



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Ambientales
Programa de Doctorado en Ciencias Ambientales mención Sistemas Acuáticos
Continetales

**Refugios glaciales pleistocénicos de invertebrados
bentónicos en Patagonia: Áreas prioritarias para la
conservación de biodiversidad dulceacuícola**

Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Ambientales
mención Sistemas Acuáticos Continentales

ALEJANDRA BARBARA OYANEDEL PÉREZ

CONCEPCIÓN-CHILE
2015



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Ambientales
Programa de Doctorado en Ciencias Ambientales mención Sistemas Acuáticos
Continetales

**Refugios glaciales pleistocénicos de invertebrados
bentónicos en Patagonia: Áreas prioritarias para la
conservación de biodiversidad dulceacuícola**

Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Ambientales
mención Sistemas Acuáticos Continentales

ALEJANDRA BARBARA OYANEDEL PÉREZ

Profesor Guía: Claudio Valdovinos Zarges
Dpto. de Sistemas Acuáticos, Facultad de Ciencias Ambientales
Universidad de Concepción

CONCEPCIÓN-CHILE
2015



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Ambientales
Programa de Doctorado en Ciencias Ambientales

Comisión evaluadora de Tesis de Grado

Dr. Claudio Valdovinos Zarges
Facultad de Ciencias Ambientales
Universidad de Concepción



Dr. Roberto Urrutia Pérez
Facultad de Ciencias Ambientales
Universidad de Concepción

Dra. Gladys Lara Cárdenas
Facultad de Recursos Naturales
Universidad Católica de Temuco

INDICE DE CONTENIDOS

INDICE DE FIGURAS	2
INDICE DE TABLAS	6
AGRADECIMIENTOS	8
RESUMEN	9
ABSTRACT	11
INTRODUCCIÓN	13
HIPÓTESIS	22
OBJETIVO GENERAL	22
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	22
CAPÍTULO 1: Patrones de diversidad de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos y las especies no voladoras como indicadores de refugios glaciales pleistocénicos en Patagonia	23
SECCION 1.1. Paleorefugios y neorefugios en ríos de Sudamérica Austral: ¿Son el resultado de procesos diferenciales de extinción-colonización?	24
SECCION 1.2. Distribución geográfica y nuevos registros de aéglidos patagónicos (Decapoda: Aeglidae): Los anomuros dulceacuícolas más australes del mundo.	80
CAPÍTULO 2: Señales genéticas y comunitarias de los refugios glaciales: Importancia del gradiente longitudinal en la conservación de la biodiversidad dulceacuícola en la Patagonia chilena	91
DISCUSIÓN	134
CONCLUSIONES	150
ANEXO I. Áreas protegidas de la Patagonia Chilena	152

INDICE DE FIGURAS

INTRODUCCIÓN

Figura 1. Representación de la superficie (verde) que se encuentra incluida en alguna categoría del Sistema Nacional de Áreas Protegidas en Chile (SNASPE). Se muestran también los sitios prioritarios a través de círculos. **21**

CAPITULO 1

SECCION 1.1.

Figura 1.1: Vista general del área de estudio en la Patagonia chilena y localización de las diez islas/cuencas estudiadas (A-G). Los círculos blancos indican la localización de los sitios de muestreo. **72**

Figura 1.2: a) Clasificación (ligamiento completo) y b) ordenación (MDS) de las estaciones de muestreo, obtenidas sobre la base de una matriz de presencia – ausencia de macroinvertebrados bentónicos, empleando el índice de similitud de Jaccard. Los grupos que presentan diferencias estadísticamente significativas se destacan en gris ($P < 0,05$). **73**

Figura 1.3: Diagramas de dispersión entre variables biológicas y geográficas de los macroinvertebrados bentónicos estudiados en las 10 islas/cuencas de la Patagonia chilena. a) Diversidad total (DT) v/s latitud Sur (LS), b) DT v/s longitud este (LE), c) Diversidad de Placoptera v/s diversidad de Ephemeroptera, d) Proporción de especies no voladoras (PNV) v/s DT, LA v/s LM, e) PNV v/s LS y f) PNV v/s LE. Se indica el coeficiente de correlación para aquellas asociaciones estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Círculos negros = cuencas hidrográficas del área continental; círculos blancos = islas del archipiélago. En el gráfico (f), la flecha indica al PNAA el cual fue removido en el análisis de correlación. **74**

Figura 1.4: Diagrama de dispersión entre todos los valores de la similitud de Jaccard (de pares de estaciones) y su distancia geográfica. Se indica el coeficiente de correlación para y el valor de P para el rango comprendido entre 0 y 400 km. Ay= Río Aysén, Ba= Río

Baker, Br= Río Bravo, Ch= Is. Chiloé, Ci= Río Cisnes, Gu= Is. Guamblin, Pa= Río Palena, Pn= Parque Nacional Alberto d'Agostini, Ye= Río Yelcho, Yo= Is. Duque de York. **75**

Figura 1.5: Diagramas de dispersión entre los valores de la similitud de Jaccard de cada isla/cuenca y su isla/cuenca asociada (a-j), con su distancia geográfica. Se indica el coeficiente de correlación para aquellas asociaciones estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Ay= Río Aysén, Ba= Río Baker, Br= Río Bravo, Ch= Is. Chiloé, Ci= Río Cisnes, Gu= Is. Guamblin, Pa= Río Palena, Pn= Parque Nacional Alberto d'Agostini, Ye= Río Yelcho, Yo= Is. Duque de York. Círculos negros = islas/cuencas localizadas al sur; círculo gris = islas/cuencas localizadas aproximadamente a la misma latitud; círculos blancos = islas/cuencas localizadas al norte. **76**

Figura 1.6: Mapa de la Patagonia chilena que muestra para cada isla/cuenca estudiada, el número de especies de crustáceos decápodos presentes (y su composición de especies), además de la proporción (%) del número de especies no voladoras (crustáceos) y voladoras (Plecoptera y Ephemeroptera). S = Riqueza específica total (voladoras y no voladoras). **77**

Figura 1.7: Matriz anidada de especies de Plecoptera de las diez islas/cuencas estudiadas de la Patagonia chilena. Celdas grises y blancas corresponden a presencias y ausencias respectivamente. La línea sólida corresponde a la isólinea de perfecto anidamiento. Se adjuntan las temperaturas idiosincráticas por especies y por islas/cuencas. **78**

Figura 1.8: Árboles de consenso estricto y área de endemismos (entre paréntesis). (a) conjunto de especies voladoras y no voladoras, (b) especies voladoras (Plecoptera y Ephemeroptera) y (c) especies no voladoras (crustacea decapoda). Los números identifican a las especies presentadas en la Tabla 1.1. **79**

SECCIÓN 1.2.

Figura 1.2.1: Ubicación de los sitios de muestreo de *Aegla* en ríos de la Patagonia chilena. La figura ha sido dividida en dos secciones (A) y (B) para una mejor visualización de las localidades. Los círculos blancos representan los sitios donde no se encontraron evidencias de la presencia de aéglicos en el presente estudio. Los círculos grises indican los sitios donde se distribuye *Aegla alacalufi*, sumando los nuevos registros de este estudio a la información previa. Los cuadrados grises muestran la distribución actualizada

de *Aegla neuquensis*. Las líneas punteadas finas muestran la delimitación de las mayores cuencas continentales. La línea segmentada representa la extensión del UMG. Con una estrella se indican los principales poblados. ANR: Alacalufes National Reserve; ONP: O'Higgins National Park; NPI: Northern Patagonian Icefield; SPI: Southern Patagonian Icefield.

90

CAPÍTULO 2.

Figura 2.1. Mapa del área de estudio donde se incluyen las estaciones de muestreo de macroinvertebrados bentónicos en un rango de 1500 km., los cuales son señalados como círculos negros. Con una línea amarilla se muestra la extensión aproximada de los glaciares durante el UMG.

129

Figura 2.2. Estaciones de muestreo (círculos) y estaciones con presencia de *Aegla alacalufi* (círculos negros). En la sección (A) se incluyen las cuencas entre Ralún y Campos de Hielo Norte, mientras que en la sección (B) se muestran las cuencas desde Campos de Hielo Sur y Tierra del Fuego. Además, se muestra la distribución de haplotipos de la especie *A. alacalufi* a través de gráficos circulares basados en la proporción (%) de individuos que presentaron un determinado haplotipo. El tamaño de cada fracción es proporcional al % de individuos que presentaron un haplotipo. Los haplotipos exclusivos de cada población no fueron coloreados, mientras que los haplotipos compartidos pueden ser identificados con los colores rojo, azul, verde y amarillo.

130

Figura 2.3. Variación de la diversidad beta respecto a la latitud y la longitud, las variables que explicaron mayormente los patrones comunitarios en el análisis "BEST". Las figuras a, c y e muestran la relación entre la longitud y β_{sor} , y sus componentes β_{sim} y la disimilitud debida al anidamiento (β_{nes}), respectivamente. Las figuras b, d, y f, muestran la relación entre la latitud y las mismas variables de diversidad. Se muestra el coeficiente de determinación para b y f, derivados de una regresión no lineal "piecewise" y el coeficiente de correlación de Spearman (Rho) para d, la significancia estadística (p) y una línea de tendencia de los datos.

131

Figura 2.4. Patrón de variación de la diversidad beta respecto a la distancia geográfica entre dos cuencas. a) Disimilitud de Sorensen (B_{sor}), 4b) Disimilitud de Simpson (B_{sim}) y 4c) Disimilitud debida al anidamiento (B_{nes}). Se muestran los coeficientes de correlación de Spearman (Rho) para a) y b), y el valor del coeficiente de determinación para una regresión no lineal “piece-wise” para c), la significancia estadística (p) y una línea de tendencia para los datos. **132**

Figura 2.5. A) Localización de las poblaciones de *Aegla alacalufi* que fueron analizadas, donde cada color corresponde a los grupos identificados por SAMOVA. Continente Norte: Ralún, Cochamó, Chaica, Santa Bárbara, Amarillo, Yelcho, Palena, Rosselot; Islas Norte: Linao, Coincom Guafo, Ipún, Guamblin; Patagonia Austral: Riesco y Duque de York; Continente Sur: Taitao. Con una línea amarilla se muestra la extensión aproximada del UMG. B) Escalamiento Multidimensional No Paramétrico (nMDS) basado en una matriz de distancia genética (Fst) para las 17 poblaciones de *Aegla alacalufi* empleando como factor los grupos de haplotipos resultantes del SAMOVA. **133**

Figura 2.6. Variación de la distancia genética (Fst) respecto a la longitud (a), latitud (b) y distancia geográfica (c). En el caso de la longitud y la distancia geográfica se muestran los coeficientes de determinación (R^2) para una regresión no lineal (“piecewise regression”). Para la latitud se muestra el coeficiente de correlación de Spearman (Rho). **134**

Figura 2.7. Patrones de variación espacial en la diversidad beta genética de *Aegla alacalufi* en relación a la longitud y la distancia geográfica. Para la longitud se muestran los valores de R^2 para la regresión no lineal (piecewise) obtenidos con a) la disimilitud genética de sorensen (β_{sor-g}), c) la disimilitud genética de Simpson (β_{sim-g}) y e) la disimilitud debida al anidamiento (β_{nes-g}). Además, se muestran los valores de los coeficientes de correlación de Spearman (Rho) para las relaciones entre la distancia geográfica y la diversidad beta (7b, d y e), y los valores de significancia estadística (p). **135**

Figura 2.8. Variación de la diversidad genética y comunitaria. Se muestran sólo las correlaciones estadísticamente significativas. La distancia genética se correlaciona negativamente con la similitud de Jaccard (7a), mientras que con la diversidad beta (7b) y reemplazo de especies (7c) existe una correlación positiva. También se muestran las correlaciones entre distintos parámetros de la diversidad beta comunitaria y genética (8d-f). **136**

INDICE DE TABLAS

CAPÍTULO 1

SECCION 1.1

Tabla 1.1.1 Listado de especies recolectadas, clasificadas según la capacidad de dispersión de los estados adultos. Para cada taxa se indican las islas o cuencas hidrográficas en las cuales fueron registradas. Estas son las siguientes (ordenadas de Norte a Sur): Chi= Is. Chiloé, Yel= río Yelcho, Pal= río Palena, Gua= Is. Guamblin, Cis= río Cisnes, Ays= río Aysén, Bak= río Baker, Yor= Is. Duque de York, Bra= río Bravo, PNAA= ríos del Parque Nacional Alberto d'Agostini. Los números entre paréntesis corresponden a las especies indicadas en la figura del análisis de PAE. **68**

Tabla 1.1.2. Análisis comparativo del anidamiento de especies de paleorefugios y otras áreas de la Patagonia chilena. **70**

Tabla 1.1.3. Principales características que presentan los peleorefugios y neorefugios definidos en la Patagonia chilena. **71**

SECCION 1.2

Table 1.2.1. Ubicación geográfica y tipo de macrohábitat en los cuales se registró a las especies *Aegla alacalufi* y *Aegla neuquensis*. Lat.: Latitud, Long.: Longitud, Elev.: Elevación (m.). Los ríos fueron clasificados según macrohábitat: C (costero), L (desagüe lago), M (montaña), K (kárstico), and SP (semi-pampeano). **89**

CAPÍTULO 2

Tabla 2.1. Características ambientales de 20 cuencas que fueron estudiadas para determinar la diversidad α y β de macroinvertebrados bentónicos en ríos de la Patagonia Chilena. El grado de aislamiento relativo es indicado como "I" si la cuenca muestreada se encuentra en una isla, o como "C" si se ubica en el continente. **127**

Tabla 2.2. Ubicación geográfica, altitud (km.) y distancia a la Cordillera de Los Andes (km.), tamaño muestral (n), número de haplotipos (K) en cada población muestreada. También se especifican los haplotipos registrados en cada población, destacándose en negrita los haplotipos compartidos. En las últimas columnas se muestra la diversidad genética (H) y nucleotídica, y la desviación estándar (SD). CN: Continente Norte; IS: Islas; CS: Continente Sur; PA: Patagonia Austral. **128**



AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer sinceramente a todos quienes contribuyeron a la materialización de esta tesis. Agradezco al Dr. Claudio Valdovinos por la motivación y el apoyo recibido desde que inicié mi formación como investigadora en pregrado. También agradezco a quienes han sido parte del Laboratorio de Biodiversidad y Conservación de Sistemas Acuáticos del Centro EULA: M. Azócar, C. Moya, G. Mancilla, M. Henríquez, M. Jiménez, P. Pedreros, J. Salvo, A. Kiessling y A. Moraga, por su amistad y colaboración durante las campañas de muestreo y el trabajo de laboratorio.

También quiero dar las gracias a mis padres, los primeros naturalistas que conocí, a mis hermanas y hermano, a mi compañero de vida y a nuestro hijo Salvador, por su amor incondicional que ha sido mi fortaleza siempre. También agradezco a mis amigos, por su cariño y apoyo en todo momento.

Quiero expresar mi gratitud a CONAF-Provincia Última Esperanza, por la invitación a estudiar la fauna dulceacuícola de la RN Alacalufe y PN Bernardo O'Higgins, especialmente a Jovito González y a la tripulación de la Yepayek. Agradezco a la Armada de Chile, por transportarnos hasta el PN Isla Guambin y a la Península de Taitao para obtener las muestras de macroinvertebrados. A Waldo San Martín por su indispensable apoyo logístico en terreno. Este trabajo fue financiado por FONDECYT (Proyectos 1050576, 1070513), y CONICYT, a través de Becas Doctorado en Chile, CONICYT AT-24090205, Asistencia a eventos en el extranjero, y por Becas Chile a través del Programa de Pasantías Doctorales en el Extranjero.

También quisiera realizar un reconocimiento especial al Dr. Carlos Jara, por contribuir a mi fascinación por los aéglidos, y a la Dra. María Mardones de quien aprendí a observar e interpretar las formas abruptas del paisaje patagónico.

Además, agradezco especialmente a los profesionales del Laboratorio de Herpetología y al Laboratorio de Microecología y Evolución de Vertebrados, de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción, por toda la ayuda brindada.

También quiero agradecer al Phoenix Lab del Ecology Group de la Universidad de Massey de Palmerston North, Nueva Zelanda, por su ayuda con el trabajo realizado con *Aegla alacalufi* y *Klapopteryx kuscheli*, especialmente, a Mariana Bugarella, Juan Carlos García, Trish McLenachan, Steve Trewick y Mary Morgan.

RESUMEN

La historia climática de la Patagonia Occidental ha estado marcada por las glaciaciones pleistocénicas, que constituyen el principal factor promotor de la biodiversidad en esta ecorregión. Los estudios filogeográficos han permitido dilucidar que durante los ciclos glaciales las especies respondieron cambiando su rango de distribución hacia el norte y el este no glaciado, y persistiendo en uno o más refugios glaciales, desde donde recolonizaron el territorio previamente glaciado, dependiendo de la capacidad de dispersión de las especies. Además, es necesario distinguir entre paleorefugios, remanentes de hábitats o poblaciones ampliamente distribuidas que luego fueron fragmentadas por las glaciaciones, y neorefugios, que son nuevos hábitats o poblaciones en el paisaje donde estuvieron ausentes. Ambos son considerados refugios, ya que soportan comunidades o poblaciones incapaces de sobrevivir en otra parte del paisaje.

Aunque existen bastantes antecedentes acerca de las respuestas especie-específicas frente a los cambios climáticos del pasado, los taxa dulceacuícolas requieren una mayor priorización en el desarrollo de estrategias de conservación que permitan hacer frente al elevado grado de amenaza y vulnerabilidad que presentan, y que además se verá incrementado debido al cambio climático antropogénico. Al respecto, los refugios glaciales son entendidos como áreas que estuvieron desacopladas del contexto climático regional pasado debido a condiciones específicas del hábitat, y también se consideran resilientes al cambio climático, por lo que se sugieren como refugios climáticos de la biodiversidad a gran escala temporal, especialmente en relación a su alto potencial para mantener el pool de especies de una región a pesar de las proyecciones climáticas.

