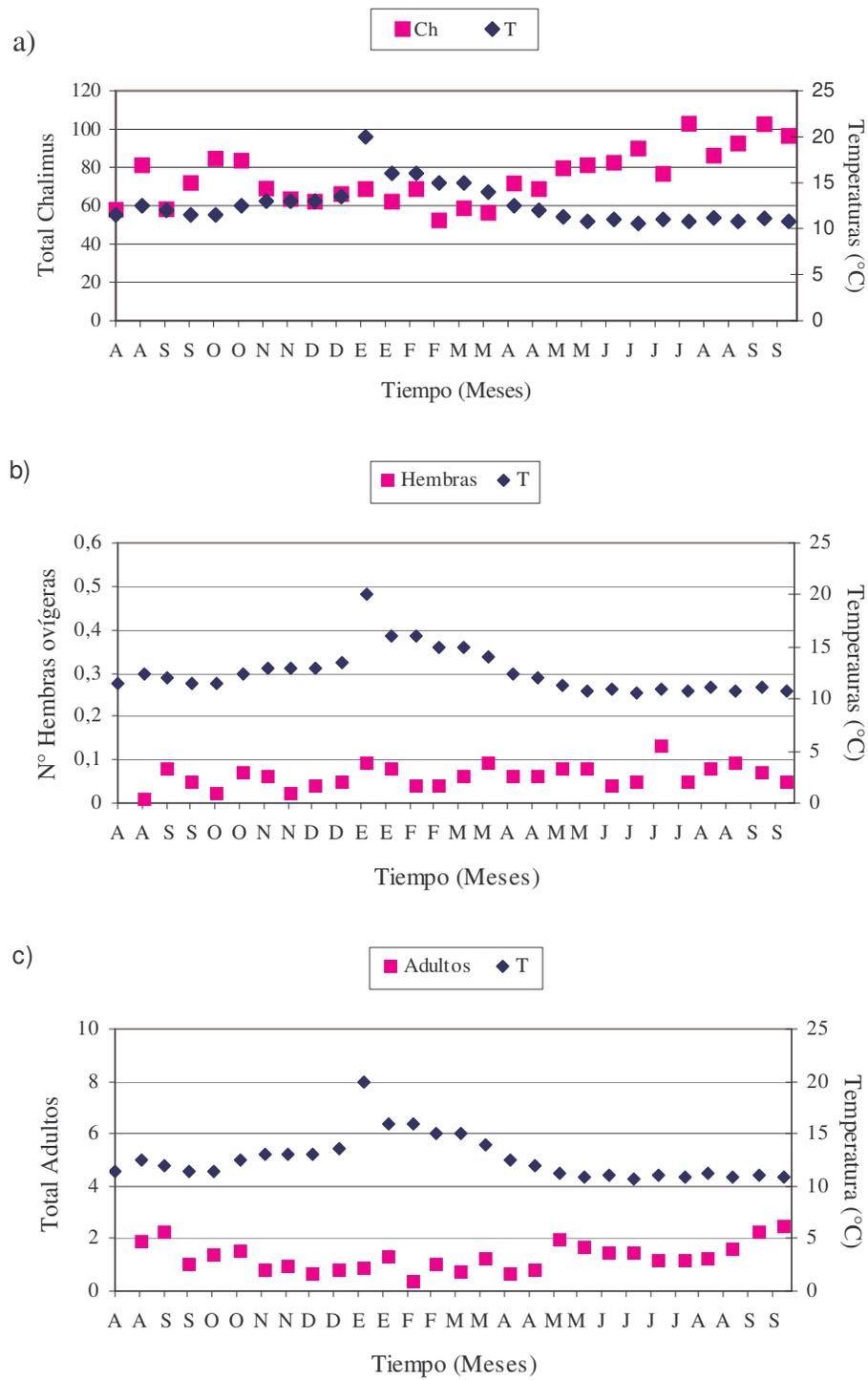


Figura 10. Evaluación de la sensibilidad del modelo cuando el valor de la tasa de infección es igual a 0,1 en los estados (a) Chalimus (CH), (b) Hembras ovígeras (Hembras) y (c) Total de adultos (Adultos) durante el periodo agosto 2003- septiembre 2004.

