

Efectos de las presiones antrópicas sobre la fauna nativa de peces y lampreas de Chile

The effects of anthropogenic pressures on native Chilean fish and lamprey fauna

Evelyn Habit^{1*}, Konrad Górski^{2,3}, Irma Vila⁴, Aliro Manosalva¹, Gustavo Díaz¹, Bárbara Toledo¹, Pablo Rojas⁴ & Alejandra Zurita¹

¹Departamento de Sistemas Acuáticos, Facultad de Ciencias Ambientales y Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

²Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

³Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Concepción, Chile.

⁴Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

*Corresponding author: ehabit@udec.cl

RESUMEN

Las presiones antrópicas que afectan los ecosistemas dulceacuícolas de Chile generan complejos efectos sobre la fauna de peces y lampreas. En este trabajo se analiza y resume la investigación científica que da cuenta de los impactos existentes y se propone una zonificación de amenazas basada en la distribución de las principales presiones antrópicas y los patrones distribucionales de las especies nativas de peces y lampreas de Chile. Esta evaluación permitió identificar las principales presiones a lo largo del país y los impactos empíricamente comprobados para esta fauna en los distintos niveles de organización, desde individuos a ecosistemas. El resultado de la evaluación revela que peces y lampreas de Chile están extremadamente amenazados por múltiples presiones antrópicas a lo largo del país y que se requiere de urgentes medidas efectivas de conservación para asegurar su persistencia. Por último, se propone un modelo de efectos en cascada desde la presión (actividad antrópica) que genera el impacto, a los cambios experimentados por la fauna de peces y lampreas a distintos niveles de su organización jerárquica y en distintas escalas espaciales y temporales. Esta propuesta de zonificación de amenazas y modelo de efectos en cascada pretenden ser una herramienta útil para facilitar la conservación de la valiosa fauna de peces y lampreas de Chile.

Palabras clave: efectos en cascada, impactos, presiones antrópicas, zona de amenaza.

ABSTRACT

Anthropogenic pressures that affect freshwater ecosystems in Chile generate complex effects on fish and lamprey fauna. This study analyses and summarizes scientific research that evaluates existing impacts and proposes a zoning of threats based on the distribution of the main anthropogenic pressures and the distributional patterns of fish and lampreys species native to Chile. This evaluation allowed identification of main pressures throughout the country and assessment of empirically proven impacts on fish and lamprey fauna at different levels of organisation, from individuals to ecosystems. The result of the evaluation revealed that Chilean fish and lampreys are extremely threatened by multiple anthropogenic pressures throughout the country and that effective conservation measures are urgently required to ensure their persistence. Finally, a model of cascading effects is proposed from the pressure (anthropogenic activity) that generates the impact, to changes experienced by the fish and lamprey fauna at different levels of their hierarchical organization and at different spatial and temporal scales. This threat zoning proposal and cascading effects model are intended to be a useful tool to facilitate the conservation of Chile's valuable fish and lamprey fauna.

Keywords: anthropogenic pressures, cascading effects, impacts, threats zones.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas acuáticos continentales conforman redes hidrográficas complejas y jerárquicas en las que los procesos se manifiestan a distintas escalas espaciales y temporales (Benda *et al.* 2004; Carrara *et al.* 2012). Por ello, las relaciones causa-efecto entre las actividades antrópicas y los impactos que recibe la fauna de peces y lampreas son complejas de dilucidar. Para su correcta identificación y valoración se requiere comprender la existencia de efectos en cascada que se producen entre los distintos niveles de organización biológica; esto es, desde los individuos a las poblaciones, los ensamblajes y las comunidades, llegando a producir efectos a nivel de ecosistema (Thorp 2014). Para facilitar la comprensión de cómo la fauna de peces y lampreas de Chile se ve afectada por diversas presiones antrópicas, es necesario plantear un modelo de efectos directos y en cascada desde la presión (actividad antrópica) que genera un impacto en el hábitat físico, hasta los efectos que se producen sobre la fauna propiamente tal, a distintos niveles de organización y en distintas escalas espaciales y temporales. Así, por ejemplo, los impactos pueden ocurrir a escala de microhábitat (i.e. sector dentro del río que se caracteriza por tener un mismo tipo de sustrato; e.g. arena, grava, piedras, bolones; velocidad de corriente y profundidad del agua, generalmente en la escala de 10 a 100 m), o de tramo o sección de un río, o de la red hidrográfica completa (Thorp 2014; Torgersen *et al.* 2022). A su vez, los cambios se pueden manifestar en minutos u horas (e.g. cambio del uso del hábitat por presencia de un depredador), semanas o meses (e.g. cambio de los sitios de reproducción por extracción de áridos), e incluso años o décadas (e.g. interrupción de flujo génico). Las escalas espaciales y temporales deben estar referidas a la(s) especie(s) afectadas, según el tamaño de sus ámbitos de hogar, flujo génico y tiempos generacionales (Jackson *et al.* 2021).

Es importante indicar que la suma de las distintas presiones antrópicas existentes en una cuenca hidrográfica provoca efectos acumulativos, e incluso sinérgicos (Schindler 2001; McCluney *et al.* 2014). Dada la complejidad de las escalas espaciales, temporales y de diferentes niveles de organización en los que se manifiestan múltiples presiones antrópicas, resulta muy difícil identificar las relaciones causa-efecto directa de cada presión por separado en las cuencas de uso múltiple. Lo cierto es que los efectos se van acumulando hacia las zonas bajas de los ríos, las cuales reciben los efectos de todas las actividades desarrolladas aguas arriba de ellas (Habit *et al.* 2006; McCluney *et al.* 2014). Un ejemplo es la zona baja del río Biobío en la ciudad de Concepción, donde el río escurre habiendo recibido los aportes de 3 plantas de celulosa, 5 ciudades, habiendo sido embalsado 70 km de su

cauce, alterado y regulado su régimen de caudal y extraída agua para riego. Por ello, los impactos que afectan a la fauna nativa de peces y lampreas en la zona baja del río no solo corresponden a efectos locales de la ciudad de Concepción, sino que a la acumulación y sinergia de todo lo ocurrido aguas arriba en la cuenca. Finalmente, subyacente a todas estas presiones se encuentra una mayor y global como es el cambio climático, el cual actúa de manera diferenciada a lo largo de Chile (Bellard *et al.* 2012).

Con el fin de abordar la complejidad de las relaciones causa - efecto entre presiones antrópicas e impactos sobre la fauna de peces de Chile, esta investigación tiene como objetivos: (1) definir las principales presiones antrópicas que ocurren en Chile sobre el grupo de peces y lampreas nativas y luego zonificarlas geográficamente a lo largo del país, (2) sintetizar y analizar la información científica generada para Chile sobre los efectos de cada una de las presiones antrópicas identificadas, (3) proponer un modelo conceptual de cómo las distintas presiones antrópicas afectan a los diferentes niveles de organización de esta fauna. Esta información pretende ser de utilidad a todos quienes tienen interés en la conservación de la valiosa fauna de peces de agua dulce y lampreas de Chile.

MÉTODOS

Basado en fuentes bibliográficas se identificaron las presiones antrópicas que tienen impactos sobre la fauna de peces y lampreas en sistemas continentales (Poff *et al.* 1997; Allan 2004; Dudgeon *et al.* 2006; Vörösmarty *et al.* 2010; Fuller *et al.* 2015; Grill *et al.* 2019; Reid *et al.* 2019). Primero se reconocieron aquellas que pueden afectar a la fauna de peces y lampreas de Chile (Tabla 1) y luego, se resumieron los tipos de impactos directos sobre el hábitat físico o alteraciones de las interacciones biológicas que pueden generar (Tabla 2).

Dado que las presiones antrópicas no se manifiestan homogéneamente a lo largo de Chile, al igual que la distribución de la fauna de peces y lampreas (Dyer 2000), se propone una zonificación de amenazas basada en la distribución de presiones dominantes y en patrones distribucionales de especies nativas. Para definir las presiones se obtuvo información espacial del número y/o cobertura de minería, agricultura/ganadería, plantaciones forestales, efluentes de celulosa, hidroelectricidad, extracción de áridos y salmonicultura. Se utilizó el software ArcGIS 10.4.1 para cuantificar e identificar la presencia de cada actividad a lo largo del país. Minería se determinó como faenas de extracción de cobre activo a gran escala utilizando el shapefile (archivo ArcGIS) del Ministerio del Medio Ambiente. Para terrenos de uso agrícola/ganadería y plantación forestal se utilizó como fuente de información

el shapefile de catastro de recursos vegetacionales de la Corporación Nacional Forestal (CONAF). Los efluentes de celulosa se determinaron utilizando el shapefile del Registro de Emisiones y Transferencias de Contaminantes (RETC). Para hidroelectricidad se utilizó el shapefile del Ministerio de Energía. La extracción de áridos se analizó utilizando como fuente de información los proyectos registrados en el Sistema de Evaluación de Impacto Ambiental (SEIA). Salmonicultura se determinó mediante datos del shapefile de acuicultura del Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura, en combinación con el RETC. Para cada uno de estos casos se determinó el número de actividades o cobertura y se calculó su porcentaje en la zona geográfica (Tabla S1). Se consideró como presión antrópica dominante aquella o el conjunto de ellas que representa más del 70% del porcentaje de presiones existentes en la zona geográfica. Además, se consideró como presión dominante la presencia de especies de peces introducidas, las cuales están presentes a lo largo de todo el país (Habit *et al.* 2015). Con ello se obtuvo 8 conjuntos de presiones dominantes: 1) minería y especies introducidas; 2) minería, especies introducidas, hidroelectricidad, agricultura y extracción de áridos; 3) especies introducidas, hidroelectricidad, agricultura, plantaciones forestales y efluentes celulosa; 4) especies introducidas, efluentes celulosa, extracción de áridos y salmonicultura; 5) especies introducidas y plantaciones forestales; 6) especies introducidas y salmonicultura; 7) especies introducidas, extracción de áridos y salmonicultura; 8) especies introducidas de peces y mamíferos y extracción de áridos. Estos ocho conjuntos se manifiestan en 10 zonas geográficas (Tabla S1).


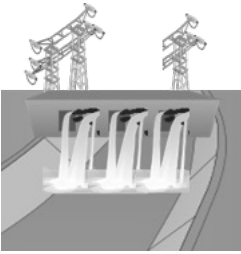

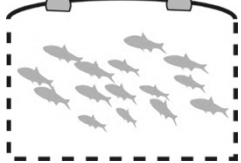



Posteriormente, se analizó la presencia de especies de peces y lampreas en las 10 zonas geográficas identificadas, utilizando el listado de Rojas *et al.* (2021; Tabla 3). La matriz de presencia-absencia de las 10 zonas fue empleada para realizar un análisis de Cluster empleando el índice de disimilitud Bray-Curtis y el método de ligamiento UPGMA, más un

análisis de SIMPROF para definir la existencia de diferencias significativas entre la fauna por zonas (Primer-E v.7.15, Quest Research Limited, Auckland, New Zealand). Por último, se identificó si las zonas basadas en peces y lampreas estaban sometidas al mismo conjunto de presiones dominantes. Así, definimos **ZONA DE AMENAZA** como un conjunto de cuencas hidrográficas que comparten una fauna de peces y lampreas similar, sometida a un conjunto diferente de presiones antrópicas dominantes. De acuerdo a esta definición, la fauna de peces y lampreas de una zona de amenaza puede no ser significativamente diferente a la de otra zona de amenaza (basado en su presencia – ausencia), solo si está sometida a un conjunto diferente de presiones antrópicas. De igual forma, un mismo conjunto de presiones dominantes se puede repetir en más de una zona de amenaza sólo si éstas cuentan con un conjunto de peces y lampreas diferentes.

Se espera que los efectos físicos o biológicos causados por las presiones antrópicas indicadas en la Tabla 1 desencadenen distintos cambios, desde el nivel de individuos hasta el nivel ecosistémico (Amiard-Triquet, 2015; Petitjean *et al.*, 2019). Para verificar su existencia, se hizo una extensa bibliografía de los efectos descritos sobre la fauna de peces y lampreas de Chile a distintos niveles de organización. Basándonos en esos resultados, desarrollamos un modelo conceptual de impactos en cascada en distintos niveles de organización biológica de la fauna de peces y lampreas. Este modelo tiene en cuenta los impactos documentados empíricamente en los niveles de organización específicos, así como los efectos potenciales y los efectos esperados en cascada, los cuales pueden servir para formulación de hipótesis para futuras evaluaciones con datos empíricos.

Con fines de simplificar el texto, en adelante se usa solamente “fauna de peces o peces” para referirse a fauna de peces y lampreas.

TABLA 1. Presiones antrópicas que pueden generar impactos sobre la fauna de peces y lampreas de Chile. Se muestra el ícono utilizado en la Fig. 2. Símbolos cortesía de Integration and Application Network (ian.umces.edu/symbols/). / Anthropic pressures that cause impacts on the Chilean fish and lamprey fauna. Icons correspond to the same ones in Fig. 2. Symbols courtesy of Integration and Application Network (ian.umces.edu/symbols/).

Presión Antrópica	Descripción	Ícono (ver Fig. 2)
Minería	Incluye todas aquellas actividades de extracción de recursos mineros que implican extracción de agua desde un cauce superficial o subterráneo; embalsamiento (e.g. tranques de relave); canalización o modificación de secciones de ríos; y la alteración de la calidad física y química del agua.	
Hidroelectricidad	Involucra fragmentación de la conectividad longitudinal de ríos por presencia de barreras, extracción de agua (e.g. centrales de paso); embalsamiento de tramos de ríos (e.g. centrales con embalses) y cambios del régimen de caudal (e.g. central con operación de punta). Pueden implicar cambios de la calidad del agua (e.g. cambios de temperatura y concentraciones de nutrientes).	
Canalización del cauce	Corresponde al recubrimiento total o parcial del cauce de un río, lo que provoca primariamente la modificación de la morfología del ecosistema fluvial (e.g. rectificación de cauces) y pérdida de conectividad lateral y vertical de los ríos. Se asocia generalmente a urbanización.	
Acuicultura	Cualquier actividad de cultivo de especies hidrobiológicas en aguas continentales. La más importante es la salmicultura, que incrementa el riesgo de introducción de especies y provoca la alteración de la calidad física, química y biológica del agua.	
Cambios de uso del suelo	Actividades que generan contaminación difusa (e.g. agricultura con uso de fertilizantes y pesticidas, ganadería); cambios en la escorrentía superficial (e.g. plantaciones forestales); incremento de la tasa de sedimentación (e.g. plantaciones forestales post-tala o post-incendios), y alteraciones de riberas y calidad del agua (e.g. ganadería intensiva, urbanización). Puede incluir riego, que genera extracción de agua y eventuales trasvases intercuenas.	  

CONTINUACIÓN TABLA 1.


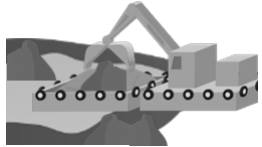
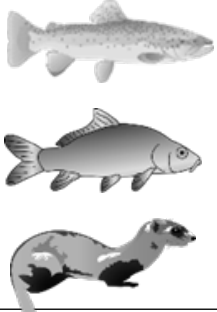











Presión Antrópica	Descripción	Ícono (ver Fig. 2)
Efluentes	Incluyen fuentes puntuales, correspondientes al vertimiento de residuos líquidos de origen industrial o doméstico (e.g. industria forestal, agroindustria, plantas de tratamientos de aguas servidas, entre otras).	
Extracción de áridos	Actividad que se desarrolla en las riberas y cauces de ríos, alterando su estructura física y alterando la calidad física, química y microbiológica del agua.	
Especies introducidas	Introducción accidental o dirigida de especies con fines de acuariofilia, pesca recreativa, acuicultura, peletería u otro. Una vez asilvestradas, estas especies actúan como competidores o depredadores de especies nativas de peces o de otros eslabones de la trama trófica. También pueden alterar directa o indirectamente el hábitat físico.	





TABLA 2. Descripción del tipo de impactos sobre los hábitats físicos de peces y lampreas de Chile que pueden provocar las diferentes presiones antrópicas descritas en la Tabla 1. Los impactos de las especies introducidas se explican en la Tabla 1. / Description of the impacts on the physical habitats of Chilean fish and lamprey fauna caused by the different anthropic pressures shown in Table 1. The impacts of introduced species are detailed in Table 1.

Impacto sobre el hábitat físico	Descripción
Alteración de caudal	Reducción, incremento o cambio del régimen de caudal (en magnitud, frecuencia, duración, predictibilidad y/o tasa de cambio).
Alteración de la conectividad fluvial	Longitudinal (hacia aguas arriba y abajo), lateral (conectividad entre el cauce y la planicie de inundación) o vertical (conectividad del cauce con la zona hiporreica ubicada directamente bajo el lecho y conectada con el agua superficial que escurre sobre el lecho del río).
Alteración de la calidad del agua	En sus características físicas, químicas y/o biológicas.
Alteración de la estructura física del hábitat	Principalmente cambios en la velocidad de corriente, profundidad y/o tipo de sustrato, y de riberas.

TABLA 3. Listado de especies de peces y lampreas presentes en Chile e ícono utilizado en la Fig. 2. Estados de Conservación de acuerdo al Reglamento de Clasificación de Especies del Ministerio de Medio Ambiente de Chile. No se incluye *Mugil cephalus* en este listado por ser estrictamente estuarina. / Species list of fish and lampreys present in Chile and icons used in Fig. 2. Conservation status are based on the classification of the Ministry of Environment in Chile. The species *Mugil cephalus* is not included since it is strictly estuarine.