En este estudio se identificaron tres zonas de endemismo, basadas esencialmente en especies voladoras: 1) Isla de Chiloé sustentada por los plecópteros *Pictetoperla brundini* y *Neuroperlopsis patris*, los efemerópteros *Nousia bella*, *Penaphlebia vinosa* y *Siphonella ventilans*, los aéglidos *Aegla abtao* y *A. araucaniensis*, y el parastácidae *Samastacus spinifrons*; 2) cuenca del río Aysén, sustentada por el plecóptero *Ceratoperla fazi* y el cangrejo *Aegla neuquensis*.; 3) cuenca del Baker, sustentada por el plecóptero *Klapopteryx sp.* y el efemeróptero *Andesiops peruvianus*. También se evidenció un importante patrón longitudinal en la diversidad comunitaria y genética de macroinvertebrados, que disminuye hacia el este de la Patagonia. En el margen insular patagónico se registró una mayor proporción de especies endémicas y también no voladoras, que son utilizadas como indicadores de paleorefugios, y una diversidad beta

más elevada que en las cuencas continentales. Además, la diversidad beta se encuentra determinada por el reemplazo espacial de especies ($B_{SIM-C}=0.7$) y haplotipos ($B_{SIM-G}=0.99$), y a pesar de que existe un patrón anidado en las cuencas estudiadas, éste no tiene una incidencia mayor en la diversidad beta. Además, B_{sim-c} tiende a disminuir hacia el este y cuando la distancia geográfica entre cuencas aumenta, mientras que B_{nes-c} presenta una tendencia no monótona en la que decae hacia el norte y el sur, cuando las cuencas están muy próximas y distantes entre sí. B_{sim-g} disminuye hacia el este, y junto a B_{nes-g} incrementan a medida que aumenta la distancia geográfica. En relación a la distancia genética (F_{st}), ésta disminuye hacia el este y el norte del territorio, e incrementa con la distancia geográfica. Lo anterior, tiene una alta relevancia dado que el reemplazo espacial está asociado al aislamiento de especies y haplotipos, mientras que el anidamiento se relaciona con las migraciones y flujo génico.

De acuerdo a estos resultados, los paleorefugios estarían asociados a las áreas más expuestas al océano pacífico que fueron parcialmente cubiertas por los glaciares (o no glaciadas) durante el UMG, donde las poblaciones persistieron durante los avances glaciales y posteriormente han permanecido aisladas debido a las barreras para su dispersión (e.g. salinidad). Además, también es posible identificar que las cuencas (Palena, Yelcho, y Aysén) han actuado como paleorefugios y neorefugios, y otras como neorefugios solamente (Baker). Paleorefugio debido al aislamiento de *A. alacalufi* y a la presencia de especies endémicas voladoras; neorefugio dada la presencia del crustáceo de origen atlántico *A. neuquensis* y/o la mayor proporción de especies voladoras. Estas cuatro cuencas continentales, más las islas Guambín, Chiloé y Duque de York, se proponen como áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad dulceacuática debido a su rol como refugios para la diversidad dulceacuícola en el pasado, y su potencial para ser refugios climáticos en el escenario de cambio climático proyectado para la Patagonia chilena. Los refugios son propuestos como una aproximación de adaptación al cambio climático que debiese ser integrada en los planes de conservación de la biodiversidad patagónica.

Palabras clave: Refugios glaciales, refugios climáticos, Aeglidae, conservación, diversidad dulceacuícola, Patagonia, diversidad beta.

ABSTRACT

The climate history of Western Patagonia has been marked by the Pleistocene glaciations, which are the main factor promoting biodiversity in this ecoregion. Phylogeographic studies have elucidated that during glacial cycles species responded by changing their range towards north and east not glaciated, and persisting in one or more glacial refugia, where they recolonized previously glaciated territory, depending on the capacity of species dispersion. Furthermore, it is necessary to distinguish between palaeorefugia, remnants of habitats or populations widely distributed that then were fragmented by glaciations, and neorefugia, which are new habitats or populations in the landscape where they were absent. Both are considered refuges, and supporting communities or populations unable to survive in another part of the landscape.

Although there are plenty of background information about the species-specific responses to climate changes in the past, freshwater taxa require greater prioritization in the development of conservation strategies to counteract high level of threat and vulnerability of them, and also It will be increased due to anthropogenic climate change. In this regard, the glacial refugia are understood as areas that were disengaged last regional climate context due to specific habitat conditions, and are also considered resilient to climate change, which are suggested as climate refugia for biodiversity on a long term, especially in relation to its high potential to maintain the pool of species in a region despite climate projections.

In this study, three areas of endemism, based essentially on flying species were identified: 1) Chiloé island, supported by stoneflies *Neuroperlopsis patris* and *Pictetoperla brundini*, mayflies *Nousia bella*, *Penaphlebia vinosa* and *Siphonella ventilans*, the aeglids *Aegla abtao* and *A. araucaniensis* and the Parastacidae *Samastacus spinifrons*; 2) Aysen river basin, supported by the stonefly *Ceratoperla fazi* and crab *Aegla neuquensis* ; 3) Baker river basin, supported by the stonefly *Klapopteryx* sp. and mayfly *Andesiops peruvianus*. We also found a major longitudinal pattern in the community and genetic diversity of macroinvertebrates, which decreases toward continental área of Western of Patagonia. A greater proportion of endemic species and flightless species, which are used as indicators of palaeorefugia, and a higher beta diversity in inland basins, were recorded in the insular Patagonian margin. In addition, beta diversity is determined by the species and ($\beta_{SIM-C} = 0.7$) and haplotypes turnover ($\beta_{SIM-G} = 0.99$), and although there is a nested pattern in the basins studied, it does not have an great incidence in beta diversity. In addition, β_{sim-c}

tends to decrease eastward as the geographical distance between basins increases while $\beta_{\text{nes-c}}$ has a non-monotonic trend in which decays to the north and the south, and when the distance between two basins increases and decreases significantly. $\beta_{\text{sim-g}}$ decreases towards the east and it also rise with increasing geographic distance, like $\beta_{\text{nes-g}}$. Regarding the genetic distance (F_{st}), it decreases towards the east and north of the territory, and increases with the geographic distance. This is specially highlighted since the spatial turnover is associated with the geographical isolation in haplotypes, populations and species while nesting is related to migration and gene flow among populations.

According to these results, palaeorefugia áreas are located at islands exposed to the Pacific Ocean which were partially covered by glaciers (or not glaciated) during the LGM, where populations persisted during glacial advances and subsequently have been isolated due to barriers to dispersion (e.g. salinity). In addition, inland basins (Palena, Yelcho, and Aysen) have acted as paleorefugios and neorefugios, and others basins (Baker) like neorefugios exclusively. Palaeorefugia is inferred mainly due to isolation of *A. alacalufi* and presence of endemic flying species, and neorefugia given the presence of Atlantic-origin crustacean *A. neuquensis*, and / or the higher proportion of flying species. Accordingly, these four patagonian inland basins, plus Guamblin, Chiloé and Duque de York islands, are proposed as priorities for conservation of patagonian freshwater biodiversity because of its role as refugia for many species in the past, and its potential to be refugia for biodiversity in the projected climate change scenario for the Chilean Patagonia. These climate refugia are proposed as an approach for adapting to climate change that should to be integrated in the plans of the Patagonian biodiversity conservation.

Key words: Glacial refuge, climate refugia, Aeglidae, conservation, freshwater biodiversity, Patagonia, beta diversity.

INTRODUCCIÓN

Patagonia es una de las ecorregiones dulceacuícolas de mayor relevancia a nivel mundial debido a que su historia y biota son altamente singulares. La conservación de esta ecorregión es un desafío dado que está dividida longitudinalmente por la Cordillera de Los Andes con la consecuencia de que existen dos áreas que exhiben características ambientales contrastantes: Una extensa zona estepárica, al sur de los 35°S, en el este de la cordillera andina que alcanza la costa atlántica, y una zona boscosa, al sur de los 41°S, en el oeste de esta cordillera (Abell et al. 2002).

La vertiente occidental de la ecorregión patagónica de Abell et al. (2002), forma parte de las prioridades globales de conservación (Brooks et al. 2006), por considerarse una de las últimas áreas en el mundo que tiene un bajo grado de intervención humana dado que conserva gran parte de los bosques originales, abarca un área de al menos 10000 km² con ausencia de conectividad terrestre, desarrollo industrial y urbano, y registra una de las densidades poblacionales más bajas dentro de la zona templada del mundo (Sanderson et al. 2002, Mittermeier et al. 2003, Rozzi et al. 2012, Ellis & Ramankutty 2008, Moya et al. 2009).

La historia climática de la Patagonia Occidental ha estado marcada, característicamente, por las glaciaciones pleistocénicas, siendo una de las ecorregiones más impactadas en el hemisferio sur (Ehlers & Gibbard 2007; Naruse & Aniya, 1995). Los ciclos glaciales de ese periodo han sido bien documentados (Rabassa & Clapperton 1990; McCulloch et al. 2000), y se incluye: (1) La Gran Glaciación Pleistocénica (~1.1 m.a. A.P), (2) la Glaciación más fría del Pleistoceno (~ 0.7 m.a), (3) la Última Glaciación de Patagonia Sur (~180 k.a AP), y (4) el Último Máximo Glacial (LGM, ~26-17,5 k.a A.P).

Los distintos ciclos glaciales descritos, remodelaron los ambientes previamente modificados por la orogenia andina durante el Mioceno temprano (23-16 m.a), dando lugar a un paisaje idiosincrático, dominado por relieves montañosos abruptos, fiordos, y extensos Campos de Hielo (Niemeyer et al. 1984). Además, esta área incluye uno de los sistemas hídricos más complejo de Sudamérica y uno de los menos intervenidos del mundo (Carrasco *et al.*, 2002), donde la diversidad de ecosistemas acuáticos constituye un valioso patrimonio ambiental (Niemeyer & Cereceda, 1984; Valdovinos, 2004). En este territorio, existen cuatro grandes cuencas hidrográficas con ríos caudalosos trasandinos

de régimen mixto (Palena, Cisnes, Aysén y Baker), dos cuencas con alimentación glacial (Pascua, Bravo y Serrano), e innumerables pequeñas cuencas costeras localizadas tanto en la zona continental como en los cientos de islas del archipiélago patagónico.

Los profundos cambios ambientales asociados a la dinámica glacial pleistocénica tuvieron un rol fundamental en la estructura de la biota dulceacuícola, llegando a ser el principal promotor de la biodiversidad en esta ecorregión. A partir de los estudios filogeográficos realizados mayoritariamente en peces de agua dulce, se conoce que las especies fueron forzadas a migrar hacia las áreas no glaciadas en el norte, en ambas vertientes de la Cordillera Andina, o a persistir en distintos tipos de refugios durante los periodos de avance, y a recolonizar las áreas previamente glaciadas, una vez que los glaciares retrocedieron (Vera-Escalona et al. 2015, Zemplak et al. 2008, 2011, 2011, Barber et al. 2012, Ruzzante et al. 2006, 2008, 2011, Xu et al. 2009, Pérez-Losada et al. 2011, Valdovinos et al. 2010).

Producto de lo anterior, la biota dulceacuícola de la Patagonia Occidental es significativamente menos diversa si es comparada con la zona central (Habit et al. 2006, Valdovinos et al. 2006a, Palma & Figueroa 2008, Palma 2011, Dyer 2000). Sin embargo, es un componente distintivo que tiene una historia biogeográfica particular que deriva en una alta proporción de endemismo presentes en prácticamente todos los órdenes (i.e. especies no compartidas con otras cuencas del resto de Chile). Dentro de los grupos más estudiados, la ictiofauna presenta una especie endémica (no compartida con el resto de provincias ictiológicas de Chile) (Habit et al. 2012, Vila et al. 2006), mientras que el macrozoobentos registra cuatro especies endémicas de Bivalvia (Sphaeriidae, Parada & Peredo 2006, 2008), 17 especies de Gastropoda (Valdovinos 2006b), tres especies de Coleoptera (Jerez & Moroni 2006), tres especies de Ephemeroptera (Camouseight 2006), cinco especies de Plecoptera (Vera & Camouseight 2006, Palma & Figueroa 2010), y 4 especies de Crustacea (Jara et al 2006, Oyanedel et al. 2011, Jara 2013).

Estado de conservación de la biota dulceacuícola de la Patagonia Oeste

A pesar de que la Patagonia Oeste forma parte de una de las áreas prioritarias para la conservación (Sanderson et al. 2002), la biodiversidad acuática presenta un gran número de amenazas para su conservación, las cuales han incrementado su magnitud persistentemente durante las últimas décadas. La invasión de especies es una de las amenazas documentadas más importantes para los sistemas acuáticos de la Patagonia

Occidental. En el caso de los peces invasores presentes en esta ecorregión, los salmónidos fueron introducidos hace más de un siglo con fines recreativas, y más actualmente, algunas especies han logrado establecerse producto de la acuicultura (Habit et al. 2012), por lo cual es posible encontrar cuencas con una alta proporción en el número de especies ícticas exóticas (Habit et al. 2012), llegando a ser las especies de mayor frecuencia en algunos ríos y lagos (Habit et al. 2015). Otra especie dulceacuícola invasora con efectos documentados sobre estos ecosistemas es el castor en Magallanes registrando alteraciones en la estructura comunitaria de macroinvertebrados bentónicos (Anderson et al. 2005), y más recientemente se ha constatado la presencia de *Didymosphenia* en varias cuencas continentales patagónicas (Reid & Torres 2013).

Por otro lado, los efectos del cambio climático global constituyen otra gran amenaza para la biodiversidad acuática patagónica (Mancilla et al. 2012), debido a que para esta ecorregión se proyecta un ascenso en la línea de nieve producto del incremento de la temperatura, y un aumento en las precipitaciones y la fusión glacial. Aunque la tasa de los cambios ambientales es distinta a lo largo de esta ecorregión, se esperan alteraciones drásticas en todos los componentes de la biodiversidad, especialmente en aquellas cuencas de alimentación glacial, y donde ya existen otros estresores como los descritos antes, tal como ha sido constatado en otras regiones del mundo (Finn et al. 2014, Pauls et al. 2013, Bálint et al. 2011).

Áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad dulceacuícola patagónica chilena

Gran parte de la Patagonia Chilena está incluida en el sistema de áreas protegidas (SNASPE) y por iniciativas privadas, y en total un poco más del 70% de la superficie de esta ecorregión (fig. 1). Sin embargo, su funcionalidad no es congruente con elevado valor ambiental de la biodiversidad dulceacuícola y no se observan acciones coordinadas que tiendan a la protección efectiva de esta área (e.g. Martínez-Harms & Gajardo 2008, Pauchard & Villarroel 2002).

Al respecto, dadas las proyecciones del cambio climático en este territorio, el interés por generar medidas a largo plazo para la protección de la biodiversidad frente al cambio climático es creciente y urgente, como en muchas regiones templadas del mundo. Al respecto, los refugios glaciales son entendidos como áreas que estuvieron desacopladas del contexto climático regional pasado debido a condiciones específicas del hábitat físico,

y también inherentemente resilientes al cambio climático por lo que se sugieren como refugios climáticos de la biodiversidad a gran escala temporal (Keppel et al. 2012, Taberlet & Cheddadi 2002, Tzedakis et al. 2002), especialmente en relación a su alto potencial para mantener el pool de especies de una región a pesar de las proyecciones climáticas. En este contexto, los refugios son propuestos como una aproximación de adaptación al cambio climático que debiese ser integrada en los planes de conservación de la biodiversidad (Keppel et al. 2012, Dobrowski 2011, Groves et al. (2012).

Los refugios glaciales son áreas relativamente reducidas que no fueron cubiertas por los glaciares a fines del Pleistoceno y que albergaron hábitats adecuados para varias especies patagónicas. Al respecto, a través de estudios filogeográficos, se han identificado algunas áreas que potencialmente funcionaron como centros de dispersión postglacial. El área noreste de la isla de Chiloé, Tierra del Fuego y los archipiélagos, son las áreas más relevantes en este sentido, ya que son propuestas como áreas refugiales para varias especies de vertebrados terrestres, incluyendo especies arbóreas que son tan importantes para las especies de agua dulce desde el punto de vista energético. Además, desde el punto de vista de la fauna dulceacuícola, los estudios moleculares señalan que las áreas más importantes para la persistencia y colonización de las especies durante los ciclos glaciales, son la subcuenca del lago Riesco (Zemlak et al. 2008), y las islas de Chiloé y Guambelin (Xu et al, 2009). Además, también se ha propuesto que la distribución geográfica de las especies de baja vagilidad, como los crustáceos del género *Aegla*, reflejarían en gran parte su distribución previa al UMG debido a que sus requerimientos de hábitat específicos y pobres mecanismos de dispersión disminuyeron la probabilidad de que las especies se desplazaran en respuesta a los cambios ambientales (Jara 1996, Valdovinos et al. 2010). Sin embargo, los efectos de las glaciaciones sobre el resto de las especies de la macrofauna bentónica son prácticamente desconocidos.

Patrones espaciales de la biodiversidad y su relación con las glaciaciones del Pleistoceno

Comprender los patrones y procesos de la biodiversidad es fundamental para mejorar las estrategias de conservación de los ecosistemas dulceacuícolas (e.g. Abell et al. 2015, Forest et al. 2015, Carvalho et al. 2015). Los patrones de variación espacial de la biodiversidad en sus distintos niveles de organización (e.g. diversidad genética, distribución de especies y composición comunitaria) reflejan en distinto grado los efectos

de las condiciones ambientales históricas y contemporáneas de una ecorregión (Leprieur et al. 2011; Bonada et al. 2009; Ricklefs 2004, Hawkins et al. 2003).

Recientemente, uno de los focos en el estudio de los patrones de la biodiversidad ha sido integrar la diversidad genética intraespecífica y las variaciones interespecíficas en la composición comunitaria, puesto que permite obtener herramientas valiosas para comprender los mecanismos que controlan la biodiversidad. Esta aproximación ha sido aplicada en ríos (Bonada et al. 2009, Sei et al. 2009, Finn et al. 2011, Finn & Poff 2011; Schultheis et al. 2012; Finn et al. 2014) con el objetivo de disminuir las limitaciones asociadas a los estudios genéticos y comunitarios que, separadamente, podrían subrepresentar la historia de una ecorregión o no considerar el efecto de las variables ambientales actuales en los patrones detectados.