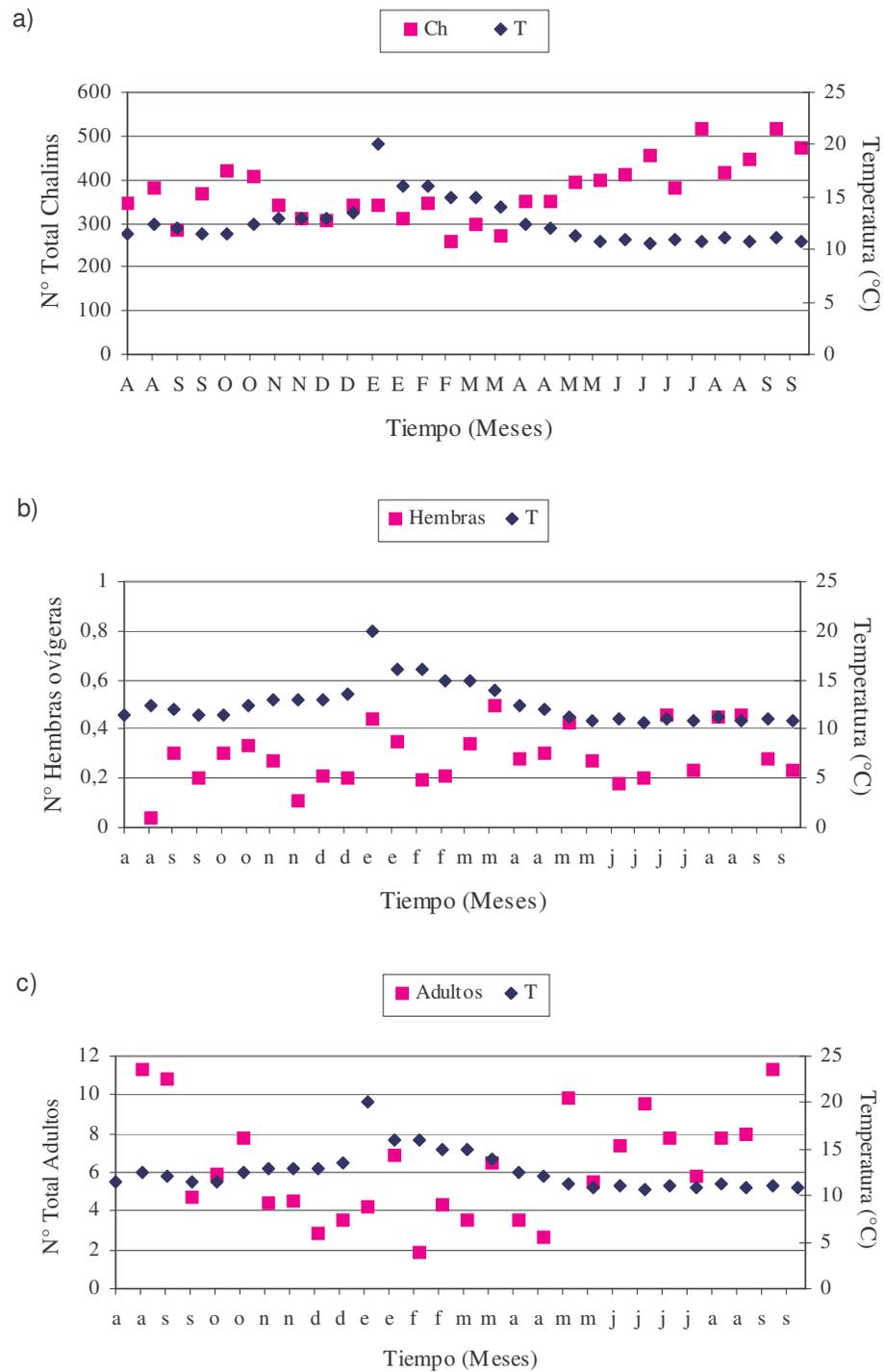


Figura 11. Evaluación de la sensibilidad del modelo cuando el valor de la tasa de infección es igual a 0,6 en los estados (a) Chalimus (CH), (b) Hembras ovígeras (Hembras), (c) Total de adultos (Adultos) durante el periodo agosto 2003-septiembre 2004.