Familia	Especie	Estado de conservación	Ícono (ver Fig. 2)
Geotriidae	<i>Geotria australis</i>	Vulnerable	
Mordaciidae	<i>Mordacia lapicida</i>	En Peligro	
Characidae	<i>Cheirodon pisciculus</i>	Vulnerable	
	<i>Cheirodon australe</i>	Vulnerable	
	<i>Cheirodon kiliani</i>	En Peligro-Rara	
	<i>Cheirodon galusdae</i>	Vulnerable	
Nematogenyidae	<i>Nematogenys inermis</i>	En Peligro	
Trichomycteridae	<i>Bullockia maldonadoi</i>	En Peligro	
	<i>Trichomycterus areolatus</i>	Vulnerable	
	<i>Trichomycterus chiltoni</i>	En Peligro-Rara	
	<i>Trichomycterus chungaraensis</i>	En Peligro-Rara	
	<i>Trichomycterus laucaensis</i>	En Peligro	
<i>Trichomycterus cf rivulatus</i>	No clasificada		
	<i>Hatcheria macraei</i>	Vulnerable	
Diplomystidae	<i>Diplomystes incognitus</i>	No clasificada	
	<i>Diplomystes nahuelbutaensis</i>	En Peligro	
	<i>Diplomystes camposensis</i>	En Peligro	
	<i>Diplomystes arratiae</i>	No clasificada	
	<i>Diplomystes habitae</i>	No clasificada	
	<i>Diplomystes mesembrinus</i>	No clasificada	
Galaxiidae	<i>Galaxias maculatus</i>	Vulnerable (Región del Maule al Norte)/ Preocupación menor (Región de Ñuble al Sur)	
	<i>Galaxias globiceps</i>	En Peligro-Rara	
	<i>Galaxias platei</i>	Preocupación menor	
	<i>Brachygalaxias bullocki</i>	Vulnerable	
	<i>Brachygalaxias gothei</i>	Vulnerable	
	<i>Aplochiton zebra</i>	En Peligro	
	<i>Aplochiton marinus</i>	En Peligro	
<i>Aplochiton taeniatus</i>	En Peligro		

CONTINUACIÓN TABLA 3.

Familia	Especie	Estado de conservación	Ícono (ver Fig. 2)
Cyprinodontidae	<i>Orestias cf. agassii</i>	En Peligro	
	<i>Orestias chungarensis</i>	En Peligro	
	<i>Orestias laucaensis</i>	En Peligro	
	<i>Orestias ascotanensis</i>	En Peligro	
	<i>Orestias parinacotensis</i>	En Peligro	
	<i>Orestias piacotensis</i>	En peligro crítico	
	<i>Orestias gloriae</i>	En peligro crítico	
	<i>Pseudorestias lirimensis</i>	En peligro crítico	
Atherinopsidae	<i>Basilichthys microlepidotus</i>	Vulnerable (Región del Maule al Norte)/ Casi amenazada (Región del Ñuble al Sur)	
	<i>Basilichthys semotilus</i>	En Peligro	
	<i>Odontesthes hatcheri</i>	Casi amenazada	
	<i>Odontesthes mauleanum</i>	Vulnerable	
	<i>Odontesthes brevianalis</i>	Vulnerable	
Percichthyidae	<i>Percichthys trucha</i>	Casi Amenazada (Región del Maule al Norte)/ Preocupación menor (Región del Ñuble al Sur)	
	<i>Percichthys melanops</i>	Vulnerable	
Perciliidae	<i>Percilia irwini</i>	En Peligro	
	<i>Percilia gillissi</i>	En Peligro	

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

ZONIFICACIÓN DE AMENAZAS Y EFECTOS DE LAS PRESIONES ANTRÓPICAS SOBRE LA FAUNA DE PECES Y LAMPREAS DE CHILE

En la Fig. 1 se muestran las 10 zonas de amenaza identificadas y el conjunto de presiones dominantes por zona. Se aprecia que algunas no presentan una composición de peces significativamente diferente, pero sí están sometidas a un distinto conjunto de presiones dominantes. Además, existen zonas de diferente fauna de peces que están sometidas al mismo conjunto de presiones dominantes (Fig. 1). La Fig. 2 muestra la espacialidad de las 10 zonas de amenaza a lo largo de Chile.

Cada Zona de Amenaza y la evidencia empírica existente acerca de los impactos sobre su fauna de peces se describen

a continuación y se resumen en la Tabla S2. Los impactos encontrados en la literatura que son descritos para cada zona, no responden necesariamente a las presiones dominantes.

ZONA NORTE ALTIPLÁNICA. Los sistemas de la meseta de altura entre los 17° y 22° Latitud Sur albergan los lagos Chungará, Cotacotani, Piacota, los ríos Lauca, Camarones, Lluta y Loa; también diversos bofedales y salares se han descrito para la región. Las especies presentes son *Orestias cf. agassii* Valenciennes, 1846, *Orestias parinacotensis* Arratia, 1982, *Orestias laucaensis* Arratia, 1982, *Orestias ascotanensis* Parenti, 1984, *Orestias chungarensis* Vila & Pinto, 1986, *Orestias piacotensis* Vila, 2006, *Orestias gloriae* Vila, Scott, Méndez, Valenzuela, Iturra & Poulin, 2012 y *Pseudorestias lirimensis* Arratia, Vila, Lam, Guerrero & Quezada-Romegialli,

2017. Los sistemas fluviales y de humedales mantienen además bagres: *Trichomycterus laucaensis* Arratia, 1983, *Trichomycterus chungaraensis* Arratia, 1983 y *Trichomycterus* cf. *rivulatus*. En general, estos sistemas, por su tamaño, sustentan una especie de *Orestias* Valenciennes, 1839, y/o de *Trichomycterus* Valenciennes, 1832. En los sistemas fluviales se agregan pejerreyes del género *Basilichthys* Girard, 1855, con especies en revisión, especialmente en las zonas medias y de desembocaduras (Rojas et al. 2021).

Los sistemas acuáticos del extremo sur del Altiplano son remanentes de los grandes paleo lagos que cubrieron la región. Actualmente se encuentran sin conexión entre ellos, debido a cambios geológicos y climatológicos con extensos períodos de sequía. Estos sistemas han disminuido significativamente su extensión, lo cual se relaciona con la alta demanda por el agua en una zona desértica (Valdés-Pineda et al. 2014; Aitken et al. 2016). En la actualidad la falta de conectividad de estos sistemas, conjuntamente con las características climatológicas extremas, tales como cambios de hasta 20°C diarios, alta irradiación solar y salinidad, habrían estimulado la especiación, particularmente de *Orestias*, citado como un género especioso (Vila et al. 2013). Los ríos que alcanzan a

llegar a la costa, como el caso del Lluta, Camarones y Loa, dependen en sus caudales exclusivamente de las lluvias del invierno altiplánico, las cuales son breves y varían año a año. La alta demanda por el agua en sus diversos usos, entre la que destaca la extracción desde acuíferos por parte de la gran minería del cobre. Los acuíferos del Altiplano están interconectados, lo cual los hace muy vulnerables a la extracción (Risacher et al. 2003). A esto se suman eventos de contaminación directa por la actividad minera, tal como el derrame de más de 13000 L de ácido sulfúrico al río Loa en diciembre de 1996 en el sector del embalse Conchi o la detección de Xantato en la localidad de Quillagua en febrero de 2000 (SAG, 2000). La extracción de agua ha secado varios humedales y disminuido significativamente la extensión de otros. También existe la presión por depredación que ejerce la especie introducida *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792 o trucha arcoíris, la cual ha invadido ampliamente los esteros, ríos y lagos de la Puna y el Altiplano, desde los 2192 m.s.n.m. en el río Loa a los 4560 m.s.n.m. en el Lago Chungará (Lobos et al. 2020). Actualmente, los pequeños centros de cultivo representan uno de los mayores riesgos de invasión (Lobos et al. 2020). En el lago Chungará, ubicado dentro del Parque

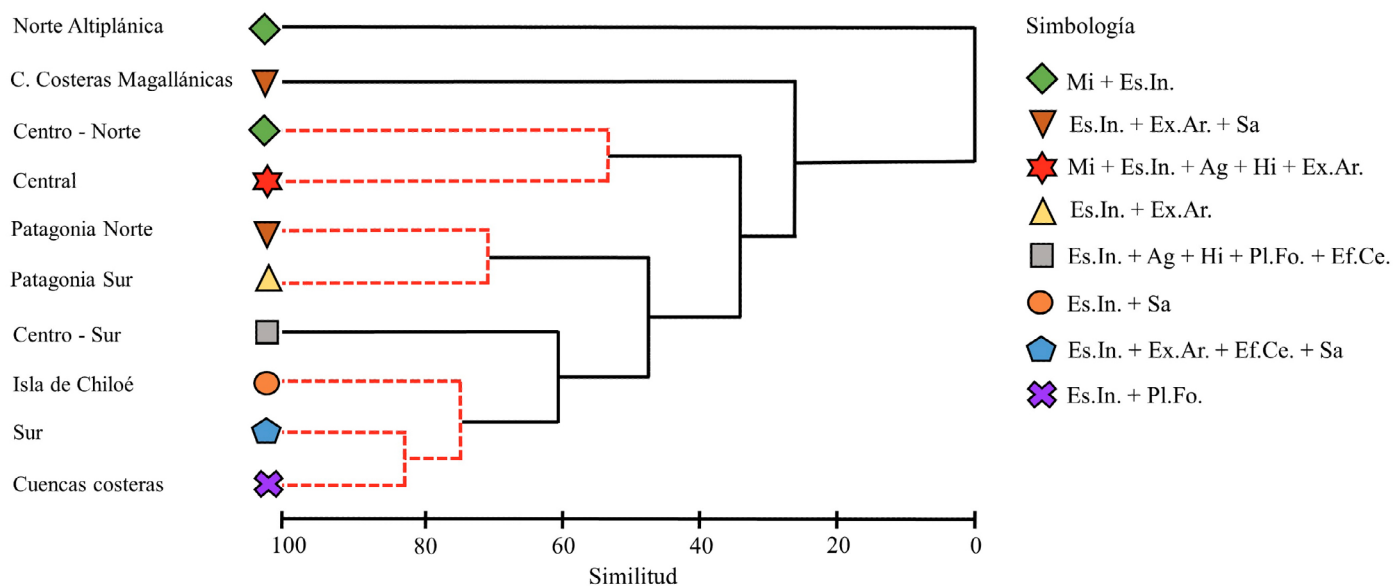


FIGURA 1. Análisis de Cluster basado en la presencia-ausencia de especies de peces y lampreas a lo largo de Chile. Las líneas rojas punteadas representan las ramas no significativas basadas en el análisis de SIMPROF. Los símbolos representan el conjunto de presiones antrópicas dominantes identificadas por zona. Mi = Minería, Es.In. = Especies introducidas, Sa= Salmonicultura, Ag = Agricultura, Hi = Hidroelectricidad, Ex.Ar. = Extracción de áridos, Pl.Fo.= Plantaciones forestales, Ef.Ce.= Efluentes celulosa. / Cluster analysis based on fish and lampreys presence-absence along Chile. Red dotted lines represent non-significant branches of the dendrogram based on SIMPROF analysis. Symbols represent the set of anthropic pressures identified by zone. Mi = Mining, Es.In. = Introduced species, Sa= Salmon farming, Ag = Agriculture, Hi = Hydropower, Ex.Ar. = Dredging, Pl.Fo.= Forest plantations, Ef.Ce.= Pulp mill effluents.

Nacional Lauca, ha sido aprobada la erradicación de *O. mykiss*, aunque no existe aún información del éxito de este programa. Igualmente, la presencia y reintroducción para fines sanitarios de especies de *Gambusia* spp. Poey, 1854, en cursos de agua en esta zona es una amenaza no evaluada aún en estos ecosistemas. En comparación a otras zonas del

país, el número de presiones antrópicas existentes en esta zona norte no es tan alto, sin embargo, su fauna de peces es tan singular y altamente microendémica, que la amenaza que experimentan es máxima, y puede implicar directamente la extinción de especies.

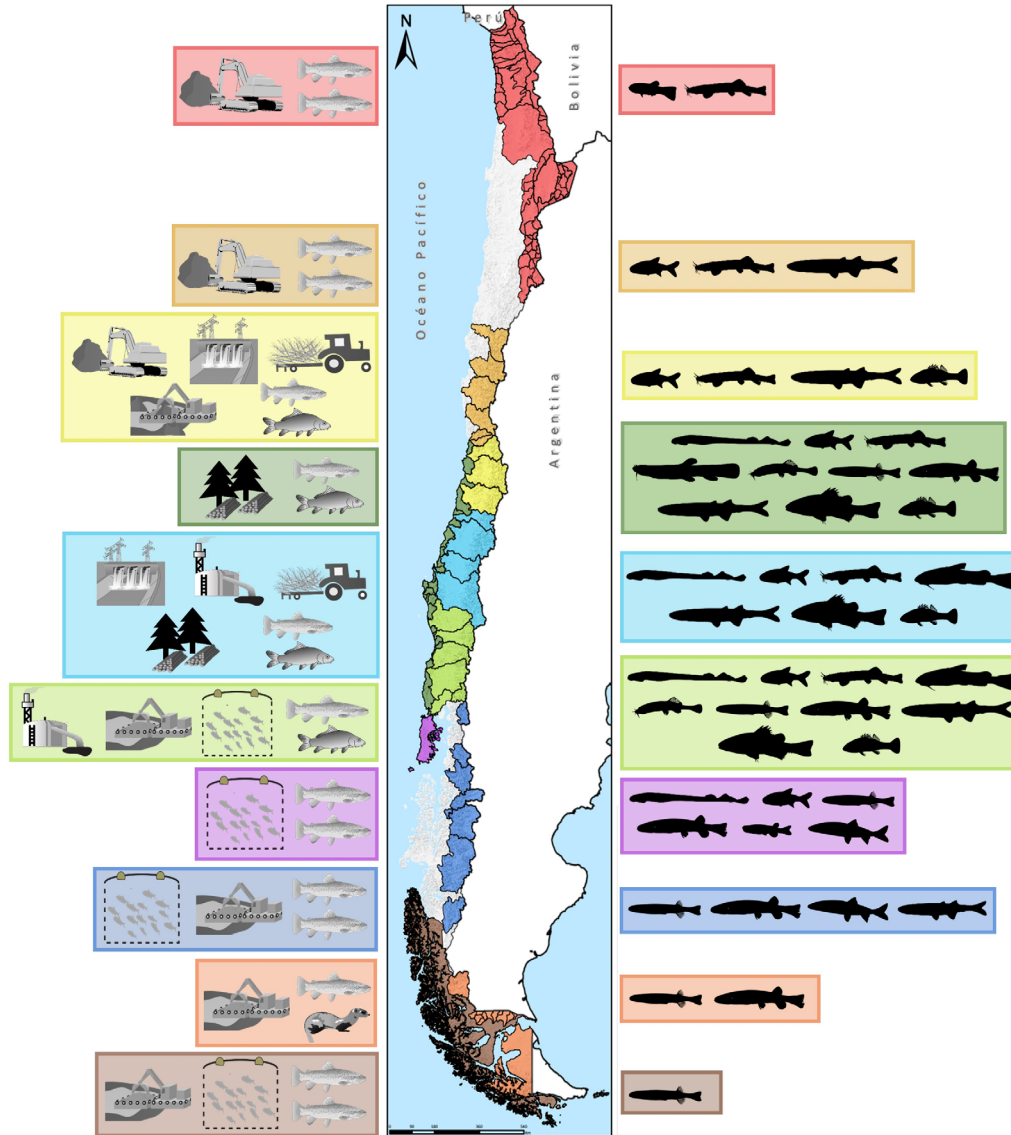


Figura 2. Zonificación de amenazas a lo largo del país, basada en la distribución de las presiones antrópicas y los patrones de distribución de especies de peces y lampreas de Chile. Se representan las presiones antrópicas dominantes y especies más características por zona de amenaza. Los íconos de las presiones se muestran en la Tabla 1 y los íconos de los peces en la Tabla 3. Los colores representan las zonas de amenaza: Zona Norte Altiplánica, Zona Centro-Norte, Zona Central, Zona Centro-Sur, Zona Sur, Zona de cuencas costeras, Isla de Chiloé, Zona de Patagonia Norte, Zona de Patagonia Sur, Zona de Cuencas Costeras e Islas-Desde el río Pascua al Sur. / Threats zonation based on anthropic pressures and fish and lamprey distribution patterns along Chile. Dominant anthropic pressures and species by zone are represented. Icons are shown in Table 1 (anthropic pressures) and Table 3 (species). Colors represents threats zones: North Altiplano zone, Central-North zone, Central zone, Central-South zone, South zone, Coastal basins zone, Chiloé Island, North Patagonia zone, South Patagonia zone, Coastal basins and island from Pascua River to South.

ZONA CENTRO – NORTE. Se compone de las cuencas andinas de los ríos Huasco, Elqui, Limarí, Choapa y Petorca-La Ligua. Estos sistemas comparten especies nativas como *Basilichthys microlepidotus* (Jenyns, 1841), *Cheirodon pisciculus* Girard, 1855 y *Trichomycterus areolatus* (Valenciennes, 1846), siendo cuencas de riqueza específica potencial igual a 4 o 5 especies nativas. Esporádicamente en la desembocadura de estos sistemas se ha capturado ejemplares de *Galaxias maculatus* (Jenyns 1842).

Los ríos Huasco hasta Petorca son ecosistemas naturalmente sujetos a fuertes fluctuaciones de caudales tanto intra como inter-anales, lo cual es una de las principales características de los ríos de régimen mediterráneo a nivel mundial (Cid et al. 2017). Frente a la intermitencia natural, la fauna de peces se adapta presentando movimientos de emigración, durante períodos de contracción, y de inmigración en periodos de expansión (Cid et al. 2017). Esta condición los hace particularmente sensibles a las alteraciones de origen antrópico (Marr et al. 2010; Palma et al. 2013). En las cuencas hidrográficas de los ríos nord-mediterráneos, río Huasco, Elqui, Limarí, Choapa y Petorca, esta característica natural de variabilidad se acentúa dada la alta intervención por actividad agrícola intensiva asociada principalmente a la producción de vides y paltos (Fuster 2021). Para ello, se emplean sistemas de riego basados en la extracción de caudal y el embalsamiento, siendo estas las actividades antrópicas que generan mayores cambios ecosistémicos en esta zona. Las cuencas de los ríos nord-mediterráneos son, por tanto, sometidas a un alto estrés hídrico, el cual se espera que incremente en escenarios de cambio climático global. El río La Ligua presenta numerosos canales de riego y también albergan minería, principalmente de oro y cobre, y en menor número de hierro y manganeso (Copaja et al. 2016a). Esto ha provocado algunos eventos de contaminación de metales pesados (concentrado de cobre) en la cuenca del río Choapa y vertimiento de RILES desde la minería de cobre (Lieberherr & Schewerter 2021). Sin embargo, existen escasos antecedentes sobre los impactos de estas actividades sobre estos ríos (Andreoli et al. 2012).