Paleorefugios, neorefugios y endemismo de macroinvertebrados bentónicos en Patagonia

La historia climática del Pleistoceno provocó repetidas fluctuaciones en la distribución de hábitats y especies, permitiendo la formación de hábitats parecidos a islas y el aislamiento de poblaciones. Según Nekola (1999), ello ha ocurrido a través de dos procesos contrastantes. Ellos pueden representar paleorefugios, los cuales son remanentes de hábitats o poblaciones alguna vez ampliamente distribuidas, y que luego fueron fragmentadas, o pueden corresponder a neorefugios, que corresponden al desarrollo de nuevos hábitats o poblaciones en el paisaje donde estuvieron previamente ausentes. Más específicamente, los paleorefugios representan hábitats y poblaciones más antiguas que la matriz biológica circundante, mientras que los neorefugios son más jóvenes que esta matriz (Nekola, 1999). Ambos tipos son considerados refugios, ya que soportan comunidades o poblaciones incapaces de sobrevivir en otra parte del paisaje (*i.e.* Pielou, 1979).

Al respecto, diferentes taxa tuvieron diferentes respuestas a las fluctuaciones climáticas del pasado. Por ejemplo, mientras algunas plantas terrestres parecen haber sobrevivido en pequeños paleorefugios australes durante el último avance glacial (Muellner *et al.*, 2005), las poblaciones de roedores actuales han sido el resultado de recolonización de zonas más al norte no glaciadas (Palma *et al.*, 2002), constituyendo probablemente neorefugios. De la misma forma, algunas poblaciones de peces habrían sobrevivido en cuencas no glaciadas correspondiendo a paleorefugios (*i.e.* *Galaxias platei*, *Galaxias*

maculatus, *Percichthys trucha*), o también en neorefugios, donde las poblaciones que se mantuvieron fuera del área glaciada en el norte de la Patagonia y noreste de los Andes (i.e. *Galaxias platei*) (Zemlak et al. 2008, 2010, Ruzzante et al. 2008). En el caso de los invertebrados, estos aspectos son prácticamente desconocidos, excepto por el aporte de Xu et al. (2009), en cuyo trabajo se señala a la isla de Chiloé como una zona donde habría persistido algunas poblaciones de *Aegla alacalufi*, correspondiendo a un paleorefugio de acuerdo a Nekola (1999).

El conocimiento detallado de la distribución de los patrones espaciales de diversidad biológica, permite su interpretación biogeográfica identificando áreas naturales que concentren por una parte la mayor cantidad de taxa endémicos y por otra, que estos endemismos reflejen la historia evolutiva de la diversidad y su relación con biotas ancestrales. Entre los métodos utilizados por la biogeografía histórica, el análisis de parsimonia de endemismos (Parsimony Analysis of Endemicity = PAE) (Morrone, 1994, Escalante & Morrone 2003, Oyanedel et al., 2008) permite clasificar áreas o localidades de acuerdo a taxa compartidos (Morrone & Crisci, 1995) y al mismo tiempo, detectar áreas con concentración de especies endémicas (Posadas, 1996; Posadas & Miranda-Esquivelz, 1999, Cavieres et al., 2001, 2002). Los taxa endémicos son aquellos que están delimitados a algún lugar geográfico específico y pueden considerarse como la diversidad biológica única de un lugar (Cavieres et al., 2001). Por el hecho de tener un rango de distribución restringido, los taxa endémicos tienen mayores probabilidades de extinguirse (Myers et al., 2000), por lo cual la delimitación de áreas de endemismo es fundamental para formular estrategias dirigidas al uso sustentable y la conservación de la biodiversidad (Szumik et al., 2002). En este contexto, PAE corresponde a una poderosa herramienta biogeográfica para la identificación paleorefugios, neorefugios y en general de “hotspots” de biodiversidad (Garraffoni et al., 2006). Esta metodología ha sido usada recientemente por Oyanedel et al., (2008), y Valdovinos et al., (2010), en el estudio de los patrones de distribución de la biota dulceacuícola chilena.

Diversidad beta de macroinvertebrados bentónicos

El grado de variación espacial en la composición de especies se conoce como diversidad beta (Whittaker 1960, 1972), y refleja dos fenómenos opuestos en las comunidades: Anidamiento y reemplazo espacial de especies (Harrison et al. 1992, Baselga et al. 2007, 2008, Baselga 2010). El anidamiento es un patrón no azaroso en la distribución que se

debe a las diferencias en la tasa de extinción y la capacidad de dispersión que presentan las especies, en comunidades con un origen biogeográfico común (Patterson & Brown 1991, Hausdorf & Hennig 2003, Gaston & Blackburn 2000). De este modo, las áreas geográficas que presentan un menor número de especies forman subconjuntos de las áreas con mayor riqueza específica (Wright & Reeves 1992, Ulrich & Gotelli 2007). El segundo fenómeno implica la sustitución espacial de unas especies por otras, como consecuencia de un ordenamiento ecológico a lo largo de gradientes ambientales, o también ordenamientos espaciales que responden a las dinámicas históricas que involucran más de una especie con distribución regional (Qian et al. 2005).

Tradicionalmente, la diversidad beta ha sido utilizada como una medida de la variabilidad en la composición de especies entre sitios o comunidades (Whittaker 1960). Sin embargo, la diversidad beta también puede ser utilizada para medir la variabilidad en la composición genética entre poblaciones (Diniz-Filho et al. 2012). Al igual que en el análisis de la diversidad beta comunitaria, la disimilitud de Sorensen (B_{SOR} o Sorensen 1948) puede ser fraccionada en un componente debido al reemplazo de haplotipos entre poblaciones (β_{SIM} o disimilitud de Simpson, Simpson 1943), y un componente que representa las disimilitudes en la composición de haplotipos causada por el anidamiento entre poblaciones (β_{NES} o componente resultante del anidamiento; Baselga 2010, 2012, Legendre 2014).

La diversidad beta complementa las mediciones de distancia y diversidad genética (e.g. F_{st} y H) cuando varios escenarios pueden generar un mismo patrón de diversidad y diferenciación genética entre poblaciones, e.g. si F_{st} es similar entre poblaciones y la diversidad de éstas es alta. β_{sim} permite cuantificar la contribución de los haplotipos exclusivos que sería un indicador de mutación y deriva (Slatkin 1985), mientras que β_{nes} cuantifica el aporte de los haplotipos compartidos. Además, es posible predecir que una mayor contribución de haplotipos exclusivos (β_{sim}) a la diversidad beta (β_{sor}) podría ser un indicador de aislamiento, mientras que una mayor contribución de haplotipos compartidos (β_{nes}) podría estar indicando que las diferencias entre las poblaciones podrían ser atribuidas principalmente a la existencia de migración (Liggins et al. 2015).

Por otro lado, los estudios acerca de los factores que estructuran la diversidad de las comunidades dulceacuícolas son escasos, y están centrados en la influencia de las variables ambientales actuales sobre los patrones espaciales en la estructura y composición de las comunidades a una escala espacial de cuenca hidrográfica (Oyanedel

et al. 2008, Habit et al. 2010, 2012, Moya et al. 2010; Moorman et al. 2010). De manera aún más incipiente, los estudios comunitarios a escala regional destacan la importancia de las variables históricas (glaciaciones, vulcanismo, orogenia andina, conectividad) y los gradientes climáticos actuales en las variaciones en la composición de especies, encontrándose que los patrones actuales de la diversidad de comunidades planctónicas y bentónicas en las latitudes medias-altas son resultado de una recolonización glacial incompleta desde diferentes refugios glaciales (Valdovinos et al 2010, Oyanedel et al. 2008, Ramos-Jiliberto et al. 2009).



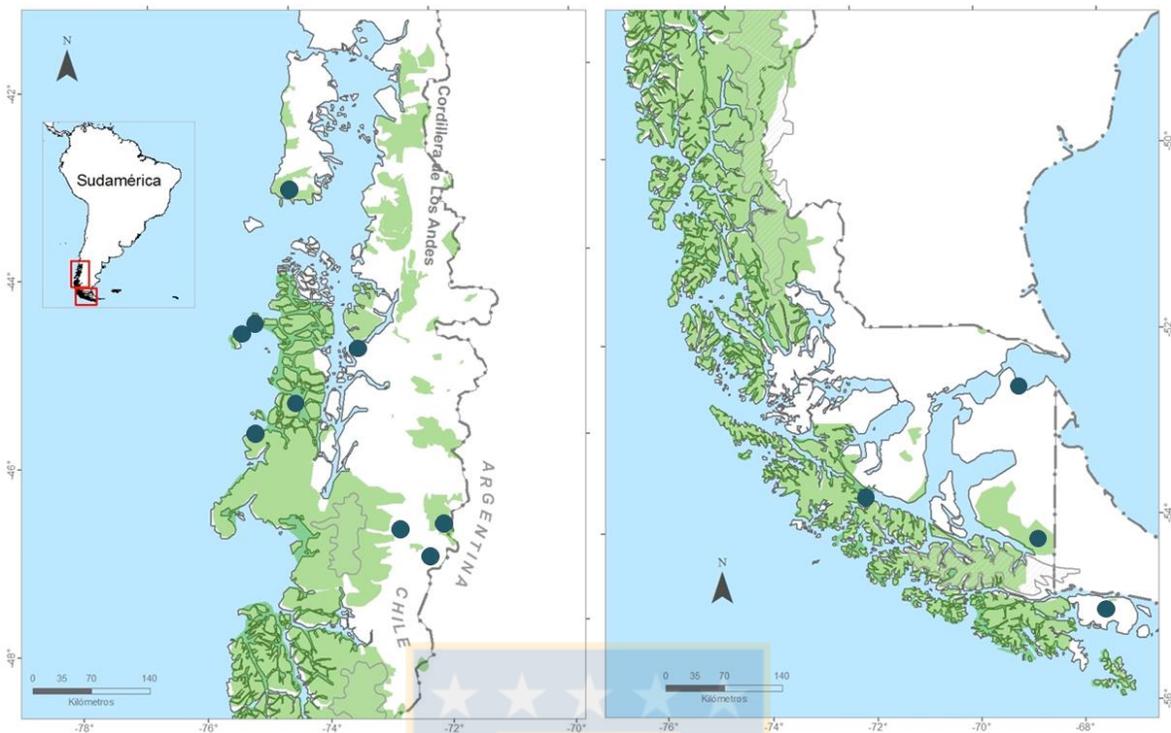


Figura 1. Representación de la superficie (verde) que se encuentra incluida en alguna categoría del Sistema Nacional de Áreas Protegidas en Chile (SNASPE). Se muestran también los sitios prioritarios a través de círculos.

HIPÓTESIS

La diversidad de macroinvertebrados fluviales en la Patagonia sigue un patrón de variación espacial predominantemente longitudinal asociado a la presencia de múltiples refugios que permitieron la persistencia de las especies durante el Último Máximo Glacial. La diversidad comunitaria (diversidad beta, anidamiento y endemismo) y la diversidad genética de *Aegla alacalufi* (diversidad haplotípica y diversidad beta) es mayor hacia el margen occidental lo cual se asocia a que las actuales islas patagónicas funcionaron como áreas refugiales durante la última glaciación, y solamente las especies de mayor vagilidad lograron recolonizar la Patagonia, una vez que los glaciares retrocedieron.

OBJETIVO GENERAL

Determinar áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad dulceacuícola en la Patagonia chilena, a través de la identificación de refugios glaciales de macroinvertebrados bentónicos empleando aproximaciones comunitarias y genéticas de una especie de baja vagilidad (*Aegla alacalufi*).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Identificar refugios glaciales para macroinvertebrados bentónicos, empleando el análisis de los patrones espaciales de la diversidad comunitaria.
2. Determinar refugios glaciales en macroinvertebrados fluviales integrando el análisis de las variaciones espaciales en la composición de especies y haplotipos de una especie de baja vagilidad (*Aegla alacalufi*).
3. Definir áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad dulceacuícola en base a características biológicas, ecológicas, históricas y grado de amenaza de los ríos patagónicos.

CAPÍTULO 1

Patrones de diversidad en las comunidades de macroinvertebrados bentónicos e implicancias de las especies no voladoras como indicadores de refugios glaciales pleistocénicos en los ríos de Patagonia Occidental



En este capítulo se identifican cinco cuencas como refugios glaciales de alto valor de conservación, en base a la determinación de áreas de endemismo y el análisis de patrones de variación espacial de la diversidad de especies de alta (Plecoptera y Ephemeroptera) y baja vagilidad (Aeglidae y Parastacidae). Se destacan los patrones de distribución de los crustáceos del género *Aegla* y *Parastacus*, y su relación con las áreas que funcionaron como refugios climáticos a fines del Pleistoceno. Con lo anterior, es posible responder los objetivos específicos 1 y 3, relacionados con la identificación de refugios glaciales a partir de análisis de la diversidad comunitaria y la determinación de áreas prioritarias para conservación de la biodiversidad dulceacuícola patagónica.

SECCIÓN 1.1.

Paleorefugios y neorefugios en ríos de Sudamérica Austral: ¿Son el resultado de procesos diferenciales de extinción-colonización?

Claudio Valdovinos^{1,2}, Oscar Parra^{1,2}, Alejandra Oyanedel¹, Andrea Kiessling¹, María C. Jiménez¹, Carolina Moya¹, Jacqueline Salvo¹, Natalia Sandoval¹ & Viviana Olmos¹

¹Centro de Ciencias Ambientales EULA, Universidad de Concepción.
Casilla 160-C, Concepción, Chile.

²Centro de Investigación de Ecosistemas de la Patagonia (CIEP), Coyhaique, Chile.

Valdovinos, C., A. Oyanedel, O. Parra, N. Sandoval & V. Olmos. **(Submitted)**
Paleorefuges and neorefuges in rivers of southern South America: are they the result of differential processes of extinction-colonization? *Freshwater Biology*.

RESUMEN

La Patagonia chilena incluye uno de los sistemas hídricos más complejos de Sudamérica y uno de los menos intervenidos del mundo, los cuales fueron intensamente modelados por la actividad glacial del Cuaternario. Los objetivos de este estudio fueron determinar zonas de endemismo de macroinvertebrados bentónicos fluviales y analizar los patrones de diversidad de organismos de alta (Plecoptera y Ephemeroptera) y baja vagilidad (Aeglidae). Se identificaron tres zonas de endemismo: 1) Isla de Chiloé sustentada por los plecópteros *Pictetoperla brundini* y *Neuroperlopsis patris*, los efemerópteros *Nousia bella*, *Penaphlebia vinosa* y *Siphonella ventilans*, los aéglicos *Aegla abtao* y *A. araucaniensis*, y el parastácidae *Samastacus spinifrons*; 2) cuenca del río Aysén, sustentada por el plecóptero *Ceratoperla fazi* y el cangrejo *Aegla neuquensis*.

Esta última caso correspondería a una población relictual procedente de los ríos de la estepa Argentina, que habría quedado atrapada en la Patagonia chilena, luego que se invirtiera el flujo del cauce del río que originalmente fluía hacia el Atlántico; 3) cuenca del Baker, sustentada por el plecóptero *Klapopteryx sp.* y el efemeróptero *Andesiops peruvianus*. Un marcado cambio latitudinal en la diversidad de especies fue evidente a lo largo del área de estudio ($R = 0.76$, $P < 0.05$), con una disminución monotonía de la riqueza hacia el sur. Igualmente, se observó un marcado gradiente longitudinal con mayores valores de diversidad hacia el este que disminuyen hacia el oeste ($R = 0.77$, $P < 0.05$). La disimilitud de Jaccard se relaciona con la distancia geográfica mostrando una tendencia monotonía negativa dentro de los primeros 400 km. ($R = -0.74$, $p < 0.05$), para luego presentar un quiebre importante y hacerse independiente de ella ($p > 0.05$). Además, las 10 cuencas estudiadas presentaron un patrón anidado altamente significativo ($p < 0.01$). PAE no resultó una herramienta útil para la identificación clara de paleorefugios pero sí de neorefugios. Lo anterior se debe fundamentalmente a la baja diversidad de taxa de baja vagilidad, que difícilmente aporta con más de una sinapomorfía en los sitios estudiados, a diferencia de los de elevada vagilidad.

Los resultados permiten sugerir que para organismos de alta vagilidad (Plecoptera y Ephemeroptera), los acontecimientos históricos tendrían menos influencia que las exigencias ecológicas actuales, en particular de la temperatura. Por el contrario, para especies de baja vagilidad (Aeglidae y Parastacidae), los fenómenos históricos ocurridos en el Cuaternario parecieran tener mayor relevancia y además serían especies más lábiles al impacto de las actividades antropogénicas, debido a sus poblaciones muy

localizadas y fragmentadas.

Palabras clave: Refugios glaciales, Patagonia, fiordos patagónicos, anidamiento, macroinvertebrados



ABSTRACT

Chilean Patagonia includes one of the most complex watershed systems of South America and one of the least disturbed in the world, which were intensely modified by the glacial activity of the Quaternary. The objective of this study was to determine zones of endemism of benthonic and fluvial macroinvertebrates and to analyze the diversity patterns of organisms with high (Plecoptera and Ephemeroptera) and low vagility (Aeglidae). We identified three zones of endemism: 1) Isla de Chiloé, supported by the plecopterans *Pictoperla brundini* and *Neuroperlopsis patris*, the ephemeropterans *Nousia bella*, *Penaphlebia vinosa* and *Siphonella ventilans*, the Aeglids *Aegla abtao* and *A. araucaniensis* and the Parastacidae *Samastacus spinifrons*; 2) the Río Aysén watershed, supported by the plecopteran *Ceratoperla fazi* and the crab *Aegla neuquensis*.

The latter species is a relict population from the rivers of the Argentine steppes, which would have been trapped in the Chilean Patagonia after the flow of the river was reversed (it originally flowed to the Atlantic); 3) the Río Baker watershed, supported by the plecopteran *Klapopteryx* sp. and the ephemeropteran *Andesiops peruvianus*. A marked change in latitudinal species diversity was apparent in the study area ($R = 0.76$, $P < 0.05$), with a monotonic decrease in richness to the south. We also found a marked longitudinal gradient with greater values in the east and lower values in the west ($R = 0.77$, $P < 0.05$). Jaccard's similarity was related to geographic distance, showing a monotonic negative tendency in the first 400 km ($R = -0.74$, $p < 0.05$). The 10 watersheds studied had a highly significant nested pattern ($p < 0.01$). PAE did not prove to be a useful tool for the clear identification of paleorefuges, but was useful for neorefuges. This was mainly due to the low diversity of taxa with low vagility, making it difficult to find more than one synapomorphy in the studied area, in contrast to those of high vagility.

The results suggest that historical events had less influence on organisms with high vagility than current ecological exigencies, particularly temperature. By contrast, for species with low vagility the historical phenomena that occurred in the Quaternary appear to have had greater relevance; these species are also more labile to the impact of anthropogenic activities due to their very localized and fragmented populations.