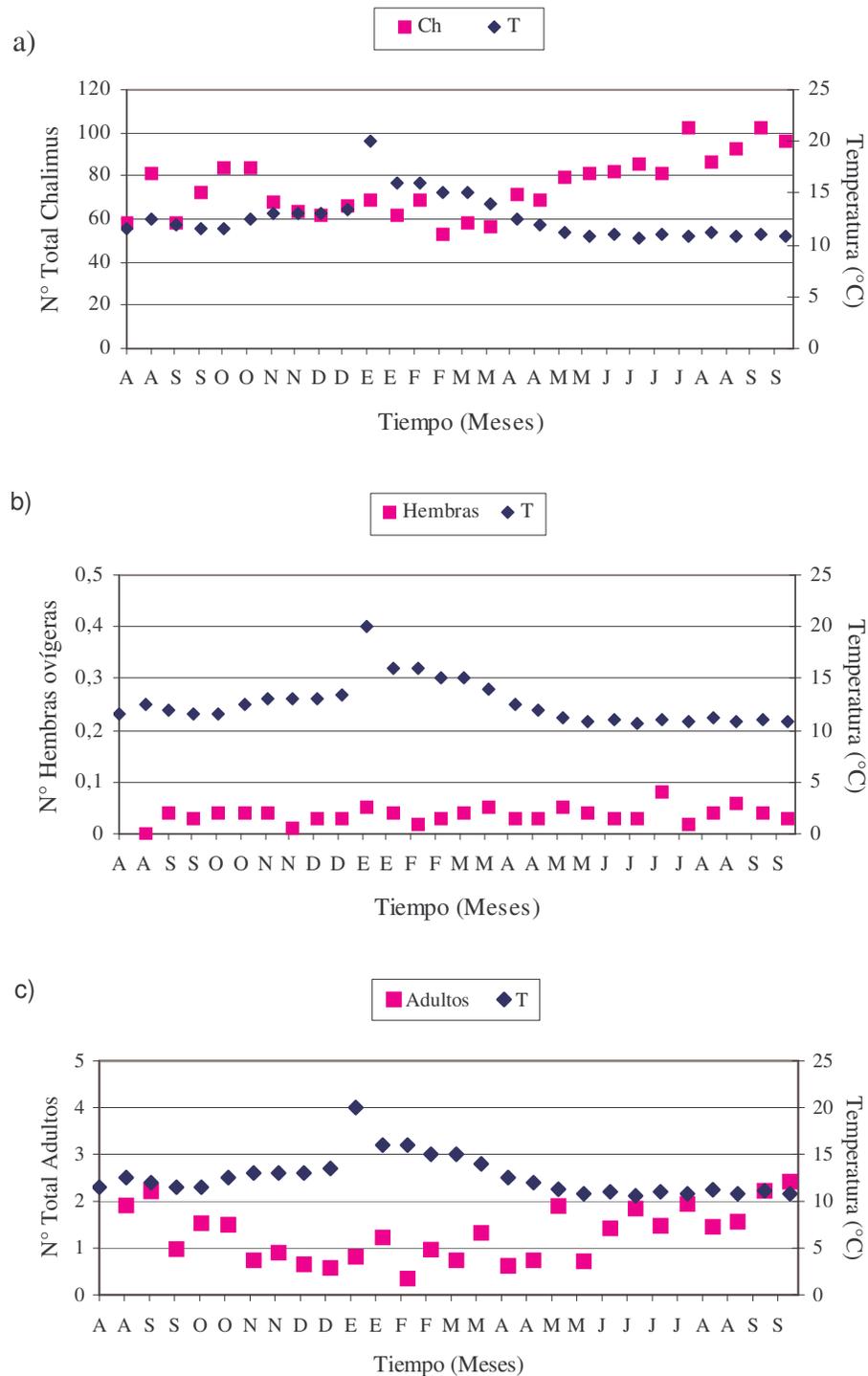


Figura 12. Evaluación de la sensibilidad del modelo cuando el valor da la tasa de fecundación es igual a 0.5 los estados (a) Chalimus (Ch), (b) Hembras ovígeras (Hembras) y (c) Total de adultos (Adultos) durante el periodo agosto 2003-septiembre-2004.