Para las cuencas que componen esta zona, Vila & Habit (2015) reconocen la presencia potencial de 5 especies nativas (*B. microlepidotus* Ch. *pisciculus*, *G. maculatus*, *Odontesthes brevianalis* (Günther, 1880) y *T. areolatus*), aunque solo el pejerrey *B. microlepidotus* estaría presente en todas ellas. En sus zonas bajas estuarinas, también se encuentra la lisa, *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758. Sin embargo, en la actualidad, y al igual que en otros ríos de las zonas mediterráneas del mundo, estos ecosistemas se caracterizan por presentar mayor abundancia de especies introducidas que nativas (Marr et al. 2010). Actualmente, la distribución de estas especies a lo largo de cada red hídrica se caracteriza por la presencia

restringida de las nativas hacia las zonas altas, en tanto que las zonas bajas, estuarios y embalses están fuertemente dominadas por especies introducidas.

Zunino et al. (2009) citaron la presencia de 4 especies introducidas en el río Petorca-La Ligua (*Carassius carassius* (Linnaeus, 1758), *Cheirodon interruptus* (Jenyns, 1842), *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns, 1842) y *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859). Por su parte, Figueroa et al. (2009), estudiando 20 humedales costeros de las regiones de Coquimbo y Valparaíso, sólo reconocieron la presencia de una especie nativa (*Mugil cephalus*) y 3 especies introducidas (*C. decemmaculatus*, *Australoheros facetus* (Jenyns, 1842) y *G. holbrooki*). De acuerdo a Vila & Habit (2015), también estarían presentes en estos ríos *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) y *Odontesthes bonariensis* Valenciennes, 1835, es decir un total de 7 especies introducidas, todas ellas de origen de aguas cálidas.

La calidad del agua de estos ríos es “relativamente buena”, solo con concentraciones elevadas de aluminio y manganeso en el río Turbio (cuenca del Elqui) y altos valores de conductividad en el río Limarí (> 1.333 μ mhos; Catalán 2014; González & Jurado 2014). Copaja et al. (2016b) estudiando el contenido de arsénico y mercurio en diferentes tejidos de *T. areolatus* y *B. microlepidotus* provenientes de los embalses de riego Cogotí, La Paloma y Recoleta (cuenca del río Limarí) y del Embalse Corrales (cuenca del río Choapa), encontraron que las concentraciones de ambos metales en músculo de las dos especies exceden los límites internacionales para el consumo humano. Los resultados mostraron que *T. areolatus* bioacumula mayores concentraciones de arsénico y mercurio, consistente con sus hábitos bentónicos (Copaja et al. 2016b). Aunque estas especies no son consumidas por humanos, las concentraciones de metales bioacumulados en sus músculos son un mal indicador de su salud, así como la del ecosistema.

Aun cuando las dos especies nativas más comunes en estos ríos (*T. areolatus* y *B. microlepidotus*) presentan distribuciones latitudinalmente muy amplias en Chile, muestran diferencias significativas en su estructura genética poblacional entre las cuencas de los ríos Limarí, Choapa, Aconcagua y Maipo, pero no al interior de cada una de ellas (Quezada-Romegialli et al. 2010). Es decir, las poblaciones de cada cuenca tienen una identidad propia. Los mismos autores encuentran resultados contrastantes entre ambas especies. Así, *T. areolatus* presenta un bajo número de inmigrantes /emigrantes dentro de cada cuenca y nulo intercambio de migrantes entre cuencas. Por el contrario, *B. microlepidotus* presenta importantes conexiones entre sitios dentro de cada cuenca y un número histórico de migrantes entre cuencas. Estas diferencias se explican por los modos de vida de ambas especies, una que habita asociada al fondo y solo vive en agua dulce, y la otra

que vive en la columna de agua tiene cierta tolerancia a la salinidad (Quezada-Romegialli *et al.* 2010). Estos resultados tienen importantes implicancias de conservación y deben ser debidamente considerados antes de tomar eventuales medidas de repoblamiento, translocación u otros, tanto a nivel intra como intercuenas.

ZONA CENTRAL. Se compone de las cuencas andinas de los ríos Aconcagua, Maipo y Rapel. Estas cuencas comparten las especies *B. microlepidotus*, *Odontesthes mauleanum* (Steindachner, 1896), *Ch. pisciculus*, *Percilia gillissi* Girard, 1855, *Percichthys trucha* (Valenciennes, 1833) y *T. areolatus*. También está presente la especie *Diplomystes incognitus* (Arratia & Quezada-Romegialli, 2017). Es una zona donde la riqueza específica de especies nativas aumenta en relación con las zonas del norte, alcanzando potencialmente la presencia de 12 especies nativas en una cuenca.

Las cuencas de los ríos Aconcagua, Maipo y Rapel están entre las que presentan el mayor número y diversidad de presiones antrópicas. Esto es consistente con la alta concentración de población y asentamientos urbanos en las regiones de Valparaíso y Metropolitana. La cuenca del río Maipo alberga el 40 % de la población de Chile y ha sido descrita como la más contaminada del país (Vega-Retter *et al.* 2014). La situación es crítica no solo de los peces, sino de toda su biodiversidad, por el alto nivel de deterioro. En estas cuencas se combinan actividades mineras, generación de hidroelectricidad, agricultura intensiva, extracción de áridos y asentamientos humanos (entre otras). Sólo en la cuenca del río Maipo el sistema de riego se compone de 634 canales, 447 embalses menores y 14 embalses mayores (Fuster 2021). La cuenca del río Aconcagua por su parte, acoge la gran minería de cobre en su parte alta, con embalses de relaves mineros, 8 centrales hidroeléctricas y una densa red de riego (1.230 canales, con 470 km de longitud en total; 51 embalses menores y 3 embalses mayores), todo lo cual ha modificado significativamente su red hidrográfica. Por último, la cuenca del río Rapel, también cuenta con las mismas actividades, pero presenta la singularidad de tener el gran y antiguo embalse Rapel en su zona baja (construido en 1968 con una capacidad de almacenamiento de 400 Hm³), lo que genera la mayor fragmentación longitudinal de todas las cuencas Andinas entre los ríos Aconcagua e Imperial (Díaz *et al.* 2019). El embalse Rapel ha recibido históricamente una alta carga de materia orgánica y nutrientes, presentando numerosos eventos de floraciones algales y mortandad de peces. Es un embalse con aguas eutróficas, presenta altas concentraciones de cobre en su columna de agua y anoxia en su zona bentónica (Vila *et al.* 2000).

Todo lo anterior, hace que estos sistemas hidrográficos

estén altamente intervenidos y degradados en sus funciones ecosistémicas. Ello ha implicado que el número y abundancia de especies nativas de peces se haya reducido significativamente. Basados en antecedentes bibliográficos, Figueroa *et al.* (2013) y Vila & Habit (2015), reportaron riquezas específicas igual a 9 especies nativas para el río Aconcagua, 11 o 12 para la cuenca del río Maipo (según los autores) y 10 o 12 para la cuenca del río Rapel. Sin embargo, los antecedentes basados en muestreos dan cuenta de una riqueza mucho menor. Zunino *et al.* (2009) en muestreos de los años 2002 y 2003, sólo encontró 5 especies nativas en el río Aconcagua y 6 en el río Maipo. Por su parte, Duarte *et al.* (1971) habían reportado 6 especies nativas en el río Maipo mientras que Muñoz (2007), muestreando los mismos sitios el año 2003 sólo encontró 4. De acuerdo a Muñoz (2007), las especies *Ch. pisciculus* y *Nematogenys inermis* (Guichenot, 1848), ya no estarían presentes en la cuenca del Maipo.

Por su parte, en muestreos de 2015 y 2016 en la cuenca del río Aconcagua, Díaz *et al.* (2023) sólo encontró la presencia de 4 especies nativas, correspondientes a *B. microlepidotus*, *Ch. pisciculus*, *O. mauleanum* y *T. areolatus*. En esta cuenca parecen haber desaparecido, o ser extremadamente raras las especies *G. maculatus*, *Mordacia lapicida* Gray, 1851 y *P. gillissi*. También resulta llamativa la ausencia de ejemplares del género *Percichthys* Girard, 1855, y de *N. inermis*. Ello indica que la fauna de peces de la cuenca del río Aconcagua se encuentra significativamente empobrecida en relación con lo esperado y a lo reportado en la literatura, principalmente en comparación a los muestreos de Dazarola (1972) y Quiroz (1999). Igualmente, Copaja *et al.* (2016b) reportan que *B. microlepidotus* ya no habita aguas abajo del embalse Rapel, donde había sido descrita hacía 15 años por Vila *et al.* (2000). Ese sector ha cambiado significativamente su geomorfología en relación a lo esperado para la zona baja de un río, debido a la operación del embalse (Habit *et al.* 2022).

Coincidentemente con el declive de las especies nativas en estos sistemas fluviales, la abundancia y dominancia de especies introducidas ha aumentado en el tiempo. Para la cuenca del río Aconcagua, Dazarola (1972) describió la presencia de 8 especies introducidas (*A. facetus*, *C. decemmaculatus*, *C. carpio*, *Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1853), *O. bonariensis*, *Salmo trutta* Linnaeus, 1758, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814) y *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758)). De acuerdo a los muestreos más actuales, a esta lista se han agregado *Ch. interruptus* y *O. mykiss* (Zunino *et al.* 2009; Díaz *et al.* 2023). Por su parte, Duarte *et al.* (1971) describieron 6 especies introducidas en la cuenca del Maipo (*C. carassius*, *C. carpio*, *G. affinis*, *Ictalurus nebulosus* (Lesueur, 1819), *O. mykiss*, *S. trutta*), a las cuales se sumaría la presencia de *Acipenser baerii* Brandt, 1869, *Acipenser transmontanus* Richardson,

1836 (Dyer 2000), *C. decemmaculatus* (Muñoz 2007) y *Jenynsia multidentata* Jenyns, 1842 (Quezada-Romegialli et al. 2009).

La invasión de especies de peces en Chile es un proceso de tal magnitud, que está provocando el aumento de la similitud composicional entre los ensambles u homogenización biótica. Habit et al. (2015) indican la existencia de 29 especies introducidas en Chile. De ellas, ninguna se ha descrito como distribuida exclusivamente en la zona norte del país y, por el contrario, 7 especies introducidas se encuentran exclusivamente asociadas a la Patagonia. La mayor proporción de especies introducidas ocurre en la zona centro-sur del país con clima de tipo mediterráneo. En ella destacan, por su amplia distribución y abundancia, la carpa común (*C. carpio*) y el pez mosquito (*G. holbrooki*). Respecto de *Gambusia*, existe controversia si la especie presente en Chile es *G. holbrooki*, *G. affinis*, o ambas (Vargas et al. 2015). Ruiz & Marchant (2004) consideran que todas las poblaciones presentes corresponden solo a *G. holbrooki*. Tanto *C. carpio* como *G. holbrooki*, en conjunto con otras menos frecuentes, pero abundantes, como *A. facetus*, *C. carassius* y *C. decemmaculatus*, son características de zonas bajas de los ríos andinos o ríos costeros, con mala calidad ambiental (Duarte et al. 1971; Prochelle & Campos 1985; Ruiz 1993).

Actualmente las especies introducidas e invasoras *O. mykiss* (trucha arcoíris), *S. trutta* (trucha café o marrón) y *G. holbrooki* (gambusia o pez mosquito) se encuentran prácticamente a lo largo de todo el país, distribución que no muestra ninguna especie nativa. Esto promueve la disminución de la diversidad beta y, por tanto, la distinción histórica de los ensambles de peces nativos (Vargas et al. 2015; Rojas et al. 2019; Castro et al. 2020). También se ha demostrado que la introducción de especies está promoviendo la homogeneización funcional, lo que constituye un riesgo para la estabilidad funcional de los sistemas dulceacuícolas (Rojas et al. 2020). La amplia distribución de un pequeño número de especies exóticas (*G. affinis*, *G. holbrooki*, *C. decemmaculatus*, *Ch. interruptus* y *J. multidentata*) que poseen rasgos funcionales comunes, como una longitud corporal pequeña (<10 cm), una forma corporal comprimida lateralmente y una dieta generalista, han contribuido a la homogeneización de los ensambles a través de la reducción de la diversidad funcional. La disminución de la singularidad taxonómica y funcional producto de la introducción de especies puede llevar a un aumento sostenido de homogeneización y por tanto, a la pérdida de la biosingularidad de los ensambles de peces dulceacuícolas chilenos (Rojas et al. 2020).

Consistentemente con la disminución de la riqueza de especies nativas y el aumento de especies introducidas, existen efectos de la contaminación de las aguas de los

ríos Aconcagua, Maipo y Rapel, los que han sido analizados utilizando distintas herramientas metodológicas. Gaete et al. (2014) analizaron la genotoxicidad de las aguas de las desembocaduras del estero Catapilco (Puchuncaví) y de los ríos Aconcagua y Maipo sobre las especies *M. cephalus* y *O. brevianalis*. Los resultados de esta investigación muestran una importante concentración de Zinc en las branquias de ambas especies, incluso más que de cobre, debido a que este último se encuentra menos biodisponible. Los mismos autores demuestran que las aguas de las tres desembocaduras generaron daños genéticos en ambas especies. Este daño fue mayor por las aguas de la desembocadura del río Maipo para ambas especies, considerándose severamente tóxico. En tanto, el daño en el río Aconcagua se clasifica como ligeramente tóxico y el del Catapilco como moderadamente tóxico (Gaete et al. 2014). Es importante notar que las desembocaduras de los ríos presentan las cargas acumuladas de todas las actividades que se desarrollan en la cuenca hidrográfica, por lo que esto es una demostración de la alta contaminación no solo por metales pesados, sino también probablemente agroquímicos, hidrocarburos y otros compuestos no estudiados que llegan a esa zona por arrastre. Por su parte, Copaja et al. (2016b) estudiaron las concentraciones de 7 metales pesados en tejidos de *B. microlepidotus* y *T. areolatus* en zonas de tributarios y salida del embalse Rapel. Los autores reportaron la presencia de Al, Cu, Fe, Mn, Pb y Zn en los órganos de ambas especies. Además, demostraron una mayor bioacumulación en órganos de *T. areolatus* que de *B. microlepidotus*. Otro resultado de esta investigación fue que el embalse Rapel actúa como un “filtro de metales”, ya que las concentraciones en el agua que sale del embalse son menores que en su entrada Copaja et al. (2016b). Si bien esta situación parece benéfica para la zona baja del río Rapel, es también alarmante por la concentración que ocurre dentro del embalse.

Vega-Retter et al. (2014) analizaron los efectos de la contaminación del agua del río Maipo sobre la genética de *B. microlepidotus*. Para ello compararon la estructura genética de poblaciones en sitios contaminados y no contaminados, no encontrando diferencias significativas tanto en los niveles de diversidad génica como en las tasas de migración. Sin embargo, al realizar un análisis de cambios históricos en la cuenca, reportan una significativa reducción del tamaño poblacional efectivo de *B. microlepidotus* y una mayor tasa de migración actual. La drástica reducción del tamaño poblacional se debería al deterioro general de la cuenca, en tanto que el incremento de la tasa de migración no parece relacionarse con el grado de contaminación (Vega-Retter et al. 2014).

ZONA CENTRO - SUR. Esta zona incluye las cuencas de los ríos andinos Mataquito, Maule, Itata y Biobío. Estos sistemas fluviales comparten las especies *B. microlepidotus*, *Brachygalaxias bullocki* (Regan 1908), *Brachygalaxias gothei* Busse, 1983, *Cheirodon galusdae* Eigenmann, 1928, *G. maculatus*, *Geotria australis* Gray, 1851, *M. lapicida*, *N. inermis*, *P. trucha*, *Percichthys melanops* Girard, 1855, *P. gillissi* y *T. areolatus*. Además, se encuentran especies tales como *D. incognitus*, *Diplomystes arratia* Muñoz-Ramírez *et al.*, 2023, *Diplomystes nahuelbutaensis* Arratia, 1987, *Bullockia maldonadoi* (Eigenmann, 1928), *Percilia irwini* Eigenmann, 1928 y *Trichomycterus chiltoni* (Eigenmann, 1920). En conjunto con la zona sur, son los ríos con mayor riqueza de especies nativas.

Los ríos Mataquito hasta Biobío se caracterizan por importantes presiones antrópicas, tales como el uso masivo de agua para riego (mediante extracción, embalsamiento y trasvase entre cuencas), generación de hidroelectricidad y alta cobertura del suelo por plantaciones forestales (*Eucalyptus globulus* Labill., 1800 y *Pinus radiata* D. Don, 1836). A ello se suman dos actividades no presentes en las cuencas ubicadas al norte, i) las industrias forestales productoras de celulosa, y ii) centrales hidroeléctricas con embalse y operación de punta ubicadas en la zona alta de la cuenca del río Biobío, lo que genera la regulación de caudal en una extensa área aguas abajo. Considerando esto, la cuenca del río Biobío es la que alberga la mayor diversidad de presiones en el país, al mismo tiempo que es la cuenca con mayor diversidad de peces nativos.

Entre las cuencas de los ríos Mataquito, Maule, Itata y Biobío se encuentran 8 de las 9 plantas productoras de celulosa del país, con una producción total de más de 4500 millones de toneladas de pulpa al año (Chiang *et al.* 2010). En relación a los efectos de los efluentes de celulosa, Karrasch *et al.* (2006) establecen que los principales impactos sobre la calidad físico-química del agua se manifiestan en un incremento de la conductividad, contaminación por nitratos, nitritos y fósforo reactivo soluble, además de la incorporación de taninos y lignina, y una acumulación de materia orgánica e inorgánica suspendida. Los efectos que esto tiene sobre los peces en ríos chilenos han sido resumidos por Barra *et al.* (2021) y Valdovinos & Claros (2021). De acuerdo con Barra *et al.* (2021) tanto los efluentes de celulosa, independientemente del tipo de tratamiento, como los efluentes de plantas de tratamiento de aguas servidas, generan efectos endocrinos similares en los peces. Se han estudiado estos efectos principalmente utilizando la trucha arcoíris (*O. mykiss*) como especie modelo. Las evidencias científicas, especialmente en la cuenca del río Biobío, muestran que los extractos de efluentes de celulosa son estrogénicos para hembras y machos (Orrego

et al. 2010; Chiang *et al.* 2015). Los efectos descritos para *O. mykiss* corresponden principalmente a (i) inducción de la maduración gonadal y aumento de niveles de vitelogenina en peces expuestos a sedimentos contaminados con efluentes de celulosa (Orrego *et al.* 2006), (ii) variación en índices reproductivos y maduración prematura de gónadas femeninas en individuos mantenidos en jaulas aguas abajo del vertido de efluentes de celulosa (Orrego *et al.* 2006), (iii) características gonadales intersexuales en machos, es decir, testículos con oocitos en distintos estados de maduración. En este caso, los efluentes de celulosa provenientes de producción basada en *Eucalyptus* presentan mayores efectos disruptivos que los basados en *Pinus* (Chiang *et al.* 2015).