Key words: Glacial refuges, Patagonia, Patagonian fjords, nesting, macroinvertebrates

INTRODUCCIÓN

Cambios ambientales ocurridos en el pasado, han provocado repetidas fluctuaciones en la distribución de hábitats y especies, permitiendo la formación de hábitats parecidos a islas y el aislamiento de poblaciones. Según Nekola (1999), ello ha ocurrido a través de dos procesos contrastantes. Ellos pueden representar paleorefugios, los cuales son remanentes de hábitats o poblaciones alguna vez ampliamente distribuidas y que se fragmentaron, o pueden corresponder a neorefugios, que corresponden al desarrollo de nuevos hábitats o poblaciones en el paisaje donde estuvieron previamente ausentes. Más específicamente, los paleorefugios representan hábitats y poblaciones más antiguas que la matriz biológica circundante, mientras que los neorefugios son más jóvenes que esta matriz (Nekola, 1999). Ambos tipos son considerados refugios, ya que soportan comunidades o poblaciones incapaces de sobrevivir en otra parte del paisaje (*i.e.* Pielou, 1979). En este artículo se identifican paleorefugios y neorefugios, en ecosistemas dulceacuícolas de islas y cuencas distribuidas en los ca. 1.400 km de la Patagonia chilena, considerando macroinvertebrados fluviales de alta y baja vagilidad. Además se analizan los patrones espaciales de diversidad (riqueza de especies) y composición de especies.

La Patagonia chilena incluye uno de los sistemas hídricos más complejo de Sudamérica y uno de los menos intervenidos del mundo (Carrasco *et al.*, 2002), caracterizada por poseer un frágil y valioso patrimonio ambiental constituido por una gran variedad de ecosistemas lóticos, lénticos y estuarinos (ver Niemeyer & Cereceda, 1984; Valdovinos, 2004). En este territorio, existen cuatro grandes cuencas hidrográficas con ríos caudalosos trasandinos de régimen mixto (Palena, Cisnes, Aysén y Baker), dos cuencas con alimentación glacial (Pascua, Bravo y Serrano) y dos extensos campos de hielo (Campo de Hielo Norte y Campo de Hielo Sur). Además existen cientos de pequeñas cuencas, localizadas tanto en la zona continental como en los cientos de islas del archipiélago patagónico. Se estima que dentro de las cuencas de esta región, aún se encuentran algunos de los pocos lugares de la Tierra donde no hay efectos significativos de las actividades antrópicas sobre su biodiversidad (Mittermeier *et al.*, 2003; Moya *et al.*, 2009). En estos ecosistemas dulceacuícolas todavía quedan vacíos de conocimiento. Sin embargo, en el caso de macroinvertebrados bentónicos fluviales, con los antecedentes existentes se ha podido constatar la presencia de una importante biodiversidad de especies, áreas de endemismo y patrones biogeográficos particulares (Illies, 1969;

Ringuelet, 1961; Valdovinos, 2006; Valdovinos *et al.*, 2010). Sus estructuras habrían sido fundamentalmente el resultado de los acontecimientos históricos del Cuaternario combinados con las exigencias ecológicas actuales de las especies.

Existen evidencias de que cambios ambientales asociados con los ciclos glaciales del Cuaternario han alterado la distribución y estructura genética de la flora y fauna de Norteamérica y Europa (Hewitt, 2000; Hausdorf & Henning, 2003). Sin embargo, existen escasos antecedentes sobre estos efectos en el hemisferio Sur (Ruzzante *et al.*, 2008; Valdovinos *et al.*, 2010). En Sudamérica, la extensión de las glaciaciones variaron significativamente durante el Cuaternario, y hay evidencias de que los glaciares cambiaron los patrones de drenaje, la distribución de los lagos e incluso la posición de la divisoria continental (Glasser *et al.*, 2008). Los glaciares patagónicos estuvieron restringidos principalmente a la Cordillera Principal a lo largo de gran parte de su rango latitudinal, permaneciendo libres de hielo, la costa de Chile hacia el Oeste y parte de la estepa Argentina hacia el Este (Ruzzante *et al.*, 2008).

Los efectos de los repetidos avances y retrocesos glaciales sobre la flora y fauna patagónica, son prácticamente desconocidos. Diferentes taxa probablemente hayan tenido diferentes respuestas. Por ejemplo, mientras algunas plantas terrestres parecen haber sobrevivido al último ciclo glacial en pequeños paleorefugios australes al Oeste de los Andes (Muellner *et al.*, 2005), las poblaciones de roedores actuales han sido el resultado de recolonización de zonas más al norte no glaciadas (Palma *et al.*, 2002), constituyendo probablemente neorefugios. Todavía menos conocidos son los efectos de los ciclos glaciales del Cuaternario sobre la fauna dulceacuícola patagónica. Una excepción corresponde al efecto de estos ciclos sobre la dinámica de algunas poblaciones ancestrales de peces (i.e. *Galaxias platei*, *Percichthys trucha*), inferida a partir de estudios filogeográficos (Ruzzante *et al.*, 2008). En el caso de los invertebrados bentónicos, prácticamente se desconocen sus efectos sobre los patrones espaciales de diversidad, o las rutas de recolonización de las zonas deglaciadas, entre otros aspectos. Oyanedel *et al.*, (2008), realizaron un análisis de los patrones de distribución de la biota pelágica dulceacuícola de las cuencas de Chile (i.e. fitoplancton, zooplancton y peces), sugiriendo que en la actualidad la latitud ejerce una fuerte influencia en la distribución de especies. Además, destacan la importancia del grado de vagilidad de los grupos y el grado de estructuración de la metacomunidad, relacionada con el número de áreas de

endemismos. Un patrón biogeográfico anidado también fue revelado para un subconjunto de la base de datos anterior (Ramos-Jiliberto *et al.*, 2009).

Valdovinos *et al.*, (2010), intentaron identificar áreas de endemismo de macroinvertebrados bentónicos fluviales en la Patagonia chilena, analizando los patrones de diversidad de organismos de alta vagilidad (Plecoptera) y baja vagilidad (Aeglidae). Ellos reconocieron un área de endemismo en la cuenca del río Aysén, y sugieren que en los organismos de alta vagilidad, los acontecimientos históricos tendrían menos influencia que las exigencias ecológicas actuales con comparación con los de baja vagilidad, en los que los fenómenos históricos parecieran tener mayor relevancia. Una gran limitación de este estudio, es que no se consideraron los macroinvertebrados de las islas de los fiordos patagónicos, algunas habrían sido potencialmente peleofugios originados durante las glaciaciones pleistocénicas. En este estudio se analizaron entre la Isla de Chiloé (41°52'S) y la área de Tierra del Fuego (54°35'S), incluyendo parte de las islas de los fiordos del archipiélago patagónico, los patrones actuales de distribución espacial de dos tipos de macroinvertebrados bentónicos que difieren marcadamente en sus capacidades de dispersión: a) especies de alta vagilidad, caracterizados por poseer estados adultos alados y por lo tanto una elevada capacidad de desplazamiento por vía aérea y b) especies de baja vagilidad, que no poseen estados adultos alados. Ello se realiza con el objeto de determinar si los patrones de diversidad y endemismo de estos grupos contrastantes, permiten el reconocimiento de paleorefugios y neorefugios, y poder analizar las posibles causas que los originan.

Dentro de los diversos grupos taxonómicos que habitan los ecosistemas fluviales de la Patagonia, se seleccionaron los Ephemeroptera y Plecoptera como representantes de organismos de alta vagilidad (Sheldon, 1984), y a crustáceos decápodos como organismos de baja vagilidad (Jara *et al.*, 2006). Estos grupos de organismos fueron elegidos de los restantes grupos de macroinvertebrados bentónicos del área (e.g. Trichoptera, Diptera, Odonata, Coleoptera, Amphipoda, Gastropoda), dada su importancia en los ecosistemas patagónicos en términos de diversidad, abundancia y biomasa), además de su adecuado conocimiento taxonómico que permite la identificación de la mayoría de los taxa a nivel de especie, además de disponer de información sobre sus áreas de distribución geográfica y morfometría de los estados adultos, para gran parte de las especies.

Unos de los principales componentes de la fauna de invertebrados de ecosistemas fluviales patagónicos, corresponden a estados ninfales de Plecoptera y Ephemeroptera (Moya *et al.*, 2009). De acuerdo a Vera & Camousseight (2006) y Valdovinos *et al.*, (2010), los Plecoptera de la Patagonia chilena) se encuentran representados por 30 especies del suborden Arctoperlaria Zwick 1969, pertenecientes a seis familias (Eustheniidae, Diamphipnoidae, Austroperlidae, Gripopterygidae, Notonemouridae y Perlidae). Por otra parte, según Campousseight (2006) y Jiménez *et al.*, (*en preparación*), los Ephemeroptera están representados por 27 especies pertenecientes a seis familias: Baetidae, Oligoneuriidae, Oniscigastridae, Nesameletidae, Ameletopsidae y Leptophlebiidae).

Con respecto a los Crustacea Decapoda de ambientes fluviales y lacustres citados para la Patagonia chilena por Jara *et al.*, (2006), ellos mencionan a las familias Parastacidae y Aeglidae. La primera corresponde a una familia típicamente Gondwánica, que en la Patagonia chilena está representada sólo por *Samastacus spinifrons*. La segunda familia, es endémica de la región Neotropical de Sudamérica, e incluye sólo al género, *Aegla* que en Chile está representado por 18 especies y dos subespecies de *Aegla*, incluyendo (Bond-Buckup & Buckup, 1994; Pérez-Losada *et al.*, 2002a,b; Jara, 2013). En el área de la Patagonia chilena localizada desde la isla de Chilóe al sur, Jara *et al.*, (2006), mencionan a las especies *Aegla abtao* Schmitt 1842 (Loncoche a Chilóe), *Aegla araucaniensis* (Los Ángeles a Chiloé) y *Aegla denticulata denticulata* (Angol a Chiloé), las cuales incluyen a la Isla de Chiloé como su límite más austral de distribución. También citan a *Aegla neuquensis*, especie reportada en la cuenca del río Aysén (Jara *et al.*, 2006; Valdovinos *et al.*, 2010, Oyanedel *et al.* 2011), y a *Aegla alacalufi*, que se distribuye desde Chiloé hasta la Isla Madre de Dios (Jara *et al.*, 2006).

El conocimiento detallado de la distribución de los patrones espaciales de diversidad biológica, permite su interpretación biogeográfica identificando áreas naturales que concentren por una parte la mayor cantidad de taxa endémicos y por otra, que estos endemismos reflejen la historia evolutiva de la diversidad y su relación con biotas ancestrales. Los análisis biogeográficos pueden ser complementados con índices de diversidad filogenética y de riqueza de especies presentes en dichas áreas (Eguiarte *et al.*, 1999; Camus 2001). Entre los métodos utilizados por la biogeografía histórica, el análisis de parsimonia de endemismos (Parsimony Analysis of Endemicity = PAE) (Morrone, 1994, Escalante & Morrone 2003, Oyanedel *et al.*, 2008) permite clasificar

áreas o localidades de acuerdo a taxa compartidos (Morrone & Crisci, 1995) y al mismo tiempo, detectar áreas con concentración de especies endémicas (Posadas, 1996; Posadas & Miranda-Esquivelz, 1999, Cavieres *et al.*, 2001, 2002). Los taxa endémicos son aquellos que están delimitados a algún lugar geográfico específico y pueden considerarse como la diversidad biológica única de un lugar (Cavieres *et al.*, 2001). Por el hecho de tener un rango de distribución restringido, los taxa endémicos tienen mayores probabilidades de extinguirse (Myers *et al.*, 2000), por lo cual la delimitación de áreas de endemismo es fundamental para formular estrategias dirigidas al uso sustentable y la conservación de la biodiversidad (Szumik *et al.*, 2002). En este contexto, PAE corresponde a una poderosa herramienta biogeográfica para la la identificación paleorefugios, neorefugios y en general de “hotspots” de biodiversidad (Garraffoni *et al.*, 2006). Esta metodología ha sido usada recientemente por Oyanedel *et al.*, (2008), y Valdovinos *et al.*, (2010), en el estudio de los patrones de distribución de la biota dulceacuícola chilena.

Dada la heterogeneidad de ambientes característicos de la región patagónica chilena, cabría esperar que los diferentes taxa estudiados mostraran patrones distribucionales concordantes con las diferentes subunidades biogeográficas descritas en el área (ver Di Castri, 1968; Lubert & Plischoff, 2006), y que las discontinuidades distribucionales presentadas por los taxa se reflejaran en áreas de endemismo. Los objetivos del presente estudio fueron, por lo tanto, identificar paleorefugios y neorefugios en la Patagonia chilena, determinando áreas de endemismo para taxa de elevada y baja vagilidad y analizar los posibles factores que explican la presencia de tales áreas empleando análisis de los patrones espaciales de diversidad (latitudinales y longitudinales) y de anidamiento, e interpretar las relaciones biogeográficas que puedan existir entre las distintas islas y cuencas hidrográficas, en relación al efecto de las glaciaciones pleistocénicas que afectaron la Patagonia de Chilena.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La composición taxonómica y distribución geográfica de los Plecoptera, Ephemeroptera y Decapoda, se determinó a partir de muestreos realizados en el período estival de los años 2006 a 2010. El estudio cubrió toda el área de la Patagonia chilena (ca. 1.400 km), localizada entre la Isla de Chiloé (41°52'S) y el Parque Nacional Alberto De Agostini (PNAA, 54°43'S), incluyendo representantes de las islas remotas del área de archipiélagos, tales como las islas Guamblin (44°50'S) y Duque de York (50°75'S) (Figura 1.1.1). En el área continental, el muestreo se focalizó en las cuencas hidrográficas de mayor superficie territorial (*i.e.* Río Yelcho n=18, Río Palena n=29, Río Cisnes n=22, Río Aysén n= 50, Río Baker n=52, Río Bravo n=3. En las zonas insulares, los muestreos se realizaron en todos los ríos que fue posible acceder (*i.e.* Is. Guamblin n=5, Is. Duque de York n=2, Parque Nacional Alberto D'Agostini /PNAA n= 9), incluyendo un total de 190 sitios (los datos de composición y riqueza de especies de los sitios localizados PNAA, se obtuvieron de Moorman *et al.* (2006). Todos los sitios de muestreo fueron georeferenciados mediante un GPS Garmin GPSMAP 60CSX.

Composición y diversidad de especies

Con el objeto de estandarizar la tipología de hábitats fluviales estudiados, los muestreos de macroinvertebrados bentónicos se realizaron en arroyos de aguas corrientes (0,1-0,6 m/s), de escasa profundidad (0,1-0,5 m) y con fondos de bolones (50-150 mm de diámetro medio). Estos se realizaron empleando una red tipo "kicknet" de 250 µm de abertura de trama (Hauer & Resh, 2007), cubriendo una superficie total de fondo de 60 m² en un período de muestreo 20 minutos (paralelamente en cada sitio se obtuvieron seis muestras de respaldo cuantitativo con red Surber de 0,1 m² de superficie de muestreo). Las muestras biológicas fueron preservadas en etanol al 75%, y luego trasladadas al laboratorio para la posterior separación e identificación hasta el nivel taxonómico más bajo posible, empleando un estereomicroscopio. La etapa inicial consistió en la separación de los Ephemeroptera, Plecoptera y Decapoda del resto de los macroinvertebrados de la muestra (e.g. Trichoptera, Diptera, Coleoptera, Gastropoda). La identificación de los

Plecoptera se realizó siguiendo a Heckman (2003), McLellan *et al.* (2005), McLellan & Zwick (2007) y Stark (2007, 2008). La identificación de los Ephemeroptera se llevó a cabo siguiendo a Pescador & Peters (1985, 1987), Castellanos (1994), Lugo-Ortiz & McCafferty (1999), Domínguez *et al.*, (2006) y Mercado & Elliott (2004, 2005). Los crustáceos decápodos se identificaron siguiendo a Jara (1996) y Rudolph (2002). Además del análisis de la literatura taxonómica especializada, parte del material fue comparado con los especímenes de referencia depositados en el Museo de Zoología de la Universidad de Concepción (MZUC).

Clasificación y ordenación de estaciones

Las estaciones fueron comparadas considerando los datos de presencia y ausencia de especies, empleando técnicas de ordenación y clasificación, utilizando el programa Primer versión 6.1.2 - *Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research* (Clarke *et al.*, 2005). En primer lugar se calculó una matriz de similitud de Jaccard, sobre la cual se construyó un dendrograma empleando ligamiento completo como método de agrupamiento. Se realizó la prueba de Simproff sobre el dendrograma (Clarke *et al.*, 2005), para identificar los grupos estadísticamente significativos ($p < 0,05$). Posteriormente, la misma matriz de similitud fue analizada mediante técnicas de ordenación, utilizando escalamiento no métrico multidimensional (nMDS).

Análisis de patrones latitudinales y longitudinales de diversidad

Los patrones latitudinales (N-S) y longitudinales (E-O) de diversidad, definida como riqueza de especies, fueron analizados considerando el número de todas las especies de (Plecoptera, Ephemeroptera y Decapoda), recolectados en cada una de las cuencas o islas estudiadas (Colwell & Lees, 2000), o la proporción de especies no voladoras con respecto al total de especies.

Para evitar los sesgos temporales y/o espaciales en la estimación de la diversidad de especies en las áreas estudiadas, así como por diferencias asociadas a la intensidad de los muestreos, dadas las disimilitudes en el número de sitios considerados en cada una de ellas, se utilizó el estimador no-paramétrico Chao2 basado en incidencias (Chao,

2005). Con este estimador se determinó la riqueza específica media y su varianza. Para ello se utilizó el programa EstimateS versión 8.0 (Colwell, 2005)¹, empleando 1000 iteraciones con reemplazo de muestras. Para evaluar el efecto del hábitat disponible sobre la diversidad de especies (efecto especies-área, ver Rosenzweig & Sandlin, 1997; Rohde, 1999), se analizaron las superficies totales de las islas o cuencas hidrográficas, digitalizando cartas a escala 1:250.000 del Instituto Geográfico Militar (Chile). Dada la escala gruesa de estas cartas y del error de medida asociado, los valores de áreas debieran ser considerados como relativos y no como medidas absolutas.