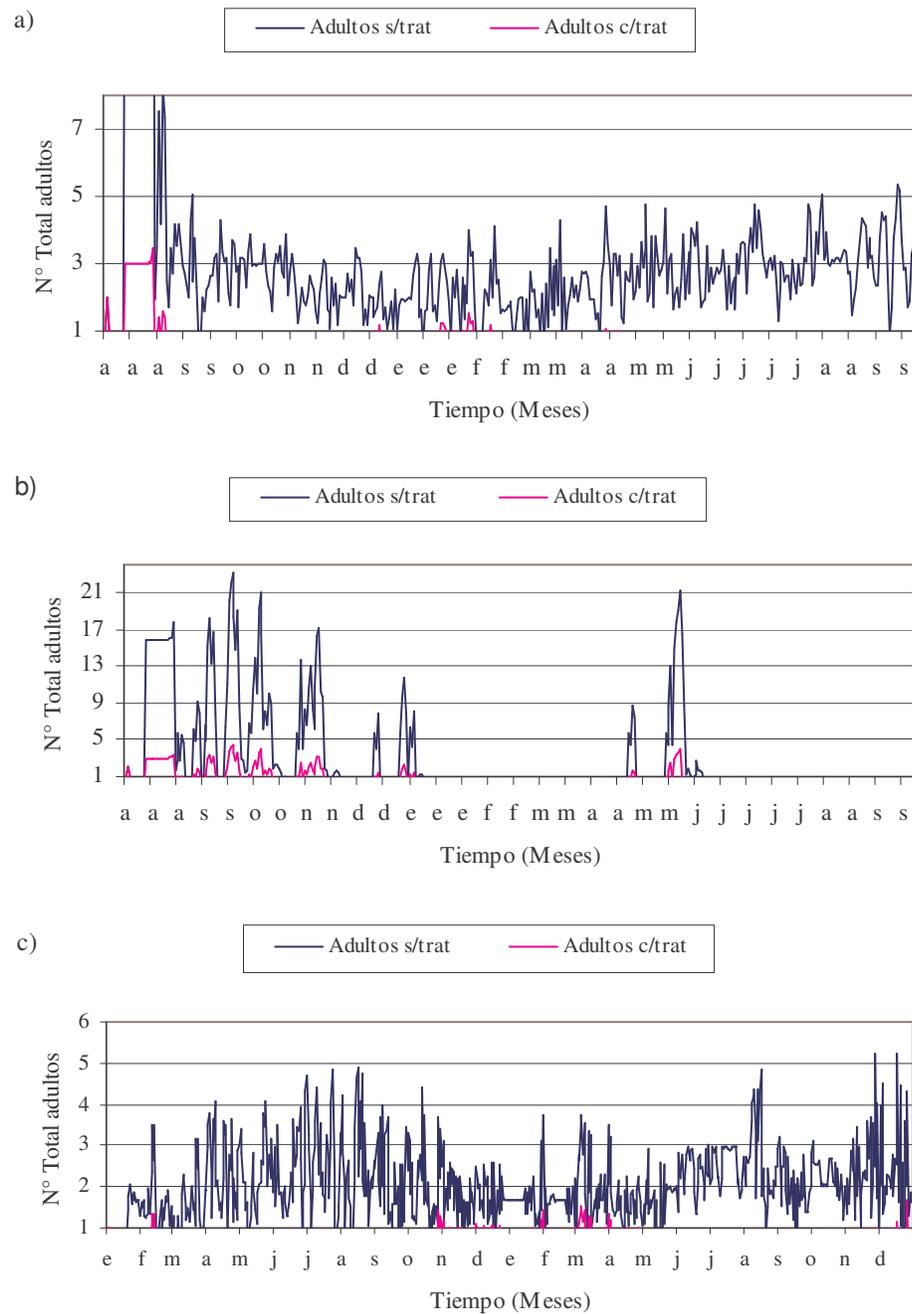


Figura 13. Variación del número de adultos sin aplicación de tratamiento (Adultos s/trat) y con aplicación de tratamiento (Adultos c/trat) en 3 escenarios probables del ciclo de temperatura (a) ciclo de temperatura normal, (b) periodicidad de huevos externos, (c) extensión de verano.

ANEXO II

TABLAS

Tabla 1. Valor inicial de algunas variables como (*), constantes (**) y parámetros del modelo de simulación de la dinámica poblacional de *Caligus rogercresseyi* y su relación con la temperatura.