Más recientemente se han estudiado efectos endocrinos y fisiológicos en las especies nativas *P. gillissi* y *T. areolatus* en la cuenca del río Itata (Chiang *et al.* 2011), *P. irwini* y *T. areolatus* en la cuenca del Biobío (Orrego *et al.* 2019) y efectos fisiológicos integrados sobre *P. irwini* en la cuenca del Biobío (Quiroz-Jara *et al.* 2021). Todos estos estudios muestran resultados similares a lo encontrado en trucha arcoíris, es decir, disrupción endocrina, aumento de los tamaños gonadales y aumento de lesiones histopatológicas. Estos efectos aumentan desde la zona alta en la cuenca del río Biobío, con baja intervención antrópica, hacia aguas abajo, donde se concentran los efectos de todas las actividades de la cuenca (Quiroz-Jara *et al.* 2021). Las implicancias poblacionales de estos efectos no han sido claramente evidenciadas, sin embargo, Aedo *et al.* (2009) ya habían demostrado la reducción de la tasa de crecimiento de *P. irwini* en el río Biobío en zonas afectadas por este tipo de estresores.

Además de la producción de celulosa, entre la cuenca del río Maule y la del río Biobío, se generan 4,5 GW de hidroelectricidad (24 centrales en el Maule con una potencia total igual a 1,5 GW y 25 en el Biobío con 3,04 GW), correspondiente al 68,2 % del potencial instalado en el país (Potencial Hidroeléctrico de Chile, 2015). Coincidentemente con ello, estas cuencas hidrográficas albergan las más altas riquezas de especies de peces nativos del país, con un total de 19 especies en la cuenca del río Biobío. Actualmente existen más de 173 centrales hidroeléctricas en el país, con una potencia instalada de alrededor de 7,25 GW, lo que aporta aproximadamente el 24 % de la matriz eléctrica de Chile (Coordinador Eléctrico Nacional, 2023b). Esta capacidad instalada se divide en un 10 % en centrales de embalse, 11 % en centrales de pasada y 3 % en pequeñas centrales de pasada (Coordinador Eléctrico Nacional, 2023a). Más del 95 % de las centrales hidroeléctricas en operación se encuentran en la zona centro-sur de Chile entre los ríos Aconcagua y Biobío. Se ha estimado que el potencial hidroeléctrico aún no aprovechado en Chile central equivale a 15,9 GW, los que

para ser explotados requerirán alrededor de 1000 nuevas centrales <50 MW (Ministerio de Energía, 2016). Además, se estima que en la región de Aysén el potencial alcanza a los 6,8 GW (Ministerio de Energía, 2016). Estos antecedentes demuestran que la generación hidroeléctrica seguirá siendo una de las presiones ambientales más importantes para la biodiversidad acuática. De hecho, Fierro *et al.* (2019) en un análisis sistemático de bibliografía y consulta a expertos reconocen a la hidroelectricidad como la principal amenaza para el grupo de los peces. Sus impactos se analizan a continuación.

La construcción y operación de centrales hidroeléctricas implican intervenciones en los ecosistemas fluviales que provocan cambios según el tipo de central (con y sin embalse) y el tipo de operación (de pasada o de generación de punta, Couto & Olden 2018): (i) La mayor parte de las centrales hidroeléctricas (y embalses de riego) generan la interrupción del libre desplazamiento de la biota acuática, debido a la presencia de una barrera en el río, la cual provoca la falta de conectividad entre individuos que quedan ubicados aguas arriba y aguas abajo de la barrera. Estas barreras pueden ser de baja altura (*low-head dams*; <5 m) y permitir el paso de peces de alta capacidad de nado (e.g. salmónidos), o muros de grandes dimensiones (> 50 m de altura), las cuales son barreras impenetrables. (ii) En el caso de centrales con embalse o embalses de riego, se produce la pérdida de un tramo fluvial por un nuevo sistema de características lénticas (más similares a un lago); (iii) Dependiendo de la distancia de la restitución del agua turbinada al río, se genera la pérdida o reducción del hábitat disponible aguas abajo de la represa. Si son tramos largos (varios kilómetros), el río queda sometido a un caudal ambiental (caudal determinado a través de Sistema de Evaluación de Impacto Ambiental para “mantener la cantidad y calidad de agua suficiente para sostener el ecosistema y las actividades humanas”); (iv) Las centrales con operación de punta o *hydropeaking*, generan fluctuaciones intra-diarias de caudal aguas abajo de la restitución, lo que puede manifestarse por varios kilómetros aguas abajo.

Respecto de la interrupción del libre desplazamiento, las especies que se ven primeramente afectadas por la fragmentación del río son las migratorias, debido a que ven interrumpidas sus rutas migratorias. En Chile, las especies diádromas corresponden a las lampreas *G. australis* y *M. lapicida* (Baker *et al.* 2017; Miller *et al.* 2021), a los galáxidos *Aplochiton taeniatus* Jenyns, 1842, *Aplochiton marinus* Eigenmann, 1928 (Alò *et al.* 2019) y *G. maculatus* (Górski *et al.* 2018; Ramírez-Álvarez *et al.* 2022). Efectivamente, Díaz *et al.* (2021) demostraron que entre el río Aconcagua (34°S) y el río Imperial (39°S) *G. australis* está ausente en las cuencas altamente fragmentadas, en tanto que actualmente

G. maculatus, es una especie muy rara en ellas. En ese rango latitudinal, las cuencas con mayor nivel de fragmentación, en orden de mayor a menor, corresponden a los ríos Rapel, Biobío, Maipo y Maule (Díaz *et al.* 2019).

Las especies no migratorias o residentes, y una alta proporción de las nativas de pequeño tamaño cuando adultos (< 150 mm cuando adultos; Vila *et al.* (1999a)), son denominadas “especies no deportivas” (*non-sport fishes*, Link & Habit 2015). Aun cuando no son migratorias, igualmente realizan desplazamientos al interior de las redes hídricas, o intracuenca. Tales desplazamientos están asociadas al ciclo de vida (e.g. búsqueda de refugio y alimento o de sitios de reproducción y crianza), o a desplazamientos pasivos durante las crecidas (arrastre de individuos aguas abajo). Varios trabajos han demostrado que los peces nativos chilenos de pequeño tamaño se desplazan ampliamente dentro de la cuenca que habitan. Por ejemplo, Piedra *et al.* (2012) describieron desplazamientos pasivos de hasta 40 km de *G. maculatus*, luego de lo cual los individuos se encontraron en buen estado. En tanto, Ramírez-Álvarez *et al.* (2022) reportaron movimiento de hasta 149 km aguas arriba de la misma especie. Igualmente, los peces nativos se desplazan entre riberas de ríos de > 60 m de ancho (e.g. *A. taeniatus*), en el sentido de la corriente (e.g. *Galaxias platei* Steindachner, 1898, *G. maculatus*, *P. gillissi*) y en contra del sentido de la corriente (*G. maculatus*, Piedra *et al.* 2012). Por su parte, *Diplomystes camposensis* Arratia, 1987 de tallas entre 16 y 22 cm presentan un ámbito de hogar lineal promedio de 387.4 m, es decir, necesitan largos tramos dentro de la red hídrica donde desarrollar su ciclo de vida (Oyanedel *et al.* 2018). Otro ejemplo es la especie endémica de la cuenca del río Biobío, *P. irwini*, de talla máxima de 9 cm cuando adulto, la cual presenta movimientos preferentemente en contra de la corriente de hasta 30 km (un mismo individuo, Vivancos *et al.* 2021). Esta gran capacidad de desplazamiento explica la fuerte fragmentación poblacional que ha experimentado *P. irwini* producto de la presencia de las tres grandes centrales hidroeléctricas del curso principal del río Biobío (Ralco, Pangué y Angostura; Valenzuela-Aguayo *et al.* 2020). Esta fragmentación se manifiesta en la pérdida de diversidad genética, disminución de tamaños poblacionales y pérdida de poblaciones en tramos ubicados entre represas (Valenzuela-Aguayo *et al.* 2020).

La fragmentación de los ríos debido a la presencia de barreras también tiene repercusiones a nivel de los ensamblajes, tanto en su diversidad alfa como en su diversidad beta. Los principales efectos descritos son la disminución del número y diversidad de especies de peces en hábitats de pozas, donde habitan aquellas con mayor capacidad de desplazamiento (Díaz *et al.* 2023). A su vez, se ha detectado que para la

mantención de la diversidad de peces nativos dentro de las cuencas fragmentadas es importante mantener largos tramos de ríos sin barreras (Díaz *et al.* 2021). Por último, estos estudios también han alertado que la existencia de barreras en cascada lleva a la pérdida de la diversidad de peces (Díaz *et al.* 2023).

En cuanto al cambio de tramos de ríos (ecosistemas lóticos) a un ambiente de embalse (ecosistema léntico), el principal efecto es el cambio de la composición específica en el tramo del río embalsado, en su entorno aguas arriba y en tributarios que entran a la zona embalsada. Generalmente, los embalses se construyen en zonas ritrales donde la fauna de peces nativa está constituida típicamente por especies bentónicas tales como los bagres (principalmente *T. areolatus* y *Diplomystes* spp.) o bentonectónicas como las carmelitas (*P. gillissi* y *P. irwini*). Una vez que el ecosistema ritral es reemplazado por el embalse, la fauna de peces cambia rápidamente (unos pocos años) por especies adaptadas a condiciones de columna de agua (o necton) como los salmónidos introducidos (*O. mykiss* y *S. trutta*), los pejerreyes (*B. microlepidotus*) y las percas (*P. trucha*). En embalses donde el nivel no fluctúa diariamente (embalses de centrales sin *hydropeaking*), es posible encontrar carmelitas en la zona litoral, pero los bagres bentónicos se pierden por completo del tramo embalsado. En aquellos embalses con fuertes fluctuaciones de nivel (e.g. Ralco en el río Biobío), la zona litoral no es apropiada para la postura de huevos y crianza de larvas, por lo que solo se mantienen las especies que se pueden desplazar a los tributarios a reproducirse (generalmente truchas).

En relación a centrales hidroeléctricas que dejan tramos de ríos sometidos a caudal mínimo, Habit *et al.* (2007) estudiaron el caso en una central hidroeléctrica que deja tramos de varios kilómetros sometidos a caudal ambiental de dos ríos (ríos Laja y Rucúe en la cuenca del río Biobío). Estos autores demostraron que ocurrieron importantes cambios comunitarios, los que fueron mejor resistidos por el ensamble de peces que habitaba el río no alterado previamente (río Rucúe) que el río Laja, regulado por más de 40 años. Igualmente, Habit *et al.* (2007) demostraron que las especies que más redujeron sus abundancias fueron aquellas que utilizan la columna de agua (principalmente truchas y *P. irwini*), en tanto que los bagres de hábitos bentónicos (*D. nahuelbutaensis* y *T. areolatus*) no mostraron cambios significativos en sus abundancias en el periodo de tiempo del estudio. En este sentido, los impactos son opuestos a los de la formación de un embalse.

Por último, las centrales con operación de punta o *hydropeaking* generan fuertes fluctuaciones intra-diarias aguas abajo del muro, con magnitudes de cambios dentro de un día entre una situación de verano a una de invierno. García *et al.* (2011) demostraron que esta enorme variabilidad intra-

diaria de caudales se manifiesta en el río Biobío hasta 100 km aguas abajo de la represa Pangué. Tales variaciones de caudal implican cambios significativos en la disponibilidad y distribución de los hábitats óptimos para las 8 especies nativas que habitan en el tramo del río estudiado (sector de Negrete). Posteriormente, García (2012) determinó que los picos de caudal generados por la regulación hidroeléctrica también alteran la disponibilidad de macroinvertebrados bentónicos de los cuales se alimentan los peces, así como los patrones de movimiento de individuos juveniles de *P. irwini*. De hecho, la fauna de macroinvertebrados cambia significativamente en esos tramos sujetos a fuertes fluctuaciones de caudal, quedando dominados por caracoles y no por insectos que son la principal fuente de alimentación de los peces (Elgueta-Herrera *et al.* 2021).

Por su parte, la actividad de riego mediante canales que extraen directamente el agua desde el río, genera impactos sobre la fauna nativa de peces tales como (i) el ingreso de peces a canales de riego que colonizan de manera artificial otros ríos de la misma cuenca u otras cuencas hidrográficas en el caso de canales intercuenas, (ii) mortalidad de individuos en el río una vez que se abren las compuertas del canal y (iii) mortalidad dentro de los canales una vez que los canales se cierran y secan (Habit & Parra 2001). Especies endémicas y en peligro de extinción del género *Diplomystes* Bleeker, 1858, hacen uso de canales de riego como nuevos hábitats, y se ha demostrado que pueden pasar de una cuenca a otra a través de estos ambientes artificiales (Muñoz-Ramírez *et al.* 2015). Estos autores demostraron que individuos de *Diplomystes* cf. *chilensis* (actualmente *Diplomystes incognitus*) de las cuencas de los ríos Rapel y Mataquito realizan migraciones a través del canal de riego Teno-Chimbarongo, el cual trasvasa aguas entre ambas cuencas. Es decir, esta obra permite que poblaciones separadas hace miles de años se crucen, generando la pérdida de su identidad genética. De igual manera, el canal de riego Zañartu que comunica la cuenca del río Biobío (río Laja) con la del Itata (río Huépil), parece estar facilitando a la hibridación de las especies hermanas *P. irwini* y *P. gillissi* (Valenzuela-Aguayo *et al.* 2022).

Como se ha descrito, muchos de estos efectos ocurren simultáneamente dentro de una misma cuenca hidrográfica, sin embargo, los efectos acumulativos y sinérgicos sobre la fauna de peces han sido muy escasamente estudiados en Chile. Habit *et al.* (2006, 2020) han mostrado cambios drásticos en la fauna de peces nativos de la cuenca del Biobío en los últimos 15 y 30 años, respectivamente. Tales cambios se manifiestan principalmente en: (i) aumento en la distribución y abundancia en la zona media del río de especies invasoras como *C. carpio* y *G. holbrooki*; en particular, *G. holbrooki* es una especie que muestra efectos nefastos sobre la ictiofauna local,

tendiendo a desplazar y reemplazar a especies nativas como *B. bullocki* y *G. maculatus* en ríos de la zona centro-sur de Chile (Habit et al. 2006, 2010). Igualmente, es posible que especies de ciprínidos como las carpas u otras utilizadas en acuarismo, hayan introducido la infección del copépodo conocido como “gusano ancla” (*Lernaea* sp.) el que infecta preferentemente especies nativas como *Ch. galusdae* y *P. trucha*; (ii) la pérdida local de especies como *B. bullocki*, *P. melanops*, *G. australis* y *N. inermis*. Algunas de estas especies se encuentran actualmente solo restringidas a algunos pequeños tributarios; (iii) pérdida del patrón natural de incremento de la riqueza y abundancia de especies nativas en el sentido de la corriente. Los mismos efectos fueron demostrados por Orrego et al. (2008) en el río Chillán, una cuenca altamente intervenida por agricultura y urbanización en su zona baja. Adicionalmente, Orrego et al. (2008) demostraron un incremento de la actividad de la enzima hepática EROD (ethoxyresorufin-O-deethylase) en *T. areolatus* en la zona urbanizada del río, lo que evidencia efectos debidos a contaminación. Adicionalmente, Fierro et al. (2017) reportaron cambios significativos en la composición y estructura de ensambles de peces en cuencas de la zona mediterránea con uso de suelo agrícola versus aquellas con bosque nativo. Los cambios más notorios fueron la pérdida de ejemplares de *D. nahuelbutaensis* y el incremento significativo de *G. holbrooki* en cuencas agrícolas. En resumen, los estresores múltiples en una cuenca resultan en cambios en niveles superiores de organización biológica como son las ensambles y comunidades. Tales cambios representan efectos acumulados y sinérgicos de las diferentes actividades que se desarrollan en ella.

ZONA SUR. Esta zona está compuesta por las cuencas andinas de los ríos Imperial, Toltén, Valdivia, Bueno, Maullín y Petrohué. Estos sistemas comparten especies como *B. microlepidotus*, *B. bullocki*, *G. maculatus*, *G. australis*, *M. lapicida*, *P. trucha*, *P. gillissi* y *T. areolatus*. Además, se encuentran especies tales como *D. nahuelbutaensis*, *Diplomystes camposensis* Arratia, 1987, *Diplomystes habitae* Muñoz-Ramírez et al., 2023, *Cheirodon australe* Eigenmann, 1928, y comienza el rango de distribución de *Hatcheria macraei* (Girard, 1855), *G. platei* y de las especies del género *Aplochiton* (con la excepción de *Aplochiton zebra* Jenyns, 1842 que fue descrita para los lagos Icalma y Galletué que pertenecen a la cuenca del río Biobío por Campos et al. 1993). Por último, se encuentran especies que presentan un rango de distribución acotado dentro de esta zona y que son consideradas especies raras como *Galaxias globiceps* Eigenmann, 1928, la cual se encuentra en un tributario del río Maullín (y algunos ríos de Chiloé) y *Cheirodon kiliani* Campos, 1982 que habita en el río Calle Calle (Murillo & Ruiz 2002; Soto et al. 2018, Rojas et al. 2021).

Las cuencas de los ríos Imperial, Toltén, Valdivia, Bueno, Maullín y Petrohué corresponden a una zona de amenaza diferente, ya que las presiones antrópicas sobre ellos son de menor magnitud y diversidad que en las cuencas del norte. Estos ríos, a excepción del río Valdivia, no albergan industrias forestales y el desarrollo hidroeléctrico es aun significativamente menor. También, con excepción de la cuenca del río Valdivia, existe menos información de su fauna nativa de peces. Interesantemente, la existencia de un importante cuerpo de información sobre la fauna de peces del río Valdivia se debe a la existencia de una planta de celulosa y a proyectos de centrales hidroeléctricas. En esta zona, el ecosistema del humedal del río Cruces, principal tributario del río Valdivia, presentó un cambio de régimen de aguas claras, dominado por la macrófita introducida *Egeria densa* Planch, 1849, a aguas turbias, con ausencia de macrófitas, durante abril-mayo del 2004 (Marín et al. 2014). De acuerdo a datos de Habit (no publicados), la ictiofauna actual del humedal está dominada en número por *G. holbrooki* y *Ch. australe*, con la presencia de *B. microlepidotus*, *B. bullocki*, *C. carpio*, *G. australis*, *O. mykiss*, *P. gillissi* y *P. trucha*. En la misma cuenca del río Valdivia, se ha verificado la presencia de la especie introducida *T. tinca*, para la cual existían registros más al norte en el país (Habit et al. datos no publicados). Una de las características relevantes de los ríos de esta zona es que albergan todos los galáxidos descritos para Chile, estando presentes todas las especies de los géneros *Aplochiton*, *Brachygalaxias* y *Galaxias*. Por ello, los ríos Valdivia y Maullín han sido propuesto como sitios prioritarios para la conservación de galáxidos en Chile (Habit et al. 2010).