Similitudes faunísticas y distancias geográficas

Considerando la misma de similitud de Jaccard calculada sobre la base de la matriz presencia / ausencia de especies por isla/cuenca, se analizó el grado de asociación entre la similitud de pares de islas/cuencas, con la distancia geográfica más cercana entre ellas. La significancia estadística de tales asociaciones se determinó mediante análisis de correlación empleando el programa Statistica (StatSoft Inc., 1998).

Patrones de anidamiento de macroinvertebrados

Para determinar si las especies de las áreas estudiadas se organizan como subconjuntos anidados del total de la diversidad del territorio, se analizaron los patrones de anidamiento de las especies empleando la métrica T^0 (temperatura del sistema), generada por el programa Nestcalc (Atmar & Patterson, 1993). Esta métrica determina una medida estándar del grado de desorden que presumiblemente se genera en un proceso de colonización-extinción de especies, a partir de la desviación, respecto de una matriz perfectamente anidada, de una matriz con datos de presencia-ausencia de especies (Atmar & Patterson, 1993). Los valores de T^0 se distribuyen entre 0 (anidamiento perfecto) hasta 100 (completamente no-anidada). La significancia estadística de la matriz se evaluó contrastando la T^0 medida, con 500 matrices nulas que preservan el tamaño y llenado, pero con distribución al azar de presencias y ausencias.

¹COLWELL RK (2005) EstimateS. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. URL disponible: <purl.oclc.org/estimates>

Análisis de parsimonia de endemismos

Para la identificación de áreas de endemismo se realizó un Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) de los sistemas fluviales estudiados, ya sean del territorio insular de los archipiélagos, como de las cuencas hidrográficas en el área continental. Las cuencas se comportan como “islas” para el caso de la fauna dulceacuícola, al estar limitadas por la línea divisoria de aguas en su área continental y por las aguas marinas costeras de su zona terminal. Este análisis se realizó siguiendo la metodología utilizada por Morrone (1994). Para ello se empleó análisis de parsimonia de caracteres ordenados (Parsimonia de Wagner), para lo cual se elaboró una matriz, donde las columnas representan las islas o cuencas y las filas las especies; se agregó una fila hipotética con ausencias para enraizar los cladogramas, y se registró la ausencia o presencia (0, 1) de cada especie en las diferentes cuencas estudiadas. El análisis de la matriz se realizó con el programa NONA 2.0 (Goloboff, 1997)², por medio de búsquedas heurísticas, aleatorizando las cuencas con 100 réplicas. El árbol de consenso estricto se determinó con el programa Winclada (Nixon, 2000)³. Se consideraron como áreas de endemismo aquellas ramas terminales del cladograma que contaron con al menos dos especies “sinapomórficas”.

RESULTADOS

Composición y diversidad de especies

En todos los sitios de muestreo y cuencas hidrográficas estudiadas, los macroinvertebrados bentónicos de alta vagilidad (Plecoptera y Ephemeroptera), caracterizados por poseer estados adultos alados, fueron notoriamente más diversos que aquellos de baja vagilidad (Crustacea Decapoda), lo cual es esperable considerando lo descrito en la literatura (ver figura 3 de Valdovinos, 2008). La composición y diversidad expresada como riqueza de especies, fue la siguiente:

²GOLOBOFF P (1997) NONA versión 2.0 Publicado por el autor.

³NIXON KC (2000) Winclada. Published by the author.

a) *Macroinvertebrados de alta vagilidad*: En el conjunto de sitios de muestreo se registró un total de 64 de especies, de las cuales 14 fueron identificadas hasta nivel de género (Tabla 1). Los Plecoptera estuvieron representados por 37 taxa, de los cuales 27 fueron identificadas a nivel de especie. Ellos pertenecieron a 27 géneros incluidos en seis familias. La familia más diversa fue Gripopterygidae, con 13 géneros y 18 especies, mientras que las familias Notonemuridae, Austroperlidae, Perlidae y Diamphipnoidae, presentaron entre dos y cuatro géneros y entre dos y cinco especies. Dentro de la familia Eustheniidae, sólo se registraron las especies *Neuroperla schedingi* y *Neuroperlopsis patris*, y en la familia Diamphipnoidae a las especies *Diamphipnoa helgae* y *Diamphipnopsis samali*. Los Ephemeroptera estuvieron representados por 27 taxa, de los cuales 23 fueron identificadas a nivel de especie. Ellos pertenecieron a 11 géneros incluidos en seis familias. La familia más diversa fue Leptophlebiidae con cinco géneros y 18 especies. Las familias representadas por una especie fueron Nesameletidae (*Metamonius anceps*) y Oligoneuriidae (*Murphyella needhami*).

b) *Macroinvertebrados de baja vagilidad*: Se registraron seis especies de crustáceos decápodos, pertenecientes a las familias Parastacidae y Aeglidae. La primera estuvo representada por *Samastacus spinifrons*, recolectada en las islas de Chiloé y Guamblin. La familia Aeglidae estuvo representada por cinco especies, tres de ellas con una distribución restringida a la Isla de Chiloé. *i.e.*, *Aegla abtao*, *Aegla araucaniensis* y *Aegla denticulata denticulata*. La especie *Aegla neuquensis* se registró sólo en la parte alta de la cuenca del Río Aysén, y la especie *Aegla alacalufi* fue la que presentó una mayor distribución en el área, localizándose en las islas de Chiloé, Guamblin y Duque de York, además de la parte inferior de las cuencas de los ríos Yelcho, Palena y Aysén. No se registraron crustáceos decápodos en las cuencas hidrográficas de los ríos Cisne, Baker, Bravo y en los ríos del Parque Nacional Alberto d'Agostini.

Clasificación y ordenación de estaciones

La clasificación y ordenación de estaciones realizada sobre la base de una matriz de similitud de Jaccard, permitió la identificación de cinco áreas geográficas que presentan diferencias estadísticamente significativas entre ellas ($P < 0,05$), en relación a su

composición de macrofauna bentónica (Figura 1.1.2.a,b). El dendrograma de la Figura 1.1.2.a, muestra que el grupo más numeroso y con un mayor grado de similitud (70-89%), lo integran las cuencas de los ríos Yelcho, Cisnes, Palena y Aysén. Un segundo grupo incluye a las islas Guamblyn y Duque de York, las cuales a pesar de tener un bajo grado de similitud (35%), no presentan diferencias estadísticamente significativas entre ellas ($P < 0,05$). Un tercer grupo lo integran el río Bravo y PNAA con un 17% de similitud. La isla de Chiloé y el río Baker, quedan aisladas en el dendrograma, aunque tienen una mayor similitud con el primer grupo mencionado. La ordenación de estaciones mediante Escalamiento Multidimensional (nMDS) (Figura 1.1.2.b), muestra distancia entre estaciones que en gran medida reflejan su localización geográfica en la Patagonia chilena. En el sector superior el nMDS se muestra el área localizada más al norte (Is. Chiloé) y en sector inferior, el área más austral (PNAA). En el costado derecho, se ordenan las estaciones del área continental, desde el grupo integrado en el norte por los ríos Yelcho, Palena, Cisnes y Aysén, hasta las áreas situadas más al sur, correspondientes a los ríos Baker y Bravo. Las dos estaciones situadas en los archipiélagos, al Este de las anteriores, *i.e.* Is. Guamblyn y Duque de York, se ubican en el sector izquierdo del nMDS.

Análisis de patrones latitudinales y longitudinales de diversidad

Se observó un patrón latitudinal en la diversidad total, con mayores valores en el Norte y que disminuyen monótonicamente hacia el Sur (Figura 1.1.3.a, $R=0,76$, $P < 0,05$). Igualmente, se observó un marcado gradiente longitudinal, con mayores en el Este y que decrecen hacia el Oeste (Figura 1.1.3.b, $R=0,77$, $P < 0,05$). En relación a las especies voladoras, que son las que mayormente contribuyen a la diversidad total, se constató que existe una alta correlación lineal entre la diversidad de Plecoptera y Ephemeroptera (Figura 3c, $R=0,85$, $P < 0,05$). En cuanto a las especies no voladoras, correspondientes a crustáceos decápodos, estos no se correlacionan con la diversidad total (Figura 1.1.3.d, $P > 0,05$) ni con la latitud (Figura 1.1.3.e, $P > 0,05$), pero si muestran un patrón Este-Oeste de diversidad cuando se remueve del análisis el PNAA localizado en el límite austral del continente (Figura 1.1.3.f, $R=0,77$, $P < 0,05$).

Similitudes faunísticas y distancias geográficas

El diagrama de dispersión entre todos los valores de la similitud de Jaccard (de pares de estaciones; la misma matriz empleada en el análisis de clasificación y ordenación) y su distancia geográfica (Figura 1.1.4), muestra una tendencia monótonica negativa dentro de los primeros 400 km ($R = -0,74$, $P < 0,05$). Si se deconstruye este diagrama, graficando por separado los valores de la similitud de Jaccard de cada isla/cuenca y su isla/cuenca asociada, con su distancia geográfica, se observa que la Isla de Chiloé, y las cuencas de los ríos Yelcho, Palena, Cisnes y Aysén se correlacionan negativamente (Figuras 1.1.5.a-e; $R = -0,69$ a $-0,84$, $P < 0,05$). Esto significa que mientras más se alejen las islas/cuencas, más difieren en la composición de sus macroinvertebrados bentónicos. Contrariamente a lo anterior, la Isla Duque de York presenta una correlación positiva con la distancia (Figura 5i; $R = 0,73$, $P < 0,05$). La Isla Guamblin, PNAA y las cuencas de los ríos Baker y Bravo, no muestran tendencias (Figuras 1.1.5.f-h, j).

Patrones de distribución de especies no voladoras

La mayor diversidad de especies de crustáceos decápodos se registró en la Isla de Chiloé, donde se determinó la presencia de *A. alacalufi*, *A. abtao*, *A. araucaniensis* y *S. spinifrons* (*A. denticulata denticulata*, no fue registrada pero está citada en la literatura) (Figura 1.1.6). En la Isla Guamblin se registró *A. alacalufi* y *S. spinifrons*, y en la cuenca del río Aysén se constató la presencia de *A. alacalufi* (parte baja de la cuenca) y de *A. neuquensis* (parte alta de la cuenca). En los sectores bajos de las cuencas de los ríos Yelcho y Palena, se determinó la presencia sólo de la especie *A. alacalufi*. El registro más austral de esta especie, y de decápoda dulceacuícola en el mundo, fue realizado en la Isla Duque de York. No se constató la presencia de decápodos en las cuencas de los ríos Cisnes, Baker, Bravo y PNAA.

Al comparar la proporción de especies voladoras (Plecoptera y Ephemeroptera) y no voladoras (Decapoda) en cada una de las islas/cuencas estudiadas, se constata un elevado porcentaje de especies no voladoras en las islas de Chiloé, Guamblin y Duque de York (Figura 1.1.6). Además, se observan bajos porcentajes en las cuencas de los ríos

Yelcho, Palena y Aysén, debido a la presencia de una elevada diversidad de especies voladoras en ellas.

Patrones de anidamiento de macroinvertebrados

El conjunto de especies (Plecoptera, Ephemeroptera, Decápoda) de las diez áreas geográficas estudiadas presentaron un patrón de anidamiento altamente significativo ($P < 0,01$), implicando una distribución no azarosa en subconjuntos de especies (Figura 1.1.7). La matriz resultante tuvo un grado de relleno de un 43% y presentó una temperatura de $20,5^\circ$ que fue $36,5^\circ$ más baja que la esperada por azar ($T^0 = 57,0^\circ \pm 4,8$; $N = 500$). En relación a las temperaturas idiosincráticas por sitios, destacan la cuenca del río Aysén y la Isla de Chiloé que son las con mayor diversidad de especies (47 y 42 respectivamente), y PNAA que es uno de los sitios con menor diversidad (8 especies). Con respecto a las temperaturas idiosincráticas por especies, destacan *Notoperla fuegiana*, *Rithroperla rossi*, *Metamonius anceps*, *Antarctoperla michaelsoni* y *Nousia maculata*, las cuales a pesar de estar presentes en sobre un 50% de las estaciones, poseen patrones considerados atípicos según este tipo de análisis. Tanto los paleorefugios como las otras áreas estudiadas presentan un anidamiento significativo (Tabla 1.1.2).

Análisis de parsimonia de endemismos

Al analizar el conjunto de todas las especies (voladoras y no voladoras), se obtuvieron 100 cladogramas igualmente parsimoniosos de 66 pasos, resumidos en un árbol de consenso estricto, a partir del cual se pudieron determinar tres áreas de endemismo, correspondientes a la isla de Chiloé y a las cuencas de los ríos Aysén y Baker (Figura 1.1.8.a). El área de la isla de Chiloé fue definida por la presencia de siete sinapomorfías, sustentadas por las dos especies de Plecoptera (*Pictetoperla brundini* y *Neuroperlopsis patris*), tres de Ephemeroptera (*Nousia bella*, *Penaphlebia vinosa* y *Siphonella ventilans*), y tres de Aeglidae (*Aegla abtao*, *Aegla araucaniensis* y *Samastacus spinifrons*). Al realizar el mismo análisis, pero eliminando de la matriz aquellas especies no voladoras, se observa un cladograma bastante similar, excepto que Aysén queda sólo con una especie

sinapomorfica (Figura 1.1.8.b). El análisis sólo de las especies no voladoras permite reconocer un área de endemismo, sustentada por las mismas especies de Aeglidae señaladas anteriormente (Figura 1.1.8.c). En la cuenca del río Aysén las sinapomorfías estuvieron dadas por el Plecoptera *Ceratoperla fazi* y el crustáceo *Aegla neuquensis*, y en la del río Baker por el Plecoptera *Klapopteryx sp.* y el Ephemeroptera *Andesiops peruvianus*.

DISCUSIÓN

Ecoregiones dulceacuícolas

Los patrones de distribución geográfica los diferentes grupos taxonómicos estudiados, forman parte de los cuatro tipos de ecoregiones oceánicas definidas por Di Castri (1968) para la Patagonia chilena. Estas corresponden a zonas con condiciones ecológicas y geomorfológicas particulares, definidas por formaciones vegetacionales asociadas a determinados parámetros latitudinales, longitudinales y altitudinales. El área de estudio localizada más al norte, que incluye a la Isla de Chiloé y a la cuenca del río Yelcho, forman parte de la zona “con influencia mediterránea”. La Isla Guamblin y las áreas medias e inferiores de las cuencas de los ríos Palena, Cisnes, Aysén y Baker, forman parte de la zona “templado fría”. El área superior de estas mismas cuencas, se localiza en áreas que Di Castri (1968), denomina zona “transandina”. Las áreas de estudio más australes, incluyendo a la Isla Duque de York, la cuenca del río Bravo y el PNA, forman parte de la gran zona “subantártica”. Los análisis de clasificación y ordenación de estaciones, realizados en base a los grupos taxonómicos dulceacuícolas estudiados (Figura 1.1.2), en gran medida se ajustan a los límites de estas ecoregiones, reflejando la estrecha relación existente entre estos organismos y los bosques ribereños (Valdovinos, 2008). Las únicas áreas que no se ajustan a límites propuestos por Di Castri (1968), son las islas Guamblin y Duque de York, que se diferencian marcadamente de aquellas que integran las zonas “templado fría” y “subantártica”, respectivamente. La otra zona que no se ajusta a estos límites, corresponde a la cuenca del río Yelcho, la cual no se diferencia significativamente de aquellas localizadas en la zona “templado fría”, y que es claramente diferente de la Isla de Chiloé. Dado lo anterior, y considerando los antecedentes de la

biota bentónica dulceacuícola, se propone agregar a las cuatro zonas oceánicas ya establecidas, una quinta denominada “zona oceánica expuesta”.

Los patrones de distribución espacial de la biota de los ríos presentan una elevada complejidad, debido a que los paisajes fluviales incluyen una gran cantidad de series de hábitats y gradientes ambientales (Ward, 1998). Estos tipos de sistemas son altamente dinámicos, manifestando constantemente cambios en los hábitats (Stanford *et al.*, 1996, Ward *et al.*, 2002), lo que los hace sistemas complejos y diversos, muy sensibles a las perturbaciones generadas por el hombre (Bornette *et al.*, 1998; Ward, 1998). En los ecosistemas fluviales chilenos, los estados ninfales de Plecoptera y Aeglidos constituyen importantes componentes ecológicos de sistemas de aguas frías, y bien oxigenadas. A escala local, factores tales como temperatura, altitud, tipo de sustrato de fondo, velocidad de la corriente, clima y tipo de vegetación ribereña, son los principales determinantes de su distribución (Miserendino, 2006; Theischinger, 1991; Figueroa *et al.*, 2003; Oyanedel *et al.*, 2008). El conocimiento sobre la ecología de los estados ninfales de Ephemeroptera y Plecoptera de Sudamérica austral se ha incrementado notablemente en la última década. Estos se han enfocado principalmente: a) distribución en gradientes altitudinales (Albariño, 1997; Miserendino & Pizzolon, 2000), b) fluctuaciones espacio-temporales y su relación con las variables ambientales (Miserendino, 2006), c) estudios sobre la dieta de diferentes especies (Díaz-Villanueva & Albariño, 1999; Albariño & Díaz-Villanueva, 2006), d) historia de vida y emergencias (Hollmann & Miserendino, 2008) y e) patrones latitudinales de diversidad a escala local y regional (Palma & Figueroa, 2008). La mayor parte de los estudios que han incluido estas taxa han sido realizados en la Patagonia oriental, siendo los del lado occidental todavía escasos (Oyanedel *et al.*, 2008; Moorman *et al.*, 2006), al igual que en el caso de los aeglidos (ver Jara *et al.*, 2006).