Parámetros	Forma matemática	Fuente
** Huevos externos (H)	1000	Supuesto del modelo
** Huevos por saco	60	Marín et al., 2002 González & Carvajal, 2000
* Nauplius	100	Supuesto del modelo
* Copepodito	100	Supuesto del modelo
Grados días (S)	Temperatura efectiva *Nº días	González & Carvajal, 2003
Temperatura (T)	Temperatura diaria	González & Carvajal, 2003
Eclósión (δ)	4.2°C < T < 10.8°C = 61%, 10.8°C < T < 13°C = 70%, 13 ≤ T ≤ 20 = 80%	González & Carvajal, 2000 Proyección línea de regresión de González & Carvajal, 2000
Fecundación (β)	T ≥ 4.2 °C = 90%	González & Carvajal, 2000
Infeción (ω)	T ≥ 4.2 °C = 22.4%	González & Carvajal, 2000
Proporción de sexo (χ)	T ≥ 4.2 °C = 50%	Heuch & Schram, 1996
Proporción Fecundidad (ζ)	T ≥ 4.2 °C = 80%	Supuesto del modelo
<i>Mortalidad</i>		
Nauplius (α)	4.2°C < T ≤ 10.8°C = 50%, 10.8°C < T < 15°C = 30%, 15 ≤ T ≤ 20 = 17%	González & Carvajal, 2000 Proyección línea de regresión de González & Carvajal, 2000
Copepodito (γ)	4.2°C < T ≤ 10.8°C = 87%, 10.8°C < T < 15°C = 75%, 15 ≤ T ≤ 20 = 56%	González & Carvajal, 2000 Proyección línea de regresión de González & Carvajal, 2000
Chalimus (ϕ)	4.2°C < T ≤ 10.8°C = 87%, 10.8°C < T < 15°C = 75%, 15 ≤ T ≤ 20 = 56%	González & Carvajal, 2000 Proyección línea de regresión de González & Carvajal, 2000
Macho (ϵ)	4.2°C < T ≤ 10.8°C = 90%, 10.8°C < T < 15°C = 75%, 15 ≤ T ≤ 20 = 56%	González & Carvajal, 2000 Proyección línea de regresión de González & Carvajal, 2000
Hembra (ρ)	4.2°C < T ≤ 10.8°C = 91%, 10.8°C < T < 15°C = 75%, 15 ≤ T ≤ 20 = 56%	González & Carvajal, 2000 Proyección línea de regresión de González & Carvajal, 2000
Hembra ovígera (σ)	4.2°C < T ≤ 10.8°C = 93%, 10.8°C < T < 15°C = 75%, 15 ≤ T ≤ 20 = 56%	González & Carvajal, 2000 Proyección línea de regresión de González & Carvajal, 2000
Hembra ovígera Madura (τ)	4.2°C < T ≤ 10.8°C = 98%, 10.8°C < T < 15°C = 75%, 15 ≤ T ≤ 20 = 56%	González & Carvajal, 2000 Proyección línea de regresión de González & Carvajal, 2000

Tabla 2. Valores de los parámetros del modelo de simulación de la dinámica poblacional de *Caligus rogercresseyi*, su relación con la temperatura y tratamientos.

Parámetros	Forma matemática	Fuentes
Periodo de tratamiento (Q)	2.5-3 cop/pez => $\mu = 7$ días	Bron et al., 1993 Burka et al., 1997 Treasurer et al., 2002
	> 3 cop/pez. => $\mu = 13$ días	Supuesto del modelo
Mortalidad por tratamiento (κ)	2.5-3 cop/pez => $\kappa = 20.8\%$	Bron et al., 1993 Burka et al., 1997 Treasurer et al., 2002
	> 3 cop/pez => $\kappa = 77.4\%$	Supuesto del modelo

Tabla 3. Tiempo de desarrollo predichos por el modelo en estudio para cada estación correspondiente al periodo 2002- 2003.

Estado de desarrollo	Año	Estaciones del año (2002-2003)			
		Otoño	Invierno	Primavera	Verano
Machos	2002	24.33-32.67	29.00-38.00	25.33-31.50	17.83-26.00
	2003	23.67-29.33	28.75-33.00	24.50-31.50	22.00-26.50
<i>Hembras con huevos maduros primera fecundación</i>	2002	41.92-53.91	52.83-60.42	45.07-56.63	28.00-42.49
	2003	44.26-51.42	50.61-56.66	47.64-53.59	42.30-46.96
<i>Hembras con huevos maduros segunda fecundación</i>	2002	60.85-79.22	77.32-90.73	71.05-86.39	42.00-59.43
	2003	64.12-75.18	74.48-82.58	72.89-82.33	63.37-74.54

Tabla 4. Comparación de los tiempos de desarrollo en días predichos por el modelo en estudio y el modelo de Simple Degree-Day Model de González y Carvajal (2003) para machos (M) y hembras ovígeras (Hchm).

Temperatura (°C)	Modelo		González y Carvajal (2003)	
	M	Hchm	M	Hchm
8	53-62	73-103	51	73
10	37-46	50-84	33.4	47.8
12	28-37	38-72	24.8	35.5
16	19-28	25-59	16.4	23.5

Tabla 5. Pruebas del Uso del Modelo con situaciones de temperatura normal (Normal), extensión de verano (Verano) y entrada variable de huevos externos (Huevos externos) durante el periodo 2003-2004.

Prueba	Tratamientos (N°)	Tipo de tratamientos	Frecuencia tratamiento (Días)
Normal	36	7 días (50%) 13 días (50%)	1-9
<i>Verano</i>	26	7 días (46%) 13 días (54%)	1-35
<i>Huevos externos</i>	12	7 días (0) 13 días (100%)	1-110