Una mención especial merece la presencia, abundancia y asilvestramiento del salmón chinook (*Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792)) en estos ríos (Correa & Gross 2008; Rossi et al. 2012; Correa & Moran 2017; Figueroa-Muñoz et al. 2023). Las actuales corridas masivas de este salmón anádromo y semélparo en ríos como el Petrohué, Valdivia y Toltén han generado no solo un problema ecológico, sino también social y económico (Cid-Aguayo et al. 2021). Respecto del salmón chinook, se identifican distintos actores, varios con intereses contrapuestos entre ellos: (i) pescadores artesanales que desean hacer pesquería de esta especie en el mar y estuarios; (ii) pescadores recreativos que desean mantener las corridas del salmón como actividad turística (aunque también existen quienes no los desean por sus eventuales impactos sobre las truchas); (iii) empresarios salmoneros que no desean la legalización de la pesca de la especie por temor a robos en las balsas jaulas, y (iv) científicos y ecologistas que advierten de los impactos negativos que puede generar esta especie en ecosistemas oligotróficos no adaptados a recibir una enorme biomasa de origen marino que

se descompone en sus cabeceras luego de que los salmones oviponen y mueren (Soto *et al.* 2007; Arismendi & Soto 2012). Además, sus juveniles, que viven uno o dos años en los ríos, se alimentan directamente de peces nativos (Ibarra *et al.* 2011). Sin duda, esto plantea el desafío de articular distintos niveles de gobernanza (Cid-Aguayo *et al.* 2021). Desde la perspectiva de la conservación, la mejor opción es tratar de reducir las poblaciones de chinook en ecosistemas acuáticos continentales.

La salmicultura es una fuerte amenaza en ríos y lagos desde esta zona del país hacia el sur, aun cuando se desarrolla desde la Región del Biobío, en menor proporción (Figuroa *et al.* 2017; Quiñones *et al.* 2019). En agua dulce, la salmicultura consiste en criar las etapas tempranas, desde huevos a smolts. Durante las últimas décadas se utilizaron preferentemente los lagos para la smoltificación, llegando a producirse el 90% de los smolts en balsas ubicadas en lagos (Quiñones *et al.* 2019). Tal producción generó aportes significativos de nutrientes, antibióticos (e.g. cloranfenicol y oxitetraciclina para prevenir infecciones; Quiñones *et al.*, 2019) y otros químicos (e.g. NaCl para prevenir y controlar ectoparásitos; Quiñones *et al.* 2019), además de la introducción de especies invasoras (León-Muñoz *et al.* 2017). Por ejemplo, se demostró que en el lago Rupanco las concentraciones de nitrógeno en sedimentos variaban de 37 mg/kg en áreas casi prístinas y sin salmicultura, a 6400 mg/kg en áreas dominadas por la presencia de cultivos de salmones y uso del suelo de agricultura y pastizales (León-Muñoz *et al.*, 2013). Más recientemente, ha existido una fuerte presión para sacar la salmicultura de lagos y llevarlos a sistemas en tierra. Tales sistemas han demostrado igualmente tener importantes impactos ambientales en los ecosistemas de ríos que reciben sus efluentes. Por ejemplo, Figuroa *et al.* (2017) describieron un incremento significativo de la conductividad y salinidad, al igual que una reducción de oxígeno disuelto aguas abajo de la descarga de efluentes de salmicultura en tierra, en ríos de la cuenca del Biobío. También demostraron cambios en los contenidos de carbono orgánico total y de especies bentónicas, traduciéndose en un cambio a nivel ecosistémico (Figuroa *et al.* 2017). Por su parte, Kamjunke *et al.* (2017) caracterizaron la materia orgánica disuelta a nivel molecular y su degradación bacteriana aguas arriba y abajo de efluentes de producción de salmones en tierra en sistemas acuáticos de la Araucanía y Los Lagos. Dichos autores encontraron que el biovolumen de algas bentónicas disminuía y el biovolumen y producción bacteriana aumentaba aguas abajo de los efluentes (Kamjunke *et al.* 2017). Al igual que Figuroa *et al.* (2017) concluyeron que aguas abajo de estos efluentes, el ecosistema fluvial cambia, en este caso, a un estado más heterotrófico.

Además de lo ya descrito, la salmicultura tiene un evidente impacto al aumentar el número de ejemplares de salmónidos al medio natural. Primero, Arismendi *et al.* (2009) sugirieron que el aumento en la abundancia relativa de salmónidos de vida libre en la zona sur de Chile se debía al aumento de ejemplares potencialmente escapados desde centros de cultivo. Luego, Consuegra *et al.* (2011) analizando la diversidad genética de trucha arcoíris en ríos de la cuenca del río Bueno y la isla de Chiloé, estimaron que el 80% de los ríos estudiados presentaban truchas escapadas desde centros de cultivos, las que representaban, al menos, el 16% del total de truchas de vida libre muestreadas. Los efectos de estos salmónidos de vida libre se analizan más adelante, para la Zona de Patagonia.

ZONA DE CUENCAS COSTERAS. Corresponde a cuencas cuyo origen está en la Cordillera de la Costa, como por ejemplo los ríos Marga Marga, Yali, Loanco, Andalién, Cruz de Piedra, Carampangue, Lebu, Paicaví, Lleu-Lleu, Budi, Queule, Lingue, Chaihuín, Colún, Hueyelhue, Manquemapu y Llico. Estos sistemas, de menor envergadura, comparten especies como *B. microlepidotus*, *B. bullocki*, *B. maldonadoi*, *G. maculatus*, *G. australis*, *M. lapicida*, *N. inermis*, *O. mauleanum*, *P. trucha*, *P. gillissi* y *T. areolatus*.

Estas cuencas son de alto valor de conservación debido a la presencia de bosque frío lluvioso, valioso por sus endemismos a nivel mundial (Smith-Ramírez 2004). En cuanto a su fauna nativa de peces, son ríos que albergan ensambles de alta riqueza en relación al tamaño de la cuenca (hasta 16 especies en una cuenca), con especies sensibles como *B. maldonadoi*, *M. lapicida*, *N. inermis* y *P. melanops*, entre otras (Habit & Victoriano 2005). Recientemente, se encontraron además ejemplares de *D. arratiae* en los ríos Laraquete y Carampangue, cuencas de la cordillera de la Costa de Nahuelbuta, hallazgo relevante ya que se consideraba que esta especie sólo habitaba cuencas de origen Andino (Muñoz-Ramírez *et al.* 2020; Muñoz-Ramírez *et al.* 2023). Igualmente, se encontró que estas poblaciones son suficientemente diferentes a las que habitan en los ríos Andinos y, por lo tanto, deben ser consideradas una unidad de manejo distinta (Muñoz-Ramírez *et al.* 2020). Adicionalmente, la especie *A. zebra* ha sido recientemente capturada en ríos afluentes de la cuenca del río Paicaví (Habit *et al.* datos no publicados). Esto constituye un nuevo registro que amplía su área de distribución en cuencas costeras, ya que sólo había sido registrada en el río Tirúa (Habit *et al.* 2010).

Las amenazas en estas cuencas costeras también son múltiples, siendo la más severa el cambio del uso del suelo de bosque nativo por agricultura y silvicultura. Actualmente, una de las mayores preocupaciones son los incendios forestales de gran magnitud, como los ocurridos en enero y febrero de 2017

y 2023. Los efectos de estos incendios sobre los ecosistemas acuáticos no han sido debidamente evaluados, pero se espera que tengan consecuencias nefastas debido al incremento de ingreso de sólidos y materia orgánica a los sistemas fluviales. Por otra parte, muchos de estos ecosistemas fluviales han quedado inmersos en zonas urbanas, donde su geomorfología es severamente alterada. El dragado, rectificación y canalización son prácticas comunes en ríos urbanos de Chile, lo cual en general se realiza para evitar inundaciones de las poblaciones que se establecen en las planicies naturales de inundación de los ríos. Ortiz-Sandoval *et al.* (2009) mostraron que el dragado y posterior canalización del río Andalién en la zona urbana de Concepción implicó la pérdida de especies endémicas y sensibles como *M. lapicida* y *N. inermis*. De las 16 especies nativas originalmente descritas para esta cuenca, actualmente sólo se encuentran 9, y en la zona urbana la especie más abundante es *G. holbrooki* (Moraga *et al.* 2022). A pesar de la alta pérdida de especies en la zona urbanizada, Moraga *et al.* (2022) establecen que los cambios más severos en la fauna de peces se han producido en la zona media de la cuenca del río Andalién, sujeta a una larga historia de uso intensivo del suelo, primero para agricultura y luego para plantaciones forestales.

ISLA DE CHILOÉ. Incluye todas las cuencas hidrográficas de la isla. Presenta una fauna de peces similar a las cuencas costeras del centro-sur, con la diferencia que no están presentes *Percichthys* y *Percilia* Girard, 1855, y con la presencia de todas las especies de galáxidos (a excepción de *B. gothei*). En total, es posible encontrar hasta 11 especies de peces nativos en esta zona.

Estas cuencas presentan ríos cortos con aguas con altos contenidos de ácidos húmicos y numerosos lagos. La fauna nativa de peces se compone principalmente de galáxidos, incluido *G. globiceps*, más las especies, *B. microlepidotus*, *Ch. australe* y *T. areolatus*. Esta fauna es singular por su largo tiempo de aislamiento del continente y se encuentra principalmente sometida a presiones debidas al cambio de uso del suelo y acuicultura, mucha de ella desarrollada directamente en los lagos (e.g. lago Natri). Los efectos de la acuicultura y salmónidos en Chiloé han sido estudiados por (Young *et al.* 2009, 2010; Consuegra *et al.* 2011; Vanhaecke *et al.* 2012a, 2012b). Los efectos de la acuicultura se analizaron en la Zona Sur, y los efectos de los salmónidos como especies introducidas e invasoras se discuten más adelante.

ZONA DE PATAGONIA NORTE. Esta zona corresponde a las cuencas de los ríos Puelo, Yelcho, Palena, Cisnes, Aysén, Baker, Pascua y Cuervo. En estas cuencas la composición específica de peces cambia en relación a las del norte, compartiendo especies

tales como *A. zebra*, *A. taeniatus*, *A. marinus*, *G. maculatus*, *G. platei*, *H. macraei* y *G. australis*. En la cuenca del río Baker, se suma la presencia de *Diplomystes mesembrinus* Ringuelet, 1982, *Odontesthes hatcheri* (Eigenmann, 1909) y *P. trucha*. Por su singular historia geológica, la cuenca del río Baker alcanza una riqueza de 10 especies nativas, es decir, alberga a todas las especies nativas descritas para la Patagonia chilena.

Estas cuencas se caracterizan por mantener condiciones más cercanas a la naturalidad. Dichas características las hace ser uno de los sitios de alto valor para la conservación de la biodiversidad a nivel mundial (Brooks *et al.* 2006; Habit & Cussac, 2016) y hábitat de especies singulares como los galáxidos (Cussac *et al.* 2020). En los ecosistemas fluviales, la condición de naturalidad se manifiesta principalmente en la mantención de un régimen de caudal inalterado, lo cual implica un funcionamiento ecosistémico natural en todas las demás variables que dependen de él, tales como, el régimen de sedimentos, de temperatura y de material leñoso grueso. A pesar de estas características físicas de alta naturalidad, la fauna de peces de la Patagonia enfrenta como amenaza severa la invasión de salmónidos. Las especies de salmónidos provocan efectos nocivos sobre la fauna nativa y sobre los ecosistemas que invaden. Es así que las especies más comunes en Chile (*O. mykiss* y *S. trutta*) han sido clasificadas entre las “100 especies invasoras más dañinas del planeta” (Global Invasive Species Database 2023; http://www.iucngisd.org/gisd/100_worst.php). Además, la trucha arcoíris ha sido descrita en Chile como una de las 25 peores especies exóticas invasoras (Ministerio del Medio Ambiente 2023; <https://especies-exoticas.mma.gob.cl/el-problema-de-eei-en-chile/>). Las truchas arcoíris y café fueron introducidas numerosas veces en aguas continentales de Chile desde fines del siglo XIX (Basulto, 2003). Ambas han sido extremadamente exitosas, estableciéndose en ríos y lagos a lo largo de todo el país y siendo actualmente dominantes en las zonas altas de los ríos de Chile y en toda la Patagonia (Soto *et al.* 2006; Habit *et al.* 2012, 2015; Lobos *et al.* 2020). Estas especies de truchas están actualmente “asilvestradas” o “naturalizadas”, es decir, conforman poblaciones capaces de reproducirse y mantenerse por sí solas, sin necesidad de sembrar o repoblar individuos.

Entre los años 70' y 90', los esfuerzos de introducción de salmónidos cambiaron en Chile a proyectos de cultivo que se enfocaron en el establecimiento de poblaciones silvestres de salmón chinook (*O. tshawytscha*) en la isla de Chiloé y en el río Prat, salmón coho (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792)), además de las especies *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856) y *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) en Aysén (Basulto 2003). Aunque ninguno de esos esfuerzos tuvo éxito comercial, permitieron la

introducción del salmón chinook que estableció poblaciones autosustentables. Actualmente continúa colonizando los ríos de la mayoría de las cuencas de Patagonia y zona sur de Chile (Soto *et al.* 2007; Correa & Gross 2008; Ibarra *et al.* 2011; Riva Rossi *et al.* 2012). Las evidencias más recientes, confirman que también el salmón coho logró establecer poblaciones autosustentables en lagos y estuarios de los fiordos en el sur de la Patagonia (Górski *et al.* 2017; Maldonado-Márquez *et al.* 2020). Las demás especies de salmónidos introducidos, al parecer, fueron menos exitosas y hasta el momento no han logrado establecer poblaciones autosustentables (Arismendi *et al.* 2014). Sin embargo, podrían llegar a hacerlo dado el continuo aporte de nuevos individuos a través de los escapes desde las salmoneras (Soto *et al.* 2001; Consuegra *et al.* 2011). Dichos escapes se han convertido en la principal fuente de propágulo para la invasión de salmónidos en Patagonia, pudiendo llegar a un millón de ejemplares escapados al año (Sepúlveda *et al.* 2013). La magnitud de estas fugas se relaciona directamente con la producción de salmónidos, la cual tiende a aumentar cada año y está dominada por las especies de salmón del Atlántico (*S. salar*), trucha arcoíris (*O. mykiss*) y salmón coho (*O. kisutch*) (Arismendi *et al.* 2014). Con la proyección de crecimiento de la industria salmonera, principalmente hacia la zona magallánica, y sin las medidas efectivas que eviten los escapes, se prevé que podrían llegar a ser en un futuro cercano 4,4 millones de individuos escapados al año (Niklitschek *et al.* 2013; Soto *et al.* 2019).

Los impactos negativos que generan los salmónidos en los ecosistemas invadidos han sido ampliamente estudiados, reconociéndose sus efectos perjudiciales en distintos niveles de organización ecológica. Los principales mecanismos de interferencias negativas de salmónidos sobre peces nativos son debidos a: (i) Efectos por depredación: los salmónidos, una vez que alcanzan una talla mínima (que puede ser tan pequeña como 8,5 cm en el caso de chinook), se alimentan directamente de peces nativos, principalmente galáxidos (Ibarra *et al.* 2011). Los galáxidos han sido denominados especies “evolutivamente ingenuas” *sensu* Cox & Lima (2006), dado que, al evolucionar en ausencia de depredadores como las truchas, no presentan comportamientos eficaces para reducir o evitar la depredación. Así, por consumo directo, los salmónidos pueden reducir significativamente la abundancia de peces nativos (Ibarra *et al.* 2011; Arismendi *et al.* 2012; Elgueta-Herrera *et al.* 2013; Ortiz-Sandoval *et al.* 2017; Manosalva *et al.* 2021). (ii) Efecto por competencia: además de ser depredadores, los salmónidos se alimentan de las mismas presas que consumen los peces nativos, principalmente macroinvertebrados bentónicos. En los ecosistemas donde la productividad de macroinvertebrados es suficiente para sustentar poblaciones de salmónidos y peces nativos, no

se produce competencia por alimento. Sin embargo, si el alimento es escaso, las truchas y salmones, que son más voraces y agresivos que los peces nativos, los desplazan a hábitats de menor calidad. El resultado es que los nativos deben alimentarse de presas que les son energéticamente menos beneficiosas y por tanto su tasa de crecimiento individual se reduce (Correa *et al.* 2012; Elgueta-Herrera *et al.* 2013; Belk *et al.* 2014; Ortiz-Sandoval *et al.* 2017, Pérez *et al.* 2021). (iii) Efecto cascada: independiente de la abundancia de alimento en los ríos y lagos, las truchas y salmones tienen tasas de consumo de alimento significativamente mayores que los peces nativos, por lo que la reducción de biomasa de macroinvertebrados es mayor en sistemas con salmónidos que en aquellos donde solo habitan peces nativos. Se ha evidenciado que al disminuir significativamente la abundancia de macroinvertebrados, las algas proliferan por falta de control biológico por forrajeo. Ello fomenta la proliferación de algas filamentosas incluso en ambientes donde los nutrientes son escasos. Indirectamente, este cambio también afecta a los peces nativos, ya que no solo pierden su fuente de alimento (macroinvertebrados), sino que las algas ocupan los intersticios entre el sustrato, reduciendo el hábitat de refugio y puesta de huevos (Young *et al.* 2009; Correa *et al.* 2012; Ortiz-Sandoval *et al.* 2017). (iv) Efectos ecosistémicos: las especies de salmones como coho y chinook representan otra amenaza debido a su migración reproductiva y posterior muerte masiva en la cabecera de los ríos. Ello implica el ingreso de nutrientes marinos a las cuencas (Arismendi & Soto 2012), generando cambios ecosistémicos que modifican significativamente las cadenas tróficas locales de los ríos y su entorno terrestre (Soto *et al.* 2007; Muñoz *et al.* 2022).