Los resultados del presente estudio, a pesar de haber considerado sólo tres grandes grupos taxonómicos (Ephemeroptera, Plecoptera y Decapoda), corresponden al primer análisis comparativo de alta cobertura espacial de la biodiversidad de macroinvertebrados dulceacuícolas de las principales cuencas e importantes islas de la Patagonia Chilena. La mayoría de los estudios biogeográficos realizados para insectos de Sudamérica, han estado dirigidos a comparar la similitud biótica entre la región Neotropical y distintas áreas del mundo, basándose en taxa compartidos con los restantes continentes australes (Kuschel 1964, 1969; Morrone *et al.*, 1994). Autores como Peña (1966), Morrone *et al.*, (1997, 2002), Donato *et al.*, (2003), Pizarro-Araya & Jerez (2004), han realizado estudios

utilizando taxa propios de Sudamérica austral, principalmente Coleoptera terrestres, mientras que Morrone (1996) y Roig-Juñent *et al.*, (2003) realizaron análisis biogeográficos utilizando artrópodos epigeos. En general, los estudios que han incluido la biota dulceacuícola de la Patagonia chilena son escasos, el comparación a los realizados en otras áreas de Chile (e.g. Dyer 2000; Pérez-Lozada *et al.*, 2002a,b; Oyanedel *et al.*, 2008; Ruzzante *et al.*, 2008; Moya *et al.*, 2009; Valdovinos *et al.*, 2010). El conocimiento actual de áreas de endemismo en Chile se reduce a los aportes de Posadas (1996) para la XII Región, Squeo *et al.* (1998) y Cavieres *et al.* (2002) para la II Región, y Cavieres *et al.* (2001) para la IV Región de Chile, quienes establecen para la vegetación áreas de concentración de especies endémicas. En términos faunísticos, Jerez (2000) y Pizarro-Araya & Jerez (2004), delimitan áreas de endemismo para la II Región en base a la fauna de Coleópteros terrestres, Oyanedel *et al.* (2008), quienes identificaron cuatro áreas de endemidad para peces, y numerosas otras para Rotifera, Copepoda y Cladocera, y Valdovinos *et al.* (2010), quienes estudiaron los Plecoptera y Aeglidae del área patagónica continental. El presente estudio representa el primer intento de identificar áreas de endemismo mediante PAE, considerando los macroinvertebrados bentónicos de las zonas continentales e insulares de la Patagonia chilena.

Refugios patagónicos

Sobre la base de los resultados obtenidos, las islas de Chiloé, Guamblin y Duque de York, además de la parte alta de la cuenca del río Aysén, son propuestas como refugios de macroinvertebrados bentónicos dulceacuícolas de la Patagonia chilena. Todas estas áreas se caracterizan por poseer poblaciones aisladas geográficamente, de crustáceos decápodos de los géneros *Samastacus* y/o *Aegla*, que tienen una limitada capacidad de dispersión, debido a que no poseen la capacidad de volar ni de tolerar la salinidad de las aguas mixohalinas de los fiordos. Este aislamiento es impuesto por barreras geográficas tales como los canales de los fiordos australes, a los cuales se suma la línea divisoria de aguas en el caso de la cuenca del río Aysén. Como se discutirá más adelante, esta última cuenca debiera ser considerada más bien un neorefugio que un paleorefugio glacial, ya que contiene una elevada proporción de especies vágiles que habrían recolonizado la cuenca desde el norte. Los crustáceos decápodos son los organismos que alcanzan las mayores tallas en los ríos y esteros patagónicos. Sin embargo, no tienen la misma

capacidad de dispersión de los insectos acuáticos tales como Ephemeroptera y Plecoptera, que tienen estados adultos alados y por ende, una elevada vagilidad por vía aérea (Vinson & Hawkins, 2003).

De acuerdo a los resultados de este estudio, la línea de extensión del último máximo glacial (UMG) frecuentemente citada en la literatura (e.g. Hollin & Schilling, 1981; Clapperton, 1993), es imprecisa ya que los hielos no habrían afectado a todas las islas del Este de los archipiélagos australes, al menos desde la Isla Duque de York hacia el Norte. En el caso de la Isla de Chiloé esta sólo habría sido afectada parcialmente, tal como se describe en la literatura. El hecho de haberse mantenido zonas libres de hielos durante el UMG habría permitido la existencia de algunos paleorefugios de fauna dulceacuícola, conservándose algunas poblaciones de los crustáceos antes mencionados. El caso de la cuenca del río Aysén, la situación habría sido distinta ya que el crustáceo *Aegla neuquensis*, que actualmente se encuentra restringida a la parte alta de esta cuenca, correspondería a una población relictual procedente de los ríos de la estepa Argentina, localizados hacia el Este (Valdovinos *et al.*, 2010). Hasta el Último Máximo Glacial (UMG), el área de distribución actual de *A. neuquensis* habría correspondido al curso superior del río Mayo que drena hacia el Atlántico. Sin embargo, debido a la deglaciación, esta zona de la cuenca del río Mayo habría sido “capturada” por la cuenca del río Aysén, que actualmente drena hacia el Pacífico, quedando estas poblaciones aisladas geográficamente.

De acuerdo a los datos de este estudio, de la distribución actual de los organismos bentónicos de baja y elevada vagilidad, se postulan dos etapas secuenciales temporalmente que explicarían los actuales patrones de distribución espacial de las especies, las cuales debieran ser abordadas en el futuro mediante otro tipo de enfoques metodológicos (e.g. filogeográficos, paleolimnológicos).

Etapas 1: Durante el último máximo glacial (UMG), hace unos 22.000 años atrás, gran parte de la Patagonia chilena estuvo glaciada, incluyendo a las cuencas de los ríos Yelcho, Palena, Cisnes, Aysén, Baker, Bravo y PNA (Clapperton, 1993; Armesto *et al.*, 1994). En ese momento, todos los grandes ríos que hoy día drenan hacia los fiordos descargaron hacia la costa atlántica (Ruzzante *et al.*, 2008; Valdovinos *et al.*, 2010). En gran parte de las zonas glaciadas, habrían ocurrido importantes extinciones locales de macroinvertebrados debido a los fuertes cambios en la estructura de los ríos, incluyendo a su base energética correspondiente a la vegetación ribereña de las cuencas (ver

reconstrucciones de Markgraf *et al.* (2007) (polen de Aysén), Massafarro & Brooks (2002) (quironómidos de Taitao). Las comunidades de macroinvertebrados en esas áreas, probablemente habrían sido bastante similares a las observadas hoy día en la cuenca del Baker, particularmente de los ríos Neff y Exploradores, que actualmente drenan el Campo de Hielo Sur (ver Moya *et al.*, 2009). En las zonas no glaciadas situadas al Este de la Cordillera de los Andes, incluyendo a gran parte de la Isla de Chiloé y a algunas islas del archipiélago tales como Guamblin y Duque de York (y probablemente otras zonas del Oeste que no fueron muestreadas en este proyecto, e.g. Isla Guafo, Península de Taitao), el efecto de la glaciación habría sido significativamente menor, permitiendo la existencia de poblaciones aisladas de crustáceos decápodos de las familias Parastacidae y/o Aeglidae (Jara *et al.*, 2006, cita la presencia de *S. spinifrons* en la Península de Taitao y *A. alacalufi* en la Isla Madre de Dios). En estas zonas no glaciadas, los insectos habrían sido afectados más severamente que los crustáceos, con reducciones significativas en la diversidad de especies de Plecoptera y Ephemeroptera. Algunos estudios realizados en el centro-sur de Chile, han demostrado que estos crustáceos son más generalistas que muchos taxa de Ephemeroptera y Plecoptera, lo que probablemente les permitiría soportar condiciones ambientales más adversas (Figueroa *et al.*, 2003). Durante el UMG, probablemente poblaciones de *Aegla neuquensis* se habrían conservado fuera de las áreas glaciadas, localizadas hacia el Este, en la cuenca del Río Mayo que descargaba hacia el Atlántico. Hay evidencias geomorfológicas que indican que parte de esta zona que actualmente corresponde a la cuenca del río Aysén (*i.e.* Lago Thompson), no estuvo cubierta por hielo en el Último Máximo Glacial (UMG).

Etapa 2: Con posterioridad al UMG, con la reducción de las áreas glaciadas, habría ocurrido un importante cambio en el patrón de drenaje de los grandes ríos, invirtiendo su patrón de drenaje hacia los fiordos localizados en la costa Pacífica (Ruzzante *et al.*, 2008). En ese momento, la parte superior de la actual cuenca del Río Mayo (que hoy desagua hacia el Atlántico), fue capturada en la parte alta de la cuenca del Río Aysén, explicando la actual presencia de una población relictual de *A. neuquensis* en esa cuenca (Valdovinos *et al.*, 2010). También habría ocurrido una recolonización de las zonas deglaciadas y que paulatinamente fueron cubiertas por vegetación arbórea, y por parte de las especies voladoras (e.g. Plecoptera y Ephemeroptera). Esta colonización habría ocurrido principalmente desde refugios localizados al Norte, probablemente en la Isla de Chiloé y áreas vecinas como la Cordillera de la Costa situada más al Norte. Esta recolonización habría ocurrido principalmente en la zona continental y no insular,

siguiendo el corredor de cuencas contiguas, desde el río Yelcho hacia el sur, generando un patrón de anidamiento hacia las zonas más australes (Figura 1.1.7). No todas las formas aladas habrían colonizado exitosamente el área austral, aparentemente asociado a las condiciones extremas del hábitat dulceacuícola (posiblemente temperatura) y no a sus capacidades de dispersión aérea (Valdovinos *et al.*, 2010). La recolonización desde el Norte hacia el Sur y del Este al Oeste de las zonas insulares, por fuera de este corredor de cuencas continental, habría sido dificultosa, probablemente por la amplitud de las barreras geográficas (canales y fiordos) y a la dominancia de vientos del Oeste por sobre los del Este, no favoreciendo la dispersión de las formas aladas. Tal vez ello explique la tendencia negativa de Este a Oeste de diversidad de especies registrada en este estudio (Figura 1.1.3.b), pese a que las condiciones del hábitat insular sería más favorable para estas especies, debido a las importantes entradas de detritus foliar y a un clima con temperaturas más estables debido a la influencia marina. Por otra parte, durante la deglaciación se habría abierto un corredor de agua dulce de deshielo (ver De Pol-Holz *et al.*, 2006), que también habría contribuido, al menos durante una ventana temporal, el desplazamiento de las especies por vía acuática entre las islas y la zona continental, incluyendo a las no voladoras (Valdovinos *et al.*, 2010). Sin embargo, la ausencia de *A. alacalufi* en las cuencas de los ríos Baker y Bravo (Moya *et al.*, 2009), pero sí en la Isla Duque de York a casi 400 km más al Sur, permiten sugerir que esta última isla correspondería a un refugio glacial y no a una zona colonizada con posterioridad. Es importante destacar que el registro de decápodos en esta isla, corresponde al más austral en el hemisferio sur (Oyanedel *et al.*, 2011).

Especies de baja y alta vagilidad

Macroinvertebrados de baja vagilidad: Dada la ausencia de formas de dispersión aladas, los crustáceos Aeglidae presentan proporcionalmente una escasa capacidad de dispersión en relación a los Plecoptera. Otro factor limitante a la dispersión de estos organismos está asociado a su aparentemente escasa capacidad de osmoregulación, lo que les impide dispersarse entre cuencas a través de las aguas marinas costeras. En el hecho, no hemos observado Aeglidae en aguas con salinidades superiores a 2 UPS, a diferencia del crustáceo *Hemigrapsus crenulatus* (Milne-Edwards 1837), que está ampliamente distribuido en los fiordos patagónicos (Valdovinos, 2004). Dados estos dos

factores, la actual distribución de estos organismos estaría relacionada fundamentalmente por la mantención de su distribución ancestral en áreas no glaciadas en el Pleistoceno, que actuaron como paleorefugios para estos organismos. Probablemente, a partir de estas áreas ellos hayan incrementado su área de distribución dentro de las cuencas, ocupando hábitats que cumplan con sus requerimientos ecológicos pero limitados por su escasa vagilidad.

En la actualidad la especie *A. alacalufi*, se distribuye ampliamente en Chile desde Chiloé hasta la Isla Duque de York. De acuerdo a los resultados, esta especie se registró en diversos ríos de las islas de Chiloé (*i.e.* Puntra, Carihueico, Puchagran, Dongo, Chadmo y Moluca), Guamblin y Duque de York, además de la parte baja de las cuencas de los ríos Yelcho, Palena y Aysén, no observándose en las cuencas de los ríos Baker, Bravo y en al PNAA. La especie *A. abtao* ha sido registrada desde Loncoche a Chiloé (Jara *et al.*, 2006), y en este estudio se reportó ampliamente en la Isla de Chiloé, junto a *A. alacalufi*. La especie *A. araucaniensis*, que ha sido citada de Los Ángeles a Chiloé (Jara *et al.*, 2006), fue registrada en esta isla solo en los ríos Puchagran y Chadmo. *A. denticulata denticulata*, que se encuentra distribuida entre Angol y Chiloé, no fue registrada en el presente estudio. El único parastácido registrado en los ríos de la Patagonia chilena, fue *Samastacus spinifrons*, el cual ha sido reportado entre el río Aconcagua y la Península de Taitao (Jara *et al.*, 2006). En el presente estudio, sólo fue registrada en ríos y esteros de las islas de Chiloé y Guamblin. La especie *A. neuquensis*, sólo ha sido reportada en la parte alta la cuenca del río Aysén, particularmente en la subcuenca del río Simpson (Valdovinos *et al.*, 2010).

Macroinvertebrados de alta vagilidad: Los Ephemeroptera y Plecoptera, que son grupos de elevada capacidad de dispersión por el hecho de poseer estados adultos alados, habrían colonizado vía aérea las zonas deglaciadas, desde diversas zonas refugiales existentes en el área norte del área de estudio. En la actualidad, estos organismos se ajustan al gradiente térmico existente en el área, con un claro decaimiento monotonico de la diversidad de especies hacia el sur de la Patagonia chilena (Figura 1.1.3), lo cual es consistente con los resultados obtenidos por Palma & Figueroa (2008). Valdovinos *et al.* (2010) determinaron que, en el caso de los Plecoptera, los rangos latitudinales de las especies se incrementan hacia el sur lo que sugiere que las especies más australes son más euritérmicas que las de más al norte. Este decaimiento en la riqueza específica hacia los polos, ha sido reportado en numerosos taxa vegetales y animales, tanto terrestres

como marinos (e.g. Fischer, 1959; Gaines & Lubchenco, 1982; Willig & Selcer, 1989; Currie, 1991; Rex *et al.*, 1993; Roy *et al.*, 1994; Blackburn & Gaston, 1996; Valdovinos *et al.*, 2003; Marquet *et al.*, 2004). En el caso de los insectos dulceacuícolas esta situación también se ha registrado, aunque la información disponible es más escasa (ver Arthington, 1990; Vinson & Hawkins 1998; Boyero, 2002; Palma & Figueroa, 2008). En general, se asume que los Plecoptera tienen preferencias por aguas frías, siendo ambientalmente muy exigentes (*i.e.* Theischinger, 1991; Figueroa *et al.*, 2003; Fochetti & Tierno de Figueroa, 2007). Sin embargo, los resultados de Valdovinos *et al.* (2010), sugieren que las aguas de baja temperatura tienden a limitar la diversidad de Plecoptera, por lo que asociado a los ciclos glaciales cabría esperar retracciones y ampliaciones de las áreas de distribución de las especies. En la actualidad, en el caso de los organismos de alta vagilidad como Plecoptera y Ephemeroptera, las exigencias ecológicas presentes parecieran tener más influencia que los acontecimientos históricos del Pleistoceno, al igual que en muchos otros grupos de insectos acuáticos con fases adultas aladas (Vinson & Hawkins, 2003).

Anidamiento de especies

Las especies de invertebrados de baja y elevada vagilidad de las diez islas/cuencas estudiadas, se encuentran organizadas como subconjuntos significativamente anidados ($P < 0,01$), implicando una distribución no azarosa en subconjuntos de especies. Este anidamiento debería ser explicado fundamentalmente por los fuertes gradientes climáticos (térmicos), existentes en la Patagonia chilena (ver Di Castri, 1968), junto a procesos históricos de colonización-extinción y a fenómenos estocásticos ocurridos dentro de las cuencas estudiadas. El anidamiento también podría ser en parte el resultado de diferencias en las capacidades de dispersión de las especies. Si ellas provienen de una misma área fuente (e.g. zonas no glaciadas de Chiloé). Los buenos colonizadores alcanzarían grandes áreas, mientras que las especies con una menor capacidad de dispersión permanecerán restringidas, lo cual generará un patrón anidado (Patterson & Atmar, 1986; Lomolino, 1996; Hausdorf & Henning, 2003). Esto último se constata al comparar taxa voladores con no voladores, pero dentro de los grupos voladores (e.g. Plecoptera, que es el grupo con que se cuenta con una importante base de datos de estados adultos), no se encontró una asociación significativa entre tamaño corporal y

longitud alar, con la latitud media y rango latitudinal de las especies (ver Figura 5c-f en Vadovinos et al. 2010).

La matriz resultante del análisis que incluye todas las especies de taxa de elevada y baja vagilidad, tuvo un grado de relleno de un 43% y presentó una temperatura de 20,5° que fue 36,5° más baja que la esperada por azar ($T^\circ = 57,0 \pm 4,8$; $P < 0,05$). En relación a las temperaturas idiosincráticas por sitios, destacan la cuenca del río Aysén y la Isla de Chiloé, que además corresponden a las con mayor diversidad de especies (47 y 42 respectivamente), y el PNAA que es uno de los sitios con menor diversidad (8 especies). Con respecto a las temperaturas idiosincráticas por especies, destacan *Notoperla fuegiana* (Enderlein 1905), *Rithroperla rossi* (Fröhlich 1960), *Metamonius anceps* Eaton 1883, *Antarctoperla michaelsoni* (Klapalek 1904) y *Nousia maculata* (Demoulin 1955), las cuales a pesar de estar presentes en sobre un 50% de las estaciones, poseen patrones considerados atípicos según este tipo de análisis. Dado el escaso número de especies de baja vagilidad que fueron estudiados, los resultados obtenidos con este tipo de organismos debieran ser considerados con precaución. En el caso de los organismos dulceacuícolas que no tienen la capacidad de volar (e.g. crustáceos, moluscos y platelmintos), la dispersión pasiva decrece con un incremento del tamaño corporal, esperándose que presenten un patrón anidado asociado a su capacidad de dispersión desde una fuente de origen (Hausdorf & Henning, 2003). En el caso de comunidades de plancton presente en lagos Chilenos, los resultados de Ramos-Jiliberto *et al.* (2009), han mostrado que el fitoplancton y zooplancton total, al igual que las asociaciones de diatomeas, copépodos y cladóceros están altamente anidados, siendo el área superficial y el grado de aislamiento de los lagos, las variables que con mayor probabilidad explican tal anidamiento.