Cualquiera de los efectos descritos, generan cambios en todo el ecosistema acuático (lago o río), pasando de una condición de naturalidad a un nuevo estado, en el que los peces nativos son muy escasos o desaparecen (Soto *et al.* 2006; Arismendi *et al.* 2009; Habit *et al.* 2010; Young *et al.* 2010; Correa & Hendry 2012). Por tanto, la coexistencia de peces nativos con salmónidos depende del ecosistema que es invadido. En ambientes de buena calidad para los salmónidos, los peces nativos generalmente se ven perjudicados, disminuyendo sus poblaciones o desapareciendo del lugar. Además, los efectos de la invasión de salmónidos son mayores en ríos que en lagos (Habit *et al.* 2010). En ríos, las especies nativas resultan desventajosas frente a los salmónidos, en tanto que en lagos encuentran mayor oferta de ambientes de refugios si existe una alta heterogeneidad en sus zonas litorales. En los lagos la invasión está significativamente determinada por la conectividad actual del sistema (Correa & Hendry 2012; Habit *et al.* 2012). Es decir, actualmente el proceso de invasión no está mediado por el transporte

humano, sino que más bien es el resultado de las capacidades colonizadoras de las especies invasoras. Como resultado, en el presente, los sistemas lacustres de bajo orden y de baja o nula conectividad natural superficial, constituyen refugios naturales para peces nativos ante la invasión de salmónidos y deberían ser consideradas prioritarias para conservación (Habit *et al.* 2012).

ZONA DE PATAGONIA SUR. Está compuesta principalmente por la cuenca del río Serrano y cuencas de sistemas fluviales de Tierra del Fuego. Estos ríos comparten principalmente especies de galáxidos, de los géneros *Aplocheilichthys* y *Galaxias*, alcanzando una riqueza de alrededor de 5 a 6 especies nativas como máximo potencial por cuenca. Estos ecosistemas presentan la misma presión por invasión de salmónidos y además otras tales como la fuerte invasión de castor (*Castor canadensis* Kuhl, 1820) y visón americano (*Neovison vison* (Schreber, 1777)). Los castores generan cambios significativos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas fluviales. A pesar de ello, Vila *et al.* (1999b) reportaron que *G. maculatus* utiliza efectivamente las pozas formadas por castores. El visón americano posee actualmente una distribución desde la Araucanía hasta Tierra del Fuego. El visón depreda y compite fuertemente sobre especies de fauna nativa (Habit *et al.* 2019).

ZONA DE CUENCAS COSTERAS E ISLAS -DESDE EL RÍO PASCUA AL SUR. Esta zona corresponde a todos los sistemas fluviales ubicados en las islas magallánicas y cuencas costeras del sur de Chile. Estos ríos son cortos y de alta pendiente algunos de ellos con lagos de cabecera. Representan una zona de amenaza diferente por albergar una fauna nativa de peces exclusivamente conformada por galáxidos y una fauna de peces introducida conformada exclusivamente por salmón chinook y coho. Es decir, en estos sistemas las truchas arcoíris y café, están ausentes. Estos ecosistemas son prácticamente desconocidos, sin embargo, están siendo también amenazados por el establecimiento de especies de salmónidos anádromos (Górski *et al.* 2017; Pérez *et al.* 2021).

MODELO DE IMPACTOS DIRECTOS E INDIRECTOS DE LAS PRESIONES ANTRÓPICAS SOBRE PECES DE CHILE

Considerando las presiones antrópicas y sus impactos en el hábitat físico (Tablas 1 y 2), así como impactos documentados empíricamente en la fauna de peces (Tabla S2), en la Fig. 3 se propone un modelo conceptual que ilustra los efectos a uno o más niveles de organización biológica, ya sea de manera directa o en forma de efectos en cascada. Los impactos directos, tanto en el hábitat físico como por la introducción

de especies, tienen consecuencias a distintos niveles de organización en la fauna de peces. Todos los impactos generan alteraciones a nivel de los individuos, aunque solo algunos de ellos afectan directamente a la población (mediante cambios en la abundancia poblacional) o a los conjuntos de peces que habitan un área específica (mediante cambios en la abundancia de una o varias especies). Sin embargo, debido a que los cambios ambientales desencadenan efectos en cascada en los diferentes niveles de organización biológica, todas las alteraciones a nivel individual tienen implicancias a nivel de la población, lo que a su vez altera el ensamble del lugar. Es decir, los cambios a nivel individual (como por ejemplo las relacionadas con el metabolismo, la alimentación, la reproducción, el crecimiento o el comportamiento) provocan efectos poblacionales, como alteraciones en las estructuras de edades, de sexos, tasas de mortalidad o patrones de migración. A su vez, estos cambios a nivel poblacional influyen en el ensamble, afectando aspectos como la composición de especies, la riqueza y la diversidad e incluso pueden causar alteraciones a nivel de ecosistema (e.g. modificaciones en las redes tróficas).

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La fauna de peces y lampreas de aguas continentales chilenas está extremadamente amenazada por múltiples presiones antrópicas a lo largo de todo el país, lo cual está avalado por conocimiento científico obtenido en ecosistemas chilenos. No existe hasta ahora la comprobación empírica de efectos cascada, sin embargo, los impactos descritos a través de las distintas zonas y debido a diferentes presiones, son complejos y quedan representados por el modelo de efectos en cascada planteado. De hecho, los impactos descritos se manifiestan a distintas escalas espaciales, temporales y niveles de organización. Ello representa un urgente desafío para la conservación de esta fauna altamente endémica, pero también para la mantención del funcionamiento ecosistémico de los ríos y lagos que habitan y que proveen de muchas contribuciones de la naturaleza a la sociedad.

Coincidentemente, la mayor diversidad de presiones antrópicas ocurre en la zona del país que alberga la mayor riqueza de especies, correspondiente a la zona centro-sur. Al mismo tiempo, la mayor riqueza de especies ocurre en las zonas bajas de los ríos, que también son las de mayor ocupación humana y donde se manifiestan efectos acumulados (o sinérgicos) de las actividades la cuenca. Todo ello aumenta los desafíos para lograr la conservación de esta fauna.

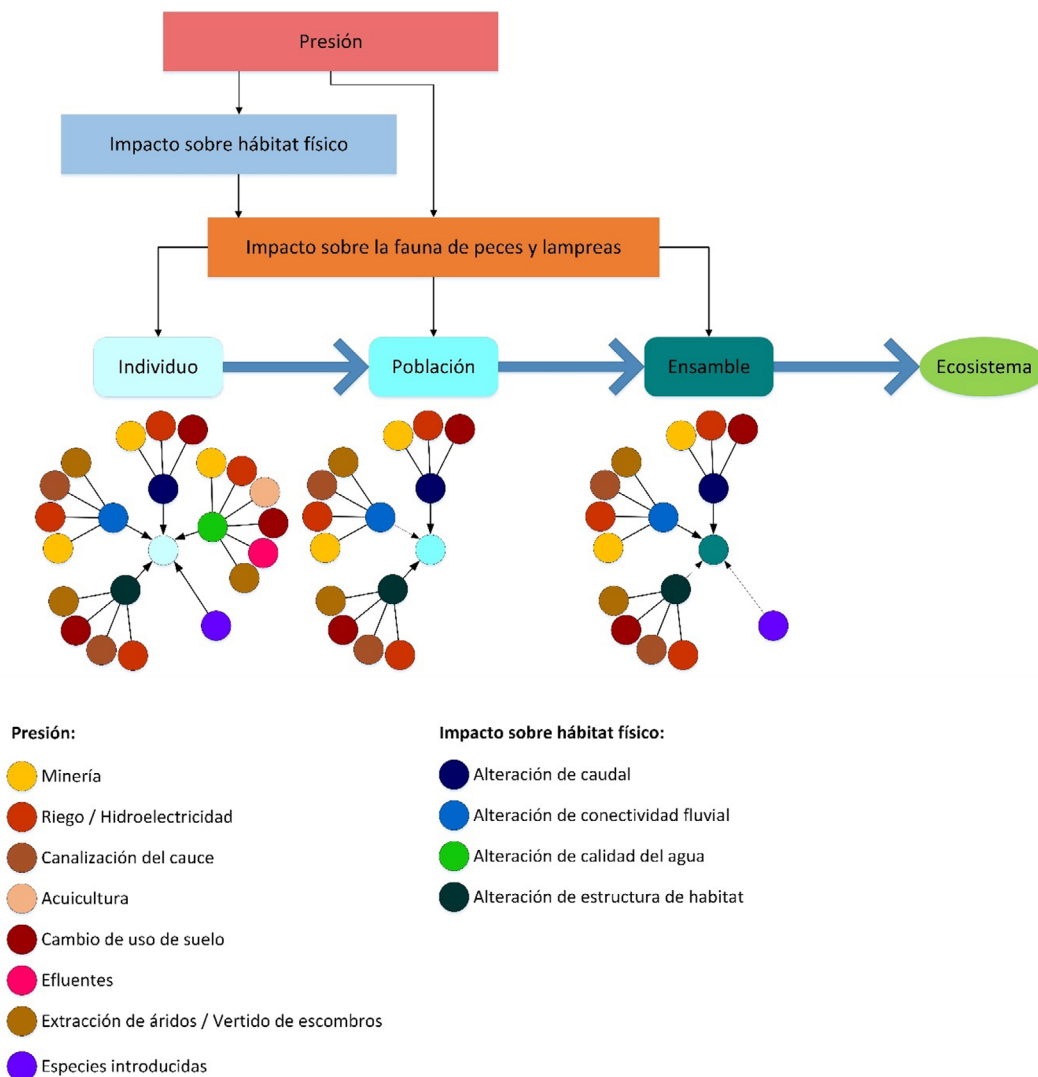


FIGURA 3. Modelo de la red de efectos directos e indirectos de las distintas presiones antrópicas sobre la fauna de peces y lampreas en sus niveles de organización de individuos, población y ensamble. Las redes muestran cómo cada tipo de presión genera impactos directos sobre el hábitat, los cuales a su vez repercuten directamente sobre cada nivel de organización. A su vez, las flechas celestes muestran los efectos indirectos o en cascada que se van produciendo entre los diferentes niveles de organización. / Model of the network of direct and indirect effects of the anthropic pressures on the fish and lamprey fauna at the individual, population, and assemblage levels. Networks show how each pressure causes direct impacts on habitats, which cause direct effects on each of the organization levels. The light blue arrows denote indirect or cascade effects across the organization levels.

Considerando la información recopilada, proponemos como medidas prioritarias: (i) cerrar brechas de conocimiento en relación a la distribución, abundancia, sistemática, genética, biología y ecología de la fauna nativa de peces; en particular esta información se requiere de manera urgente para las especies *N. inermis*, *M. lapicida*, *P. melanops*, *B. maldonadoi*, *Brachygalaxias* spp, *Percilia* spp, *Aplochiton* spp, *Ch. kiliani*, *D. mesembrinus*, *D. incognitus* y *D. habitae*; (ii) utilizar la información científica existente como base para

mejorar la planificación territorial y las evaluaciones de impacto ambiental y sus medidas de manejo asociadas; (iii) avanzar en políticas públicas que implementen y garanticen el manejo integrado de cuencas hidrográficas; (iv) potenciar la asociatividad público-privada-académica para el diseño e implementación de adecuadas medidas de manejo para esta fauna, incluyendo conocimientos locales y educación ambiental.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el financiamiento del proyecto FONDECYT 1190647 a EH.

REFERENCIAS

- Aedo, J.R., Belk, M.C., Habit, E.M. 2009. Geographic variation in age, growth and size structure of *Percilia irwini* from south-central Chile. *Journal of Fish Biology* 74(1): 278-284. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02113.x>
- Aitken, D., Rivera, D., Godoy-Faúndez, A., Holzapfel, E. 2016. Water Scarcity and the Impact of the Mining and Agricultural Sectors in Chile. *Sustainability* 8(2): 128. <https://doi.org/10.3390/su8020128>
- Allan, J.D. 2004. Landscapes and Riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35(1): 257-284. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122>
- Alò, D., Correa, C., Samaniego, H., Krabbenhoft, C.A., Turner, T.F. 2019. Otolith microchemistry and diadromy in Patagonian river fishes. *PeerJ* 7: e6149. <https://doi.org/10.7717/peerj.6149>
- Amiard-Triquet, C. 2015. Chapter 1 - Introduction. En: Amiard-Triquet, C., Amiard, J.-C., Mouneyrac, C. (Eds.) *Aquatic Ecotoxicology*: 1-23. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800949-9.00001-2>
- Andreoli, A., Mao, L., Iroumé, A., Arumí, J.L., Nardini, A., Pizarro, R., Caamaño, D., Meier, C., Link, O. 2012. The need for a hydromorphological approach to Chilean river management. *Revista Chilena de Historia Natural* 85(3): 339-343. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2012000300008>
- Arismendi, I., Soto, D., Penaluna, B., Jara, C., Leal, C., León-Muñoz, J. 2009. Aquaculture, non-native salmonid invasions and associated declines of native fishes in Northern Patagonian lakes. *Freshwater Biology* 54(5): 1135-1147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02157.x>
- Arismendi, I., Soto, D. 2012. Are salmon-derived nutrients being incorporated in food webs of invaded streams? Evidence from southern Chile. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (405): 01. <https://doi.org/10.1051/kmae/2012009>
- Arismendi, I., González, J., Soto, D., Penaluna, B. 2012. Piscivory and diet overlap between two non-native fishes in southern Chilean streams. *Austral Ecology* 37(3): 346-354. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02282.x>
- Arismendi, I., Penaluna, B.E., Dunham, J.B., García de Leaniz, C., Soto, D., Fleming, I.A., Gomez-Uchida, D., Gajardo, G., Vargas, P.V., Leon-Muñoz, J. 2014. Differential invasion success of salmonids in southern Chile: patterns and hypotheses. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 24(3): 919-941. <https://doi.org/10.1007/s11160-014-9351-0>
- Arratia, G., Quezada-Romegialli, C. 2017. Understanding morphological variability in a taxonomic context in Chilean diplomystids (Teleostei: Siluriformes), including the description of a new species. *PeerJ* 5: e2991. <https://doi.org/10.7717/peerj.2991>
- Baker, C.F., Jellyman, D.J., Reeve, K., Crow, S., Stewart, M., Buchinger, T., Li, W. 2017. First observations of spawning nests in the pouched lamprey (*Geotria australis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74(10): 1603-1611. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0292>
- Barra, R.O., Chiang, G., Saavedra, M.F., Orrego, R., Servos, M.R., Hewitt, L.M., McMaster, M.E., Bahamonde, P., Tucca, F., Munkittrick, K.R. 2021. Endocrine Disruptor Impacts on Fish from Chile: The Influence of Wastewaters. *Frontiers in Endocrinology* 12: 611281. <https://doi.org/10.3389/fendo.2021.611281>
- Basulto, S. 2003. El largo viaje de los salmones: una crónica olvidada, propagación y cultivo de especies acuáticas en Chile. Editorial Maval Ltda, Santiago, Chile. 102 pp.
- Belk, M.C., Habit, E., Ortiz-Sandoval, J.J., Sobenes, C., Combs, E.A. 2014. Ecology of *Galaxias platei* in a depauperate lake. *Ecology of Freshwater Fish* 23(4): 615-621. <https://doi.org/10.1111/eff.12114>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15(4): 365-377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Benda, L., Poff, N.L., Miller, D., Dunne, T., Reeves, G., Pess, G., Pollock, M. 2004. The Network Dynamics Hypothesis: How Channel Networks Structure Riverine Habitats. *BioScience* 54(5): 413-427. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0413:TNDHHC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0413:TNDHHC]2.0.CO;2)
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., da Fonseca, G.A.B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., Mittermeier, C.G., Pilgrim, J.D., Rodrigues, A.S.L. 2006. Global Biodiversity Conservation Priorities. *Science* 313(5783): 58-61. <https://doi.org/10.1126/science.1127609>
- Campos, H., Ruíz, V.H., Gavilán, J.F., Alay, F. 1993. Peces del Río Biobío, Serie: Publicaciones de divulgación. Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 100 pp.
- Carrara, F., Altermatt, F., Rodríguez-Iturbe, I., Rinaldo, A. 2012. Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(15): 5761-5766. <https://doi.org/10.1073/pnas.1119651109>
- Castro, S.A., Rojas, P., Vila, I., Habit, E., Pizarro-Konczak, J., Abades, S., Jaksic, F.M. 2020. Partitioning β -diversity reveals that invasions and extinctions promote the biotic homogenization of Chilean freshwater fish fauna. *PLOS*

- ONE 15(9): e0238767. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0238767>
- Catalán Barredo, L. 2014. Efecto de las variables físicas y químicas en la fauna bentónica de ríos embalsados de la cuenca del río Limarí, como indicadora de calidad hídrica. Tesis de Magíster en Ciencias Biológicas. Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Chiang, G., Munkittrick, K.R., Orrego, R., Barra, R. 2010. Monitoring of the Environmental Effects of Pulp Mill Discharges in Chilean Rivers: Lessons Learned and Challenges. *Water Quality Research Journal* 45(2): 111-122. <https://doi.org/10.2166/wqrj.2010.015>
- Chiang, G., McMaster, M.E., Urrutia, R., Saavedra, M.F., Gavilán, J.F., Tucca, F., Barra, R., Munkittrick, K.R. 2011. Health status of native fish (*Percilia gillissi* and *Trichomycterus areolatus*) downstream of the discharge of effluent from a tertiary-treated elemental chlorine-free pulp mill in Chile. *Environmental Toxicology and Chemistry* 30(8): 1793-1809. <https://doi.org/10.1002/etc.573>
- Chiang, G., Barra, R., Díaz-Jaramillo, M., Rivas, M., Bahamonde, P., Munkittrick, K.R. 2015. Estrogenicity and intersex in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) exposed to *Pine/Eucalyptus* pulp and paper production effluent in Chile. *Aquatic Toxicology* 164: 126-134. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2015.04.025>
- Cid, N., Bonada, N., Carlson, S.M., Grantham, T.E., Gasith, A., Resh, V.H. 2017. High Variability Is a Defining Component of Mediterranean-Climate Rivers and Their Biota. *Water* 9(1): 52. <https://doi.org/10.3390/w9010052>
- Cid-Aguayo, B., Ramirez, A., Sepúlveda, M., Gomez-Uchida, D. 2021. Invasive Chinook Salmon in Chile: Stakeholder Perceptions and Management Conflicts around a New Common-use Resource. *Environmental Management* 68(6): 814-823. <https://doi.org/10.1007/s00267-021-01528-0>
- Consuegra, S., Phillips, N., Gajardo, G., de Leaniz, C.G. 2011. Winning the invasion roulette: escapes from fish farms increase admixture and facilitate establishment of non-native rainbow trout. *Evolutionary Applications* 4(5): 660-671. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2011.00189.x>
- Coordinador eléctrico nacional. 2023a. Informe Mensual Mayo 2023. https://www.coordinador.cl/wp-content/uploads/2023/05/CEN_Informe_Mensual_SEN_may23.pdf. Accedido: Junio 20, 2023.
- Coordinador eléctrico nacional. 2023b. INFOTECNICA Instalaciones en Operación. <https://infotecnica.coordinador.cl/info/centrales>. Accedido: Junio 20, 2023.
- Copaja, S.V., Muñoz, G.S., Nuñez, V.R., Pérez, C., Vila, I., Véliz, D. 2016a. Effects of a Dam Reservoir on the Distribution of Heavy Metals in Two Chilean Native Freshwater Fish Species. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 97(1): 24-30. <https://doi.org/10.1007/s00128-016-1838-z>
- Copaja, S.V., Nuñez, V.R., Véliz, D.E. 2016b. Distribution of arsenic and mercury in the aquatic ecosystem of the five Chilean reservoirs. *Journal of the Chilean Chemical Society* 61(4): 3181-3187.
- Correa, C., Gross, M.R. 2008. Chinook salmon invade southern South America. *Biological Invasions* 10(5): 615-639. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9157-2>
- Correa, C., Hendry, A.P. 2012. Invasive salmonids and lake order interact in the decline of puye grande *Galaxias platei* in western Patagonia lakes. *Ecological Applications* 22(3): 828-842. <https://doi.org/10.1890/11-1174.1>
- Correa, C., Bravo, A.P., Hendry, A.P. 2012. Reciprocal trophic niche shifts in native and invasive fish: salmonids and galaxiids in Patagonian lakes. *Freshwater Biology* 57(9): 1769-1781. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02837.x>
- Correa, C., Moran, P. 2017. Polyphyletic ancestry of expanding Patagonian Chinook salmon populations. *Scientific Reports* 7(1): 14338. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14465-y>
- Couto, T.B., Olden, J.D. 2018. Global proliferation of small hydropower plants – science and policy. *Frontiers in Ecology and the Environment* 16(2): 91-100. <https://doi.org/10.1002/fee.1746>
- Cox, J.G., Lima, S.L. 2006. Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends in Ecology & Evolution* 21(12): 674-680. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.07.011>
- Cussac, V.E., Barrantes, M.E., Boy, C.C., Górski, K., Habit, E., Lattuca, M.E., Rojo, J.H. 2020. New Insights into the Distribution, Physiology and Life Histories of South American Galaxiid Fishes, and Potential Threats to This Unique Fauna. *Diversity* 12(5): 178. <https://doi.org/10.3390/d12050178>
- Dazarola G. 1972. Contribution a l'étude de la faune ichthyologique de la région Valparaíso Aconcagua (Chili). *Annales de Limnologie* 8(1): 87-100.
- Díaz, G., Arriagada, P., Górski, K., Link, O., Karelovic, B., Gonzalez, J., Habit, E. 2019. Fragmentation of Chilean Andean rivers: expected effects of hydropower development. *Revista Chilena de Historia Natural* 92(1): 1. <https://doi.org/10.1186/s40693-019-0081-5>
- Díaz, G., Górski, K., Heino, J., Arriagada, P., Link, O., Habit, E. 2021. The longest fragment drives fish beta diversity in fragmented river networks: Implications for river management and conservation. *Science of The Total Environment* 766: 144323. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144323>
- Díaz, G., Górski, K., Manosalva, A., Toledo, B., Habit, E. 2023. Fragmentation Level Drives Local Fish Assemblage Diversity Patterns in Fragmented River Basins. *Diversity* 15(3): 352. <https://doi.org/10.3390/d15030352>

- Duarte, W., Feito, R., Jara, C., Moreno, C., Orellana, A. 1971. Ictiofauna del sistema hidrográfico del río Maipo. Boletín Museo Historia Natural Chile 32: 227-268.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J., Sullivan, C.A. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81(2): 163-182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Dyer, B. 2000. Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos* 19: 77-98.
- Elgueta, A., González, J., Ruzzante, D.E., Walde, S.J., Habit, E. 2013. Trophic interference by *Salmo trutta* on *Aplochiton zebra* and *Aplochiton taeniatus* in southern Patagonian lakes. *Journal of Fish Biology* 82(2): 430-443. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03489.x>
- Elgueta, A., Górski, K., Thoms, M., Fierro, P., Toledo, B., Manosalva, A., Habit, E. 2021. Interplay of geomorphology and hydrology drives macroinvertebrate assemblage responses to hydropeaking. *Science of The Total Environment* 768: 144262. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144262>
- Fierro, P., Valdovinos, C., Vargas-Chacoff, L., Bertrán, C., Arismendi, I. 2017. Macroinvertebrates and Fishes as Bioindicators of Stream Water Pollution. In: Tutu, H. (Ed) *Water Quality*:1-17. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/65084>
- Fierro, P., Valdovinos, C., Arismendi, I., Díaz, G., Ruiz De Gamboa, M., Arriagada, L. 2019. Assessment of anthropogenic threats to Chilean Mediterranean freshwater ecosystems: Literature review and expert opinions. *Environmental Impact Assessment Review* 77: 114-121. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2019.02.010>
- Figueroa, R., Suarez, M.L., Andreu, A., Ruiz, V.H., Vidal-Abarca, M.R. 2009. Caracterización ecológica de humedales de la zona semiárida en Chile Central. *Gayana* 73(1): 76-94. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382009000100011>
- Figueroa, R., Bonada, N., Guevara, M., Pedreros, P., Correa-Araneda, F., Díaz, M.E., Ruiz, V.H. 2013. Freshwater biodiversity and conservation in mediterranean climate streams of Chile. *Hydrobiologia* 719(1): 269-289. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1685-4>
- Figueroa-Muñoz, G., Olivos, J.A., Arismendi, I., Fabiano, G., Laporta, M., Silveira, S., González-Bergonzoni, I., Pavez, G., Ernst, B., Ciancio, J.E., Harrod, C., Di Prinzio, C.Y., Chalde, T., Murphy, C.A., Gomez-Uchida, D. 2023. Contemporary distribution of non-native Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in South America. *Biological Invasions* 25(9): 2727-2735. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03083-7>
- Fuller, M.R., Doyle, M.W., Strayer, D.L. 2015. Causes and consequences of habitat fragmentation in river networks. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1355(1): 31-51. <https://doi.org/10.1111/nyas.12853>
- Fuster, R. 2021. Estudio "Gestión Integrada de los Recursos Hídricos en Chile": Informe final. Biblioteca del Congreso Nacional, Chile. 393 pp.
- Gaete, H., Guerra, R., Carvajal, D., Mukarker, M., Lobos, G. 2014. Evaluación de la genotoxicidad de las aguas costeras de Chile central sobre los peces *Mugil cephalus* y *Odontesthes brevianalis*. *Hidrobiológica* 24(3): 271-279.
- García, A., Jorde, K., Habit, E., Caamaño, D., Parra, O. 2011. Downstream environmental effects of dam operations: Changes in habitat quality for native fish species. *River Research and Applications* 27(3): 312-327. <https://doi.org/10.1002/rra.1358>
- García, A. 2012. Respuesta de peces nativos a fluctuaciones de caudal producidas por la operación de centrales hidroeléctricas en el río Bío Bío. Tesis de Doctorado en Ciencias Ambientales, mención Sistemas Acuáticos Continentales. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- Global Invasive Species Database. 2023. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. http://www.iucngisd.org/gisd/100_worst.php on 12-07-2023. Accedido: Mayo 20, 2023.
- González, E., Jurado, P. 2014. Caracterización de la calidad del agua de las cuencas hidrográficas de Atacama y Coquimbo Chile con base en macroinvertebrados. Tesis de Ingeniería en Producción Acuícola. Universidad de Nariño, Pasto, Colombia.
- Górski, K., González, J.F., Vivancos, A., Habit, E.M., Ruzzante, D.E. 2017. Young-of-the-year Coho Salmon *Oncorhynchus kisutch* recruit in fresh waters of remote Patagonian fjords in southern Chile (51°S). *Biological Invasions* 19(4): 1127-1136. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1341-9>
- Górski, K., Habit, E.M., Pingram, M.A., Manosalva, A.J. 2018. Variation of the use of marine resources by *Galaxias maculatus* in large Chilean rivers. *Hydrobiologia* 814(1): 61-73. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2542-4>
- Grill, G., Lehner, B., Thieme, M., Geenen, B., Tickner, D., Antonelli, F., Babu, S., Borrelli, P., Cheng, L., Crochetiere, H., Ehalt Macedo, H., Filgueiras, R., Goichot, M., Higgins, J., Hogan, Z., Lip, B., McClain, M.E., Meng, J., Mulligan, M., Nilsson, C., Olden, J.D., Opperman, J.J., Petry, P., Reidy Liermann, C., Sáenz, L., Salinas-Rodríguez, S., Schelle, P., Schmitt, R.J.P., Snider, J., Tan, F., Tockner, K., Valdujo, P.H., van Soesbergen, A., Zarfl, C. 2019. Mapping the world's free-flowing rivers. *Nature* 569(7755): 215-221. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1111-9>
- Habit, E., Parra, O. 2001. Impacto ambiental de los canales de riego sobre la fauna de peces. *Ambiente y Desarrollo* 17: 50-56.

- Habit, E., Victoriano, P. 2005. Peces de agua dulce de la Cordillera de la Costa. En: Smith-Ramírez, C., Armesto J., Valdovinos, C. (Eds) Historia, Biodiversidad y Ecología de la Cordillera de la Costa de Chile: 392-406. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Habit, E., Belk, M.C., Tuckfield, R.C., Parra, O. 2006. Response of the fish community to human-induced changes in the Biobío River in Chile. *Freshwater Biology* 51(1): 1-11. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01461.x>
- Habit, E., Belk, M.C., Parra, O. 2007. Response of the riverine fish community to the construction and operation of a diversion hydropower plant in central Chile. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 17(1): 37-49. <https://doi.org/10.1002/aqc.774>
- Habit, E. 2009. Composición, distribución y conservación de los peces de agua dulce de la cuenca del río Itata. En: Parra, O., Castilla, J.C., Romero, H., Quiñones, R., Camaño, A. (Eds) La Cuenca Hidrográfica del Río Itata. Aportes Científicos para su Gestión Sustentable: 127-142. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D.E., Walde, S.J., Belk, M.C., Cussac, V.E., Gonzalez, J., Colin, N. 2010. Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography* 19(5): 697-710. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00541.x>
- Habit, E., Gonzalez, J., Ruzzante, D.E., Walde, S.J. 2012. Native and introduced fish species richness in Chilean Patagonian lakes: inferences on invasion mechanisms using salmonid-free lakes. *Diversity and Distributions* 18(12): 1153-1165. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00906.x>
- Habit, E., González, J., Ortiz-Sandoval, J., Elgueta, A., Sobenes, C. 2015. Efectos de la invasión de salmónidos en ríos y lagos de Chile: Ecosistemas 24(1): 43-51. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-1.08>
- Habit, E., Cussac, V. 2016. Conservation of the freshwater fauna of Patagonia: an alert to the urgent need for integrative management and sustainable development. *Journal of Fish Biology* 89(1): 369-370. <https://doi.org/10.1111/jfb.12882>
- Habit, E., Górski, K., Alò, D., Ascencio, E., Astorga, A., Colin, N., Contador, T., de los Ríos, P., Delgado, V., Dorador, C., Fierro, P., García, K., Parra, O., Quezada- Romegialli, C., Ried, B., Rivera, P., Soto-Azat, C., Valdovinos, C., Vera-Escalona, I., Woelfl, S. 2019. Biodiversidad de Ecosistemas de Agua Dulce. Mesa Biodiversidad-Comité Científico COP25; Ministerio de Ciencia, Tecnología, Conocimiento e Innovación. 64 pp.
- Habit, E., Díaz, G., Manosalva, A. 2020. Peces nativos del río Biobío: 30 años después. En: Parra, O. (Ed) EULA-CHILE, Centro de Ciencias Ambientales, Evolución y Perspectivas a 30 años de su creación: 130-147. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- Habit, E., Zurita, A., Díaz, G., Manosalva, A., Arriagada, P., Link, O., Górski, K. 2022. Latitudinal and Altitudinal Gradients of Riverine Landscapes in Andean Rivers. *Water* 14(17): 2614. <https://doi.org/10.3390/w14172614>
- Ibarra, J., Habit, E., Barra, R., Solís, K. 2011. Juveniles de salmón chinook (*Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum, 1792) en ríos y lagos de la patagonia chilena. *Gayana* 75(1): 17-25. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382011000100002>
- Jackson, M.C., Pawar, S., Woodward, G. 2021. The Temporal Dynamics of Multiple Stressor Effects: From Individuals to Ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 36(5): 402-410. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.01.005>
- Kamjunke, N., Nimptsch, J., Harir, M., Herzsprung, P., Schmitt-Kopplin, P., Neu, T.R., Graeber, D., Osorio, S., Valenzuela, J., Carlos Reyes, J., Woelfl, S., Hertkorn, N. 2017. Land-based salmon aquacultures change the quality and bacterial degradation of riverine dissolved organic matter. *Scientific Reports* 7(1): 43739. <https://doi.org/10.1038/srep43739>
- Karrasch, B., Parra, O., Cid, H., Mehrens, M., Pacheco, P., Urrutia, R., Valdovinos, C., Zaror, C. 2006. Effects of pulp and paper mill effluents on the microplankton and microbial self-purification capabilities of the Biobío River, Chile. *Science of The Total Environment* 359(1): 194-208. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2005.03.029>
- León-Muñoz, J., Tecklin, D., Farías, A., Díaz, S. 2007. Salmonicultura en los lagos del sur de Chile-Ecorregión valdiviana. Historia, tendencias e impactos medioambientales. WWF Chile. Núcleo científico Milenio Forecos, Universidad Austral de Chile. 40 pp.
- León-Muñoz, J., Echeverría, C., Marcé, R., Riss, W., Sherman, B., Iriarte, J.L. 2013. The combined impact of land use change and aquaculture on sediment and water quality in oligotrophic Lake Rupanco (North Patagonia, Chile, 40.8°S). *Journal of Environmental Management* 128: 283-291. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.05.008>
- Link, O., Habit, E. 2015. Requirements and boundary conditions for fish passes of non-sport fish species based on Chilean experiences. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology* 14(1): 9-21. <https://doi.org/10.1007/s11157-014-9357-z>
- Lobos, G., Saez, P., Villablanca, R., Prado, M., Cruz-Jofré, F., Fibla, P., Méndez, M. 2020. Invasion of salmonids in the Puna and Southern Chilean Altiplano: patterns and threats to the biodiversity. *BiolInvasions Records* 9(4): 853-864. <https://doi.org/10.3391/bir.2020.9.4.19>
- Maldonado-Márquez, A., Contador, T., Rendoll-Cárcamo, J., Moore, S., Pérez-Troncoso, C., Gomez-Uchida, D., Harrod, C. 2020. Southernmost distribution limit for endangered Peladillas (*Aplochiton taeniatus*) and non-native coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) coexisting within the Cape