Características contrastantes de paleroefugios y neorefugios en la Patagonia

Las principales características ecológicas, biológicas y biogeográficas contrastantes entre los paleorefugios y neorefugios definidos en este estudio se resumen en la Tabla 3. Nekola (1999), postuló una serie de predicciones sobre las características contrastantes que debieran tener este tipo de refugios, las cuales se discuten a continuación:

Predicción 1: La correlación inversa entre la distancia de sitios y la similitud de las comunidades (decaimiento por distancia) debiera ser más fuerte en neorefugios comparados con paleorefugios: La predicción se cumplió cuando se comparan condiciones altamente contrastantes. Por ejemplo, en la cuenca del río Aysén (neorefugio), se observó un claro “decaimiento por distancia” ($R = -0,69$, $P < 0,05$; fig. 1.1.5.e), mientras que en la Isla Duque de York, se registró contrariamente un “enriquecimiento por distancia” ($R = 0,73$, $P < 0,05$; Figura 1.1.5.i). En la Isla de Chiloé (fig. 1.1.5.a), así como en las cuencas de los ríos Yelcho, Palena y Cisnes (fig. 1.1.5.b-d), también se registró un significativo “decaimiento por distancia”. La Isla Guamblín (fig. 1.1.5.h), y las cuencas de los ríos Baker y Bravo, y el PNAA (fig. 1.1.f,g,j), no mostraron tendencias significativas. Llama la atención el hecho que la Isla de Chiloé, siendo un evidente paleorefugio que albergó a cinco especies de decápodos, muestre una clara tendencia de decaimiento por distancia. Ello probablemente se explique a que correspondería, además de un paleorefugio, a un importante centro de dispersión de especies que colonizaron las cuencas hacia el sur y este de ella.

Predicción 2: Los neorefugios debieran ser más ricos en especies altamente vágiles en comparación con los paleorefugios, los cuales serían más ricos en especies de baja vagilidad: La riqueza específica total no explica las diferencias entre paleo y neorefugios en la Patagonia, ya que un paleorefugio puede presentar una alta (e.g. Is. Chiloé $S=42$) o una baja diversidad de especies (e.g. Is. Duque de York $S= 10$). Pero sí existen marcadas diferencias en la proporción de especies no vágiles (Decapoda) y vágiles (Ephemeroptera y Plecoptera) (fig. 1.1.6). En los paleorefugios la proporción de especies no vágiles es más elevada que en las restantes áreas, superando el 9% de la riqueza específica total, mientras que en el neorefugio fue de un 4,3% (río Aysén). En las restantes áreas de estudio, la proporción varió entre 0 y 2,4% (cuenas de los ríos Yelcho, Palena, Cisnes, Baker, Bravo y PNAA). Dentro de los paleorefugios, la proporción más elevada de especies no vágiles se registró en la Isla Guamblín con un 16,6%. Las islas Duque de York y Chiloé presentaron respectivamente un 10 y 9,5% de este tipo de especies. Sin embargo, si a Chiloé se agrega a *Aegla denticulata denticulata* Nicolet 1842, que ha sido citada para la isla pero que no fue recolectada en este estudio (Jara *et al.*, 2006), la proporción de especies no voladoras de esta isla es de un 11,6%.

Predicción 3: Factores geográficos debieran ser predictores más importantes de la ocurrencia de especies en neorefugios que en paleorefugios: La diversidad de total

presenta el típico decaimiento hacia el sur de Chile, correlacionándose de manera significativa con la latitud ($R = 0,76$, $P < 0,05$; fig. 1.1.3.a). Se ha estimado que de Norte a Sur, la diversidad disminuye aproximadamente en 3,2 especies por cada 100 km. Se ha propuesto que este decaimiento está estrechamente asociado a las condiciones del hábitat acuático, particularmente con la temperatura. Por otra parte, la diversidad total presenta un marcado decaimiento hacia el Oeste, correlacionándose con la longitud ($R=0,77$, $P < 0,05$; fig. 1.1.3.b). Sin embargo, este decaimiento es aproximadamente 3,8 veces más intenso que el observado en el caso de la latitud. Al respecto, se ha estimado que de Este a Oeste, la diversidad disminuye en aproximadamente 12 especies por cada 100 km. Al considerar sólo las especies no voladoras, que son indicativas de la presencia de paleorefugios, se constata que la diversidad de ellas no se correlaciona con la latitud, pero sí con la longitud ($R=0,86$, $P < 0,05$; fig. 1.1.3f). De esta forma, se puede sugerir que los paleorefugios existentes hoy día, estarían asociados más estrechamente al avance de los hielos en sentido Este – Oeste durante el UMG, más que al régimen térmico actual que afecta fundamentalmente a las especies vágiles, tales como Ephemeroptera y Plecoptera, que son taxa menos generalistas que los crustáceos decápodos.

Ha existido un amplio debate sobre los mecanismos ecológicos y evolutivos del origen de los gradientes latitudinales de riqueza de especies (Rohde, 1992; Brown & Lomolino, 1998; Gaston, 2000; Willig *et al.*, 2003). Algunas de las hipótesis incluyen la disponibilidad de energía y condición térmica, o variables tales como heterogeneidad ambiental, área disponible, diferencias en las tasas de especiación o extinción y la consecuencia de las últimas glaciaciones (Sax, 2001). La mayoría de los estudios han establecido una asociación empírica, directa o indirecta, entre la riqueza de especies y gradientes climáticos, especialmente con el potencial de evapotranspiración (Currie & Paquin, 1987), temperatura (Turner *et al.*, 1987) y productividad (Kaspari *et al.*, 2000), siendo los dos primeros factores ambientales fuertes predictores de la diversidad acuática y terrestre (Hawkins *et al.*, 2003; Hillebrand, 2004). En el caso de sistemas acuáticos dulceacuícolas, numerosos estudios muestran cómo la temperatura afecta de manera importante la diversidad de invertebrados fluviales (Ward & Stanford, 1982; Allan, 1995), variable que se encuentra estrechamente asociada a la latitud (Jacobsen *et al.*, 1997). De esta forma, modificaciones en las variables climáticas pueden dar lugar a cambios en la diversidad y rangos de distribución de las especies a través de la latitud (Crozier 2004, Hampe & Petit, 2005; Morrison *et al.*, 2005).

Predicción 4: La pendiente de la relación especies-área, y la cantidad de la varianza explicada por ella, debiera ser mayor en paleorefugios comparados con neorefugios: El número de paleorefugios y neorefugios identificados en este proyecto, no permiten poner a prueba adecuadamente esta hipótesis. Sin embargo, si se comparan las curvas especies-área, considerando a las islas Chiloé, Guamblin y Duque de York como paleorefugios, y a las cuencas de los ríos Aysén, Yelcho y Palena como neorefugios (estas dos últimas no lo son en sentido estricto pero se incorporan con fines comparativos), se constata que la diversidad total (vágiles y no vágiles (Ephemeroptera y Plecoptera), cumplen la predicción. Sin embargo, si se comparan sólo las especies no vágiles, esta si se cumpliría ya que los paleorefugios estudiados, poseen una mayor diversidad de este tipo de especies por unidad de área que los neorefugios. Al respecto, en los paleorefugios la pendiente es de 1,5 ($R= 0,94$, n.s.) y en los neorefugios de 0,3 ($R= 0,93$, n.s.).

Predicciones 5: La relación negativa entre aislamiento del hábitat y riqueza de especies debiera ser más fuerte en neorefugios que en paleorefugios: Esta hipótesis no pudo ser puesta a prueba debido a la falta de una mayor cantidad de refugios y neorefugios, para poder detectar tendencias. Sin embargo pareciera ser válida sobre la base de los actuales resultados, especialmente para especies no vágiles. Lo anterior debiera ser estudiado en el futuro, cuando se amplíen las exploraciones en los archipiélagos australes.

Predicción 6: Las especies de territorios con paleorefugios debieran presentar un anidamiento significativo: Tanto los paleorefugios como las otras áreas estudiadas presentan un anidamiento significativo (Tabla 2), por lo cual pareciera no ser un buen indicador para poder diferenciarlos. Sin embargo, si habrían diferencias en la forma en que se generan estos anidamientos. Mientras en los paleorefugios este patrón habría sido producto de extinciones diferenciales de las especies, en los neorefugios u otras áreas se habrían generado por recolonización de especies procedentes desde el Norte. De manera complementaria se podría plantear que en los paleorefugios existe una mayor proporción de especies generalistas que en los neorefugios, y que el anidamiento de estos últimos se debería a los diferentes requerimientos ecológicos de las especies. Lo anterior debiera ser estudiado en el futuro mediante técnicas filogeográficas, complementadas con el estudio de los requerimientos de hábitats de las especies.

Áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad dulceacuícola

Los Análisis de Parsimonia de Endemismo (PAE) permitieron hacer un ejercicio comparativo de la composición de la fauna de Plecoptera, Ephemeroptera y Aeglidae, e identificar áreas de endemismo en la Isla de Chiloé, y en las cuencas de los ríos Aysén y Baker (fig. 1.1.8.a-c). Sin embargo, a estas áreas hay que agregar a las islas Guamblyn y Duque de York, las cuales a pesar de no tener una elevada diversidad de taxa ni especies sinapomólicas, constituirían refugios glaciales de alto valor de conservación (fig. 1.1.6). PAE, no resultó una herramienta útil para la identificación clara de paleorefugios pero sí de neorefugios. Lo anterior se debe fundamentalmente a que dada la proporcionalmente baja diversidad de taxa de baja vagilidad, difícilmente aportan con más de una sinapomorfía en los sitios estudiados, a diferencia de los de elevada vagilidad (fig. 1.1.8.a-c).

Los resultados de este estudio permiten sugerir que para organismos de alta vagilidad (Plecoptera y Ephemeroptera), los acontecimientos históricos tendrían menos influencia que las exigencias ecológicas actuales, en particular de la temperatura. Por el contrario, para el caso de organismos de baja vagilidad (Aeglidae y Parastacidae), los fenómenos históricos ocurridos en el Cuaternario parecieran tener mayor relevancia. Estos resultados tendrían particular importancia en el ámbito de la conservación de la biodiversidad dulceacuícola, ya que muestran que los invertebrados de baja vagilidad serían más lábiles al impacto de las actividades antropogénicas, debido a sus poblaciones muy localizadas y fragmentadas. Estos resultados debieran ser considerados al momento de tomar decisiones de conservación de la biodiversidad dulceacuícola de la Patagonia chilena.

Es probable que muestreos más intensivos y exhaustivos, permitan determinar otras áreas de alta prioridad para la conservación de la biodiversidad dulceacuícola, precisando los rangos distribucionales de las especies. La mayor parte de la información disponible tanto en colecciones y literatura, corresponde a recolecciones efectuadas cerca de poblados o a la red vial, originando en conjunto una información local incompleta. Recolecciones en sectores de difícil acceso, como la zona de archipiélagos patagónicos, podrían incluir nuevos datos de distribución o establecer otras áreas prioritarias. Finalmente, los resultados obtenidos en este trabajo podrán ser interpretados a la luz de la biogeografía histórica, cuando se reconstruya la filogeografía de algunos Plecoptera,

Ephemeroptera y Crustacea, y se relacionen las divergencias de los taxa con eventos vicariantes que pudieran haber afectado a su área de distribución.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a Marysol Azócar, Mariela Henríquez, Pablo Pedreros, Gabriela Mancilla, Ricardo Figueroa y Andrés Moraga y Elena Valdovinos, por su colaboración en la obtención y/o análisis de las muestras. Igualmente a los entomólogos Dr. Jorge Artigas y Tomás Cekálovic, por facilitar en material depositado en el Museo Zoológico de la Universidad de Concepción y a Francisco Riestra de la Dirección General de Aguas, por su apoyo logístico en terreno. Un reconocimiento especial a nuestro querido amigo Dr. Carlos Jara por introducirnos al mundo de los aéglidos. Se agradece al Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONDECYT) que financió este estudio a través del proyecto Fondecyt 1070513. Finalmente, agradecemos a CONAF Última Esperanza (Región de Magallanes) por su importante apoyo logístico en la obtención de muestras en los canales patagónicos, y a la Armada de Chile por transportarnos hacia la isla Guamblin para muestrear sus ríos.



REFERENCIAS

- ALBARIÑO R. & DÍAZ-VILLANUEVA V. (2006) Feeding ecology of two plecopterans in low order Andean-Patagonian streams. *International Review of Hydrobiology*, 91, 122-135.
- ALBARIÑO R. (1997) Spatial distribution of Plecoptera from an Andean-Patagonic lotic environment in Argentina. *Revista Brasileira de Biologia*, 57, 629–636.
- ALLAN J. (1995) *Stream ecology, structure and function of running waters*. Chapman & Hall, London. 388 pp.
- ARMESTO J., VILLAGRÁN C. & DONOSO C. (1994) Desde la era glacial a la industrial: La historia del bosque templado chileno. *Ambiente y Desarrollo*, 10, 66-72.
- ARTHINGTON A. (1990) Latitudinal gradients in insect species richness of Australian lotic systems: a selective review. *Tropical Freshwater Biology*, 2, 179–196.
- ATMAR W. & PATTERSON B. (1993) The measure for order and disorder in the distributions of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96, 373-382.
- BLACKBURN T. & GASTON K. (1996) Spatial patterns in the species richness of birds in the New World. *Ecography*, 19, 369-376.
- BOND-BUCKUP G & BUCKUP L (1994) A Familia Aeglidae (Crustacea, Decapoda Anomura). *Arquivos de Zoologia*, 32, 159–347.
- BORNETTE G., AMOROS C., PIEGAY H., TACHET T. & HEIN T. (1998) Ecological complexity of wetlands within a river landscape. *Biological Conservation*, 85, 35–45.
- BOYERO L. (2002) Insect biodiversity in freshwater ecosystems: is there any latitudinal gradient. *Marine and Freshwater Research*, 53, 753-755.
- BROWN J. & LOMOLINO M. (1998) *Biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland, MA 2nd edn. 691 pp.
- CAMUS P. (2001) Biogeografía marina de Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74, 587-617.
- CARRASCO J., CASASSA G. & RIVERA A. (2002) Meteorological and climatological aspects of the Southern Patagonia Icefield. En: Casassa G (ed) *The Patagonian Icefields: A unique natural laboratory for environmental and climate change studies*: 29-41. Kluwer Academic / Plenum Publishers, New York.

- CASTELLANOS Z. (1994) Fauna de agua dulce de la República Argentina. Volumen 33. Insecta: Ephemeroptera. Fascículo 1. Editorial Sigma S.R.L., Buenos Aires, Argentina. 142 pp.
- CAVIERES L., MIHOC M., MARTICORENA A., MARTICORENA C., MATTHEI O & SQUEO F (2001) Determinación de áreas prioritarias de conservación: análisis de parsimonia de endemismos (PAE) en la flora de la IV Región de Coquimbo. En: Squeo FA, G Arancio & JR Gutiérrez (eds) Libro rojo de la flora nativa y de los sitios prioritarios para su conservación: Región de Coquimbo: 159-170. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- CAVIERES L., ARROYO M., POSADAS P., MARTICORENA C., MATTHEI O., RODRÍGUEZ R., SQUEO F. & ARANCIO G. (2002) Identification of priority areas for conservation in an arid zone: application of parsimony analysis of endemism in the vascular flora of the Antofagasta region, northern Chile. *Biodiversity and Conservation*, 11, 1303-1311.
- CHAO A. (2005) Species richness estimation. En: Balakrishnan N, CB Read & B Vidakovic (eds) *Encyclopedia of Statistical Sciences*: 7909-7916. Wiley, New York.
- CLARKE K., WARWICK R, SOMER E. & GORLEY R. (2005) Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Third edition. Primer, Plymouth. 171 pp.
- CLAPPERTON C. (1993) Quaternary geology and geomorphology of South America. Elsevier, Amsterdam. 779 pp.
- COLWELL R. & LEES D. (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 70–76.
- CROZIER L. (2004) Warmer winters drive butterfly range expansion by increasing survivorship. *Ecology*, 85, 231–241.
- CURRIE D. & PAQUIN V. (1987) Large-scale biogeographic patterns of species richness of trees. *Nature*, 329, 326–327.
- CURRIE D. (1991) Energy and large scale patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist*, 137, 27-49.

- DE POL-HOLZ R., ULLOA O., DEZILEAU L., KAISER J., LAMY F. & HEBBELN D. (2006) Melting of the Patagonian Ice Sheet and deglacial perturbations of the nitrogen cycle in the eastern South Pacific. *Geophysical Research Letters*, 33, L04704.
- DIAZ-VILLANUEVA V. & ALBARIÑO R. (1999) Feeding habit of *Notoperla archiplatae* (Plecoptera) larvae in a North Patagonia Andean stream, Argentina. *Hydrobiologia*, 412, 43-52.
- DI CASTRI F. (1968) Esquisse écologique du Chili. En: Delamare CL & E Rapoport (eds) *Biologie de l'Amérique australe: 7-52*. Editions Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, France.
- DOMÍNGUEZ E., MOLINERI C., PESCADOR M., HUBBARD M. & NIETO C. (2006) Ephemeroptera of South America. In: Adis, J., J. R. Arias, G. Rueda-Delgado & K. M. Wantzen (eds), *Aquatic Biodiversity of Latin America*, Vol. 2, Pensoft, Moscow and Sofia, pp. 1-646.
- DONATO M., POSADAS P., MIRANDA-ESQUIVEL D., JAUREGUIZAR E. & CLADERA G. (2003) Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80, 339-352.
- DOUGLASS D., SINGER B., KAPLAN M., MICKLESON D. & CAFFEE M. (2006) Cosmogenic nuclide surface exposure dating of boulders on last-glacial and late-glacial moraines, Lago Buenos Aires, Argentina: interpretative strategies and paleoclimate implications. *Quaternary Geochronology*, 1, 43-58.
- DYER B. (2000) Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos*, 19, 77-98.
- EGUIARTE L., LARSON-GUERRA J, NÚÑEZ-FARFAN J, MARTINEZ-PALACIOS A., SANTOS DEL PRADO K. & ARITA H. (1999) Diversidad filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72, 475-492.
- ESCALANTE T., ESPINOSA D. & MORRONE J. (2003) Using parsimony analysis of endemism to analyze the distribution of Mexican land mammals. *Southwestern Naturalist*, 48, 563-578.