- Horn biosphere reserve, Chile. *Journal of Fish Biology* 96(6): 1495-1500. <https://doi.org/10.1111/jfb.14309>
- Manosalva, A.J., Pérez, S., Toledo, B., Colin, N., Habit, E.M., Górski, K. 2021. Variation of stomach content and isotopic niche of puye *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) in large river systems of southern Chile. *Freshwater Biology* 66(6): 1110-1122. <https://doi.org/10.1111/fwb.13703>
- Marín, V.H., Delgado, L.E., Vila, I., Tironi, A., Barrera, V., Ibáñez, C. 2014. Regime shifts of Cruces River wetland ecosystem: current conditions, future uncertainties. *Latin American Journal of Aquatic Research* 42(1): 160-171. <https://doi.org/10.3856/vol42-issue1-fulltext-13>
- Marr, S.M., Marchetti, M.P., Olden, J.D., García-Berthou, E., Morgan, D.L., Arismendi, I., Day, J.A., Griffiths, C.L., Skelton, P.H. 2010. Freshwater fish introductions in mediterranean-climate regions: are there commonalities in the conservation problem? *Diversity and Distributions* 16(4): 606-619. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00669.x>
- McCluney, K.E., Poff, N.L., Palmer, M.A., Thorp, J.H., Poole, G.C., Williams, B.S., Williams, M.R., Baron, J.S. 2014. Riverine macrosystems ecology: sensitivity, resistance, and resilience of whole river basins with human alterations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12(1): 48-58. <https://doi.org/10.1890/120367>
- Ministerio de Energía. 2016. Estudio de cuencas. Análisis de las condicionantes para el desarrollo hidroeléctrico en las cuencas del Maule, Biobío, Toltén, Valdivia, Bueno, Puelo, Yelcho, Palena, Cisnes, Aysén, Baker y Pascua. Gobierno de Chile, Santiago. 104 pp.
- Ministerio del Medio Ambiente. 2023. Especies Exóticas Invasoras en Chile. URL: <https://especies-exoticas.mma.gob.cl/el-problema-de-eei-en-chile/>. Accedido: Mayo 21, 2023.
- Miller, A.K., Baker, C., Kitson, J.C., Yick, J.L., Manquel, P.E.I., Alexander, A., Gemmell, N.J. 2021. The Southern Hemisphere lampreys (Geotriidae and Mordaciidae). *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 31(2): 201-232. <https://doi.org/10.1007/s11160-021-09639-x>
- Moraga, D., Vivancos, A., Ruiz, V.H., Rojas, O., Díaz, G., Manosalva, A., Vega, P., Habit, E. 2022. A century of anthropogenic river alterations in a highly diverse river coastal basin: Effects on fish assemblages. *Frontiers in Environmental Science* 10: <https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.943586>
- Muñoz, B. 2007. Cambios en la Riqueza Íctica del Río Maipo. Seminario de Título. Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Muñoz, N.J., Reid, B., Correa, C., Madriz, R.I., Neff, B.D., Reynolds, J.D. 2022. Emergent trophic interactions following the Chinook salmon invasion of Patagonia. *Ecosphere* 13(2): e3910. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3910>
- Muñoz-Ramírez, C.P., Victoriano, P.F., Habit, E. 2015. Inter-basin dispersal through irrigation canals explains low genetic structure in *Diplomystes* cf. *chilensis*, an endangered freshwater catfish from Central Chile. *Limnologia* 53: 10-16. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2015.04.004>
- Muñoz-Ramírez, C.P., Briones, R., Colin, N., Fierro, P., Górski, K., Jara, A., Manosalva, A. 2020. A Century after! Rediscovery of the ancient catfish *Diplomystes* Bleeker 1858 (Siluriformes: Diplomystidae) in coastal river basins of Chile and its implications for conservation. *Neotropical Ichthyology* 18: e190073. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2019-0073>
- Muñoz-Ramírez, C.P., Colin, N., Canales-Aguirre, C.B., Manosalva, A., López-Rodríguez, R., Sukumaran, J., Górski, K. 2023. Species tree analyses and speciation-based species delimitation support new species in the relict catfish family Diplomystidae and provide insights on recent glacial history in Patagonia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 189: 107932. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107932>
- Murillo, V., Ruiz, V.H. 2002. El puye *Galaxias globiceps* Eigenmann 1927 (Osteichthyes: Galaxiidae): ¿Una especie en peligro de extinción? *Gayana* 66(2): 191-197.
- Niklitschek, E.J., Soto, D., Lafon, A., Molinet, C., Toledo, P. 2013. Southward expansion of the Chilean salmon industry in the Patagonian Fjords: main environmental challenges. *Reviews in Aquaculture* 5(3): 172-195. <https://doi.org/10.1111/raq.12012>
- Orrego, R., Burgos, A., Moraga-Cid, G., Inzunza, B., Gonzalez, M., Valenzuela, A., Barra, R., Gavilán, J.F. 2006. Effects of pulp and paper mill discharges on caged rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): Biomarker responses along a pollution gradient in the Biobio River, Chile. *Environmental Toxicology and Chemistry* 25(9): 2280-2287. <https://doi.org/10.1897/05-385R.1>
- Orrego, R., Marshall Adams, S., Barra, R., Chiang, G., Gavilan, J.F. 2009. Patterns of fish community composition along a river affected by agricultural and urban disturbance in south-central Chile. *Hydrobiologia* 620(1): 35-46. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9613-8>
- Orrego, R., Guchardi, J., Krause, R., Holdway, D. 2010. Estrogenic and anti-estrogenic effects of wood extractives present in pulp and paper mill effluents on rainbow trout. *Aquatic Toxicology* 99(2): 160-167. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2010.04.016>
- Orrego, R., Hewitt, L.M., McMaster, M., Chiang, G., Quiroz, M., Munkittrick, K., Gavilán, J.F., Barra, R. 2019. Assessing wild fish exposure to ligands for sex steroid receptors from pulp and paper mill effluents in the Biobio River Basin, Central Chile. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 171: 256-263. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.12.092>
- Ortiz-Sandoval, J., Górski, K., Sobenes, C., González, J., Manosalva, A., Elgueta, A., Habit, E. 2017. Invasive trout affect trophic ecology of *Galaxias platei* in Patagonian lakes.

- Hydrobiologia 790(1): 201-212. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3030-1>
- Ortiz-Sandoval, J.J., Ortiz, N., Cifuentes, R., González, J., Habit, E. 2009. Respuesta de la comunidad de peces al dragado de ríos costeros de la Región del Biobío (Chile). *Gayana* 73(1): 64-75. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382009000100010>
- Oyanedel, A., Habit, E., Belk, M.C., Solis-Lufí, K., Colin, N., Gonzalez, J., Jara, A., Muñoz-Ramírez, C.P. 2018. Movement patterns and home range in *Diplomystes camposensis* (Siluriformes: Diplomystidae), an endemic and threatened species from Chile. *Neotropical Ichthyology* 16: e170134. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170134>
- Palma, A., González-Barrientos, J., Reyes, C.A., Ramos-Jiliberto, R. 2013. Biodiversidad y estructura comunitaria de ríos en las zonas árida, semiárida y mediterránea-norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 86(1): 1-14. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2013000100001>
- Pérez, S., Manosalva, A., Colin, N., González, J., Habit, E., Ruzzante, D.E., Górski, K. 2022. Juvenile salmon presence effects on the diet of native Puye *Galaxias maculatus* in lakes and estuaries of Patagonian fjords. *Biological Invasions* 24(1): 81-92. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02628-y>
- Petitjean, Q., Jean, S., Gandar, A., Côte, J., Laffaille, P., Jacquin, L. 2019. Stress responses in fish: From molecular to evolutionary processes. *Science of The Total Environment* 684: 371-380. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.357>
- Piedra, P., Habit, E., Oyanedel, A., Colin, N., Solis-Lufí, K., González, J., Jara, A., Ortiz, N., Cifuentes, R. 2012. Patrones de desplazamiento de peces nativos en el Río San Pedro (cuenca del Río Valdivia, Chile). *Gayana* 76: 59-70. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382012000100006>
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E., Stromberg, J.C. 1997. The Natural Flow Regime. *BioScience* 47(11): 769-784. <https://doi.org/10.2307/1313099>
- Potencial Hidroeléctrico de Chile. 2015. Ministerio de Obras Públicas. <http://walker.dgf.uchile.cl/Explorador/DAANC/>. Accedido: Junio 26, 2023.
- Prochelle, O., Campos, H. 1985. The biology of the introduced carp *Cyprinus carpio* L., in the river Cayumapu, Valdivia, Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 20(2): 65-82. <https://doi.org/10.1080/01650528509360673>
- Quezada-Romegialli, C., Vila, I., Véliz, D. 2009. Nueva especie íctica invasora en aguas continentales de Chile Central: *Jenynsia multidentata* (Jenyns, 1842)(Cyprinodontiformes: Anablepidae). *Gayana* 73(2): 233-236. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382009000200007>
- Quezada-Romegialli, C., Fuentes, M., Véliz, D. 2010. Comparative population genetics of *Basilichthys microlepidotus* (Atheriniformes: Atherinopsidae) and *Trichomycterus areolatus* (Siluriformes: Trichomycteridae) in north central Chile. *Environmental Biology of Fishes* 89(2): 173-186. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9710-1>
- Quiñones, R.A., Fuentes, M., Montes, R.M., Soto, D., León-Muñoz, J. 2019. Environmental issues in Chilean salmon farming: a review. *Reviews in Aquaculture* 11(2): 375-402. <https://doi.org/10.1111/raq.12337>
- Quiroz, S. 1999. Ictiología de poblaciones de peces en el estero de Viña del Mar. Seminario de Título. Universidad de Playa Ancha de Ciencias de la Educación, Valparaíso, Chile.
- Quiroz-Jara, M., Casini, S., Fossi, M.C., Orrego, R., Gavilán, J.F., Barra, R. 2021. Integrated Physiological Biomarkers Responses in Wild Fish Exposed to the Anthropogenic Gradient in the Biobío River, South-Central Chile. *Environmental Management* 67(6): 1145-1157. <https://doi.org/10.1007/s00267-021-01465-y>
- Ramírez-Álvarez, R., Contreras, S., Vivancos, A., Reid, M., López-Rodríguez, R., Górski, K. 2022. Unpacking the complexity of longitudinal movement and recruitment patterns of facultative amphidromous fish. *Scientific Reports* 12(1): 3164. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-06936-8>
- Reid, A.J., Carlson, A.K., Creed, I.F., Eliason, E.J., Gell, P.A., Johnson, P.T.J., Kidd, K.A., MacCormack, T.J., Olden, J.D., Ormerod, S.J., Smol, J.P., Taylor, W.W., Tockner, K., Vermaire, J.C., Dudgeon, D., Cooke, S.J. 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews* 94(3): 849-873. <https://doi.org/10.1111/brv.12480>
- Risacher, F., Alonso, H., Salazar, C. 2003. The origin of brines and salts in Chilean salars: a hydrochemical review. *Earth-Science Reviews* 63(3): 249-293. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(03\)00037-0](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(03)00037-0)
- Riva Rossi, C.M., Pascual, M.A., Aedo Marchant, E., Basso, N., Ciancio, J.E., Mezga, B., Fernández, D.A., Ernst-Elizalde, B. 2012. The invasion of Patagonia by Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*): inferences from mitochondrial DNA patterns. *Genetica* 140(10): 439-453. <https://doi.org/10.1007/s10709-012-9692-3>
- Rojas, P., Vila, I., Habit, E., Castro, S.A. 2019. Homogenization of the freshwater fish fauna of the biogeographic regions of Chile. *Global Ecology and Conservation* 19: e00658. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00658>
- Rojas, P., Castro, S.A., Vila, I., Jaksic, F.M. 2020. Exotic species modify the functional diversity patterns of freshwater fish assemblages in continental Chile: Examining historical and geographical patterns. *Global Ecology and Conservation* 24: e01355. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01355>
- Rojas, P., Castro, S.A., Vila, I., Habit, E., Jaksic, F.M. 2021. Taxonomic Homogenization of the Freshwater Fish Fauna in Chile: Analyzing the Ichthyogeographic Provinces. In: Jaksic, F.M., Castro, S.A. (Eds) *Biological Invasions in the*

- South American Anthropocene: Global Causes and Local Impacts: 301-319. Springer International Publishing, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-56379-0_13
- Ruiz, V. 1993. Ictiofauna del río Andalién. *Gayana Zoología (Chile)* 57(2):109-284.
- Ruiz, V.H., M. Marchant. 2004. Ictiofauna de aguas continentales chilenas. Universidad de Concepción, Chile. Proyecto de Docencia N° 98-071. 356 pp.
- Schindler, D.W. 2001. The cumulative effects of climate warming and other human stresses on Canadian freshwaters in the new millennium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58(1): 18-29. <https://doi.org/10.1139/f00-179>
- Sepúlveda, M., Arismendi, I., Soto, D., Jara, F., Farias, F. 2013. Escaped farmed salmon and trout in Chile: incidence, impacts, and the need for an ecosystem view. *Aquaculture Environment Interactions* 4(3): 273-283. <https://doi.org/10.3354/aei00089>
- Smith-Ramírez, C. 2004. The Chilean coastal range: a vanishing center of biodiversity and endemism in South American temperate rainforests. *Biodiversity and Conservation* 13(2): 373-393. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000006505.67560.9f>
- Soto, D., Jara, F., Moreno, C. 2001. Escaped Salmon in the Inner Seas, Southern Chile: Facing Ecological and Social Conflicts. *Ecological Applications* 11(6): 1750-1762. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[1750:ESITIS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[1750:ESITIS]2.0.CO;2)
- Soto, D., Arismendi, I., González, J., Sanzana, J., Jara, F., Jara, C., Guzman, E., Lara, A. 2006. Southern Chile, trout and salmon country: invasion patterns and threats for native species. *Revista Chilena de Historia Natural* 79(1): 97-117. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2006000100009>
- Soto, D., Arismendi, I., Prinzio, C.D., Jara, F. 2007. Establishment of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Pacific basins of southern South America and its potential ecosystem implications. *Revista Chilena de Historia Natural* 80(1): 81-98. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2007000100007>
- Soto, D., León-Muñoz, J., Dresdner, J., Luengo, C., Tapia, F.J., Garreaud, R. 2019. Salmon farming vulnerability to climate change in southern Chile: understanding the biophysical, socioeconomic and governance links. *Reviews in Aquaculture* 11(2): 354-374. <https://doi.org/10.1111/raq.12336>
- Soto, M.Á., Castro, J.P., Walker, L.I., Malabarba, L.R., Santos, M.H., de Almeida, M.C., Moreira-Filho, O., Artoni, R.F. 2018. Evolution of trans-Andean endemic fishes of the genus *Cheirodon* (Teleostei: Characidae) are associated with chromosomal rearrangements. *Revista Chilena de Historia Natural* 91(1): 8. <https://doi.org/10.1186/s40693-018-0078-5>
- Thorp, J.H. 2014. Metamorphosis in river ecology: from reaches to macrosystems. *Freshwater Biology* 59(1): 200-210. <https://doi.org/10.1111/fwb.12237>
- Torgersen, C.E., Le Pichon, C., Fullerton, A.H., Dugdale, S.J., Duda, J.J., Giovannini, F., Tales, É., Belliard, J., Branco, P., Bergeron, N.E., Roy, M.L., Tonolla, D., Lamoroux, N., Capra, H., Baxter, C.V. 2022. Riverscape approaches in practice: perspectives and applications. *Biological Reviews* 97(2): 481-504. <https://doi.org/10.1111/brv.12810>
- Valdés-Pineda, R., Pizarro, R., García-Chevesich, P., Valdés, J.B., Olivares, C., Vera, M., Balocchi, F., Pérez, F., Vallejos, C., Fuentes, R., Abarza, A., Helwig, B. 2014. Water governance in Chile: Availability, management and climate change. *Journal of Hydrology* 519: 2538-2567. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.04.016>
- Valdovinos, C., Claros, S. 2021. Endocrine disruption in aquatic species of Chile. *Gayana* 85(1): 1-21. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382021000100001>
- Valenzuela-Aguayo, F., McCracken, G.R., Manosalva, A., Habit, E., Ruzzante, D.E. 2020. Human-induced habitat fragmentation effects on connectivity, diversity, and population persistence of an endemic fish, *Percilia irwini*, in the Biobío River basin (Chile). *Evolutionary Applications* 13(4): 794-807. <https://doi.org/10.1111/eva.12901>
- Valenzuela-Aguayo, F., McCracken, G.R., Díaz, G., Manosalva, A., Habit, E., Ruzzante, D.E. 2022. Connectivity, diversity, and hybridization between two endemic fish species (*Percilia* spp.) in a complex temperate landscape. *Conservation Genetics* 23(1): 23-33. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01400-y>
- Vanhaecke, D., García de Leaniz, C., Gajardo, G., Thomas, C.J., Consuegra, S. 2012a. Metapopulation dynamics of a diadromous galaxiid fish and potential effects of salmonid aquaculture. *Freshwater Biology* 57(6): 1241-1252. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02794.x>
- Vanhaecke, D., García de Leaniz, C., Gajardo, G., Young, K., Sanzana, J., Orellana, G., Fowler, D., Howes, P., Monzon-Arguello, C., Consuegra, S. 2012b. DNA Barcoding and Microsatellites Help Species Delimitation and Hybrid Identification in Endangered Galaxiid Fishes. *PLOS ONE* 7(3): e32939. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032939>
- Vargas, P.V., Arismendi, I., Gomez-Uchida, D. 2015. Evaluating taxonomic homogenization of freshwater fish assemblages in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 88: 1-10. <https://doi.org/10.1186/S40693-015-0046-2>
- Vega-Retter, C., Muñoz-Rojas, P., Vila, I., Copaja, S., Véliz, D. 2014. Genetic effects of living in a highly polluted environment: the case of the silverside *Basilichthys microlepidotus* (Jenyns) (Teleostei: atherinopsidae) in the Maipo River basin, central Chile. *Population Ecology* 56(4): 569-579. <https://doi.org/10.1007/s10144-014-0444-3>

- Vila, I., Fuentes, L., Contreras, M. 1999a. Peces límnicos de Chile. Boletín Museo Nacional de Historia Natural 48: 61-75. <https://doi.org/10.54830/bmnhn.v48.1999.362>
- Vila, I., Fuentes, L.S., Saavedra, M. 1999b. Ichthyofauna in limnic systems of Isla Grande, Tierra del Fuego, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 72: 273-284.
- Vila, I., Contreras, M., Montecino, V., Pizarro, J., Adams, D.D. 2000. Rapel: A 30 years temperate reservoir. Eutrophication or contamination? Ergebnisse der Limnologie 55: 31-44
- Vila, I., Scott, S., Mendez, M.A., Valenzuela, F., Iturra, P., Poulin, E. 2011. *Orestias gloriae*, a new species of cyprinodontid fish from saltpan spring of the southern high Andes (Teleostei: Cyprinodontidae). Ichthyological Exploration of Freshwaters 22(4): 345-353
- Vila, I., Morales, P., Scott, S., Poulin, E., Véliz, D., Harrod, C., Méndez, M.A. 2013. Phylogenetic and phylogeographic analysis of the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) in the southern Chilean Altiplano: the relevance of ancient and recent divergence processes in speciation. Journal of Fish Biology 82(3): 927-943. <https://doi.org/10.1111/jfb.12031>
- Vila, I., Habit, E. 2015. Current situation of the fish fauna in the Mediterranean region of Andean river systems in Chile. FISHMED Fishes in Mediterranean Environments 2015(2): 1-19. <https://doi.org/10.29094/FISHMED.2015.002>
- Vivancos, A., Górski, K., Manosalva, A., Toledo, B., Reid, M., Habit, E. 2021. Hydrological connectivity drives longitudinal movement of endangered endemic Chilean darter *Percilia irwini* (Eigenmann, 1927). Journal of Fish Biology 98(1): 33-43. <https://doi.org/10.1111/jfb.14554>
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Glidden, S., Bunn, S.E., Sullivan, C.A., Reidy Liermann, C., Davies, P.M. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. Nature 467(7315): 555-561. <https://doi.org/10.1038/nature09440>
- Young, K.A., Stephenson, J., Terreau, A., Thailly, A.-F., Gajardo, G., De Leaniz, C.G. 2009. The diversity of juvenile salmonids does not affect their competitive impact on a native galaxiid. Biological Invasions 11(8): 1955-1961. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9372-5>
- Young, K.A., Dunham, J.B., Stephenson, J.F., Terreau, A., Thailly, A.F., Gajardo, G., Garcia de Leaniz, C. 2010. A trial of two trouts: comparing the impacts of rainbow and brown trout on a native galaxiid. Animal Conservation 13(4): 399-410. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2010.00354.x>
- Zunino, S., Aliaga, C., Da Venezia, P. 2009. Comunidades de peces en desembocaduras de ríos y esteros de la Región de Valparaíso, Chile central. Revista de Biología Marina y Oceanografía 44(1): <https://doi.org/10.4067/S0718-19572009000100011>

Received: 17.07.2023

Accepted: 18.03.2024