- FIGUEROA R., VALDOVINOS C., ARAYA E. & PARRA O. (2003) Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad de agua de ríos del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76, 275-285.
- FISCHER A. (1959) Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14, 64–81.
- FOCHETTI R. & TIERNO DE FIGUEROA J. (2008) Global diversity of stoneflies (Plecoptera; Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 365-377.
- GAINES S. & LUBCHENCO J. (1982) A unified approach to marine plant herbivore interactions. II. Biogeography. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 13, 111-138.
- GARRAFONI A., NIHEI S. & LANA P. (2006) Distribution patterns of Terebellidae (Annelida: Polychaeta): an application of parsimony analysis of endemism (PAE). *Scientia Marina*, 70, S3: 269-276.
- GASTON K. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220-227.
- GLASSER N., JANSSON K., HARRISON S. & KLEMAN J. (2008) The glacial geomorphology and Pleistocene history of South America between 38°S and 56°S. *Quaternary Science Reviews*, 27, 365–390.
- HAMPE A. & PETIT R. (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8, 461–467.
- HAUER F. & RESH V. (2007) Macroinvertebrates. En: Hauer FR & GA Lamberti (eds) *Methods in Stream Ecology*: 435-464. Academic Press, San Diego, California.
- HAUSDORF B. & HENNIG C. (2003) Nestedness of north-west European land snail ranges as a consequence of differential immigration from Pleistocene glacial refuges. *Oecologia*, 135, 102–109.
- HAWKINS A. & DINIZ-FILHO J. (2006) Beyond Rapoport's rule: evaluating range size patterns of New World birds in a two-dimensional framework. *Global Ecology and Biogeography* 15: 461-469.
- HAWKINS B., FIELD R., CORNELL H., CURRIE D., GUEGAN J., KAUFMAN D, KERR J, MITTELBACH G., OBERDORFF T., O'BRIEN E, PORTER E. & TURNER J. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.

- HECKMAN C. (2003) Encyclopedia of South American aquatic insects: Plecoptera. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. 329 pp.
- HEWITT G. (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907–913.
- HILLEBRAND H. (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist* 163: 192–211.
- HOLLIN J. & SCHILLING D. (1981) Late Wisconsin-Weichselian mountain glaciers and small ice caps. The last great ice sheets (eds. G.H. Denton and T.J. Hughes). John Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto. 179–206 pp.
- HOLLMAN M. & MISERENDINO L. (2008) Life history and emergence patterns of stonefly species in mountain streams of the Futaleufú basin, Patagonia (Argentina). *International Journal of Limnology*, 44, 1-10.
- ILLIES J. (1963) Revision der südamerikanischen Gripopterygidae (Plecoptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 36, 145-248.
- ILLIES J. (1969) Biogeography and ecology of neotropical freshwater insects especially those from running waters. En: Fittkau EJ, Illies J, Kling H, Schwabe GH, Sioli H (eds) *Biogeography and Ecology in South America*: 685–708. Dr W Junk Publishers, The Hague, Netherlands.
- JACOBSEN D., SCHUKTZ R. & ENCALADA A. (1997) Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, 38, 247-261.
- JARA C. (1996) Taxonomía, sistemática y zoogeografía de las especies chilenas del género *Aegla* (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae). Tesis, Escuela de Graduados, Universidad de Concepción, 180 pp.
- JARA C. (2013) A checklist of the Chilean species of the genus *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). *Crustaceana*, 86(12), 1433-1440.
- JARA C., RUDOLPH E. & GONZÁLEZ E. (2006) Estado de conocimiento de los crustáceos malacostracos dulceacuícolas de Chile. *Gayana (Zoología)*, 70, 40-49.
- JEREZ V. (2000) Diversidad y patrones de distribución geográfica de insectos coleópteros en ecosistemas desérticos de la región de Antofagasta, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73, 79-92.

- KAPLAN M., DOUGLASS D., SINGER B., ACKERT R. & CAFFEE M. (2005) Cosmogenic nuclide chronology of pre-last glacial maximum moraines at Lago Buenos Aire, 46°S, Argentina. *Quaternary Research*, 63, 301–315.
- KASPARI M., O'DONNELL S. & KERCHER J. (2000) Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient. *American Naturalist*, 155, 280–293.
- KUSCHEL G. (1964) Problems concerning an austral region. En: Gressitt JL, CH Lindroth, FR Forsberg, A Fleming & EG Turbott (eds) *Pacific basin biogeography*: 443-449. Bishop Museum Press, Honolulu, Hawaii, USA.
- KUSCHEL G. (1969) Biogeography and ecology of South American Coleoptera. En: Fittkau J, H Kinge, GH Schawake & H Sioli (eds) *Biogeography and ecology in South America*: 709-722. Dr W Junk Publishers, The Hague, Netherlands.
- LOMOLINO M. (1996) Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? *Journal of Biogeography*, 23, 699–703.
- LUBERT F. & PLISCOFF P. (2006) *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago 316 pp.
- LUGO-ORTIZ C. & MCCAFFERTY W. (1999) Three New Genera of Small Minnow Mayflies (Insecta: Ephemeroptera: Baetidae) From the Andes and Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 34, 88-104.
- MALMQVIST B. (2000) How does wing length relate to distribution patterns of stoneflies (Plecoptera) and mayflies (Ephemeroptera)? *Biological Conservation*, 93, 271-276.
- MARQUET P., FERNÁNDEZ M., NAVARRETE S. & VALDOVINOS C. (2004) Diversity emerging: towards a deconstruction of biodiversity patterns. En: Lomolino M & L Heaney (eds) *Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature*: 191-209. Cambridge University Press, New York.
- MARKGRAF V., WHITLOCK C. & HABERLE S. (2007) Vegetation and fire history during the last 18,000 cal yr B.P. in southern Patagonia: Mallin Pollux, Coyhaique, Province Aisén (45°41'30" S, 71°50'30" W, 640 m elev.). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254, 292-507.

- MASSAFERRO J. & BROOKS S. (2002) Response of chironomids to Late Quaternary environmental change in the Taitao Peninsula, southern Chile. *Journal of Quaternary Science*, 17, 101–111.
- MCLELLAN I., MERCADO M & ELLIOTT S. (2005) A new species of *Notoperla* (Plecoptera: Gripopterygidae) from Chile. *Illiesia*, 1, 33-39.
- MCLELLAN I. & ZWICK P. (2007) New species of and keys to South American Gripopterygidae (Plecoptera). *Illiesia*, 3, 20-42.
- MERCADO M. & ELLIOTT S. (2004) Taxonomic revision of the genus *Metamonius* Eaton (Nesameletidae: Ephemeroptera), with notes on its biology and distribution. *Studies on NEOTROPICAL FAUNA AND ENVIRONMENT*, 39(2), 149-157.
- MERCADO M. & ELLIOTT S. (2005) Taxonomic revision of the genus *Chiloporter* Lestage (Ameletopsidae: Ephemeroptera), with notes on its biology and distribution. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(3), 229-236.
- MISERENDINO L. (2006) Seasonal and spatial distribution of stoneflies in the Chubut River (Patagonia, Argentina). *Hydrobiologia*, 568, 263-274.
- MISERENDINO L. & PIZZOLÓN L. (2000) Macroinvertebrates of a fluvial system in Patagonia: altitudinal zonation and functional structure. *Archiv für Hydrobiologie*, 150, 55-83.
- MITTERMEIER R., MITTERMEIER C., BROOKS T., PILGRIM J., KONSTANT W, DA FONSECA G. & KORMOS C. (2003) Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 10309–10313.
- MOORMAN C., ANDERSON B., GUTIÉRREZ G., CHARLIN R. & ROZZI R. (2006) Watershed consevation and aquatic benthic macroinvertebrate diversity in the Alberto D'Agostini National Park, Tierra del Fuego, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 34, 41-58.
- MORRISON L., KORZUKHIN M. & PORTER S. (2005) Predicted range expansion of the invasive fire ant, *Solenopsis invicta*, in the eastern United States based on the VEMAP global warming scenario. *Diversity and Distributions*, 11, 199–204.
- MORRONE J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43, 438-441.

- MORRONE J. (1996) The biogeographical Andean subregion: a proposal exemplified by Arthropod taxa (Arachnida, Crustacea and Hexapoda). *Neotropica*, 42, 103-114.
- MORRONE J. & CRISCI J. (1995) Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 373-401.
- MORRONE J., KATINAS L. & CRISCI J. (1997) A cladistic biogeographic analysis of Central Chile. *Journal of Comparative Biology*, 2, 25-42.
- MORRONE J., ROIG-JUÑENT S. & CRISCI J. (1994) Cladistic biogeography of terrestrial Sub-Antarctic beetles (Insecta: Coleoptera) from South America. *National Geographic Research and Exploration* 10: 104-115.
- MORRONE J., ROIG-JUÑENT S. & FLORES G. (2002) Delimitation of biogeographic districts in central Patagonia (South America), based on beetle distributional patterns (Coleoptera: Carabidae and Tenebrionidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 4, 1-6.
- MOYA C, VALDOVINOS C., MORAGA A., ROMERO F., DEBELS P. & OYANEDEL A. (2009) Patrones de distribución espacial de ensamblajes de macroinvertebrados bentónicos de un sistema fluvial Andino Patagónico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82, 425-442.
- MUELLNER A., TREMETSBERGER K., STUESSY T. & BAEZA C. (2005) Pleistocene refugia and recolonization routes in southern Andes: insights from *Hypochoeris palustris* (Asteraceae, Lactuceae). *Molecular Ecology*, 14, 203–212.
- MYERS N, MITTERMEIER R., MITTERMEIER C., DA FONSECA G. & KENT J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- NEKOLA J. (1999) Paleorefugia and neorefugia: the influence of colonization history on community pattern and process. *Ecology*, 80, 2459-2473.
- NIEMEYER H. & CERECEDA P. (1984) *Geografía de Chile: Hidrografía*. Ed Instituto Geográfico Militar, Santiago, Chile. 316 pp.
- OYANEDEL A., VALDOVINOS C., AZÓCAR M., MOYA C., MANCILLA G., PEDREROS P. & FIGUEROA R. (2008) Patrones de distribución espacial de los macroinvertebrados bentónicos de la cuenca del río Aysén (Patagonia chilena). *Gayana (Zoología)*, 72, 105-121.

- OYANEDEL A., VALDOVINOS C., SANDOVAL N., MOYA C., KIESSLING G., SALVO J. & OLMOS V. (2011) The Southernmost Freshwater Anomurans of the World: Geographic Distribution and New Records of Patagonian Aeglids (Decapoda: Aeglididae). *Journal of Crustacean Biology*, 31(3), 396-400
- OYANEDEL J., VEGA-RETTTER C., SCOTT S., HINOJOSA L. & RAMOS-JILIBERTO R. (2008) Finding patterns of distribution for freshwater phytoplankton, zooplankton and fish, by means of parsimony analysis of endemism. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81, 185-203.
- PALMA A. & FIGUEROA R. (2008) Latitudinal diversity of Plecoptera (Insecta) on local and global Scales. *Illiesia*, 4, 81-90.
- PALMA R., RIVERA-MILLA E., YATES T., MARQUET P. & MEYNARD A. (2002) Phylogenetic and biogeographic relationships of the mouse oposum *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25, 245–253.
- PATTERSON B. & ATMAR W. (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28, 65–82.
- PEÑA L. (1966) Ensayo preliminar para dividir Chile en regiones entomofaunísticas, basadas especialmente en la familia Tenebrionidae (Col). Apartado de la *Revista Universitaria*, 51, 210-220.
- PÉREZ-LOSADA M., JARA C., BOND-BUCKUP G. & CRANDALL K. (2002a) Phylogenetic relationships among the species of *Aegla* (Anomura: Aeglididae) freshwater crabs from Chile. *Journal of Crustacean Biology*, 22, 304–313.
- PEREZ-LOSADA M., JARA C., BOND-BUCKUP C. & CRANDALL K. (2002b) Conservation phylogenetics of Chilean freshwater crabs *Aegla* (Anomura, Aeglididae): assigning priorities for aquatic habitat protection. *Biological Conservation*, 105, 345–353.
- PESCADOR M. & PETERS W. (1985) Biosystematics of the genus *Nousia* from southern South America (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 58, 91-123.

- PESCADOR M. & PETERS W. (1987) Revision of the genera *Meridialaris* and *Massartellopsis* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae) from South America. *Trans. Am. Entomol. Soc.*, 112, 147-189.
- PIELOU E. (1979) *Biogeography*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- PIZARRO-ARAYA J. & JEREZ V. (2004) Distribución geográfica del género *Gyriosomus* Guérin-Ménéville, 1834 (Coleoptera: Tenebrionidae): una aproximación biogeográfica. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77, 491-500.
- POSADAS P. (1996) Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: a study applying parsimony analysis of endemism (PAE). *Biogeographica*, 72, 161-177.
- POSADAS P. & MIRANDA-ESQUIVEL D. (1999) El PAE (Parsimony analysis of endemism) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72, 539-546.
- RAMOS-JILIBERTO R., OYANEDEL J., VEGA-RETTNER C., VALDOVINOS F. (2009) Nested structure of plankton communities from Chilean freshwaters. *Limnologia*, 39, 319-324.
- RAPOPORT E. (1982) *Aerography: Geographical strategies of species*. Pergamon Press, New York. 269 pp.
- REX M., STUART C., HESSLER R., ALLEN J., SANDERS H. & WILSON G. (1993) Global scale latitudinal patterns of species diversity in the deep sea benthos. *Nature*, 365, 636-639.
- RINGUELET R. (1961) Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis*, 22, 151-170.
- ROHDE K. (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527.
- ROHDE K. (1999) Latitudinal gradients in species diversity and Rapoport's rule revisited: a review of recent work and what can parasites teach us about the causes of the gradients? *Ecography*, 22, 593-613.
- ROIG-JUÑENT S., FLORES G. & MATTONI C. (2003) Consideraciones biogeográficas de la Precordillera (Argentina), con base en artrópodos epígeos. En: Morrone JJ & J Llorente-Bousquets (eds) *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*: 275-288. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- ROY K., JABLONSKI D. & VALENTINE J. (1994) Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: No evidence for 'Rapoport's rule'. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91, 8871-8874.
- ROY K., JABLONSKI D. & VALENTINE J. (1998) Marine latitudinal diversity gradients: tests of causal hypotheses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95, 3699-3702.
- ROY K., JABLONSKI D. & VALENTINE (2000) Dissecting latitudinal diversity gradients: functional groups and clades of marine bivalves. *Proceedings of the Royal Society B* 267: 293-299.
- ROSENZWEIG M. & SANDLIN E. (1997) Species diversity and latitudes: listening to the area's signal. *Oikos*, 80, 172-176.
- RUDOLPH E. (2002) Sobre la biología del camarón de río *Samastacus spinifrons* (Philippi, 1882) (Decapoda, Parastacidae). *Gayana Zoología*, 66, 147-159.
- RUZZANTE D, WALDE S., GOSSE J., CUSSAC V., HABIT E., ZEMLAK T. & ADAMS E. (2008) Climate control on ancestral population dynamics: insight from patagonian fish phylogeography. *Molecular Ecology*, 17, 2234-2244.
- SAX D. (2001) Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography*, 28, 139-150.
- SHELDON A. (1984) Colonization dynamic of aquatic insects. En: Resh VH & DM Rossemberg (eds) *The ecology of aquatic insects*: 401-429. Praeger Publisher, New York.
- SINGER B., ACKERT R. & GUILLOU H. (2004) $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ and K-Ar chronology of Pleistocene glaciations in Patagonia. *Geological Society of America Bulletin*, 116, 434-450.
- SQUEO F., CAVIERES L., ARANCIO G., NOVOA J., MATTHEI O., MARTICORENA C., RODRIGUEZ R., ARROYO M. & MUÑOZ M. (1998) Biodiversidad de la flora vascular en la Región de Antofagasta, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71, 571-591.
- STANFORD J., WARD J., LISS W., FRISSELL C., WILLIAMS R., LICHTOWICH J. & COUTANT C. (1996) A general protocol for restoration of regulated rivers. *Regulated Rivers Research and Management*, 12, 391-413.

- STARK B. (2007) *Anacroneuria marshali* (Plecoptera: Perlidae), a new stonefly from Argentina, and two new records from Ecuador. *Illesia*, 3, 171-173.
- STARK B. (2008) *Diamphipnoa colberti*, a new stonefly species from Chile, and the possible female of *Diamphipnopsis beschi* (Plecoptera: Diamphipnoidae). *Illesia*, 4, 55-58.
- STATSOFT INC (1998) Statistica for Windows. Release 5.1. Statsoft- Tulsa.
- STEVENS G. (1989) The latitudinal gradient in geographic range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133, 240-256.
- SZUMIK C., CUEZZO F., GOLOBOFF P. & CHALUP A. (2002) An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, 51, 806-816.
- THEISCHINGER G. (1991) Plecoptera. En: Theischinger E (ed) *The insects of Australia*: 311-319. Melbourne University Press, Melbourne, Australia.
- TURNER J., GATEHOUSE C. & COREY C. (1987) Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos*, 48, 195–205.
- VALDOVINOS C. (2004) Ecosistemas estuarinos. En: Werlinger C (ed) *Biología marina y oceanografía: Conceptos y procesos*: 395-414. Trama Impresores S.A., Concepción, Chile.
- VALDOVINOS C. (2006) Estado de conocimiento de los gastrópodos dulceacuícolas de Chile. *Gayana (Zoología)*, 70, 100-113.
- VALDOVINOS C. (2008) Invertebrados dulceacuícolas. En: Conama (ed) *Biodiversidad de Chile: Patrimonio y desafíos* 3^{da} Ed: 202-223. Ocho Libros Editores, Santiago, Chile.
- VALDOVINOS C., NAVARRETE S. & MARQUET P. (2003) Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? *Ecography*, 26, 139-144.
- VALDOVINOS C., KIESSLING G., MARDONES M., MOYA C., OYANEDEL A., SALVO J., OLMOS V. & PARRA O. (2010) Distribución de macroinvertebrados (Plecoptera y Aeglidae) en ecosistemas fluviales de la Patagonia chilena: ¿Muestran señales biológicas de la evolución geomorfológica postglacial? *Revista Chilena de Historia Natural*, 83,

- VERA A. & CAMOUSSEIGHT A. (2006) Estado de conocimiento de los plec6pteros de Chile. *Gayana (Zoología)*, 70, 57-64.
- VINSON M. & HAWKINS C. (1998) Biodiversity of stream insects: variation at local, basin and regional scales. *Annual Review of Entomology*, 43, 271–293.
- VINSON M. & HAWKINS C. (2003) Broad-scale geographical patterns in local stream insect genera richness. *Ecography*, 26, 751-767.
- WARD J. & STANFORD J. (1982) Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 27, 97–117.
- WARD J., TOCKNER K., Arscott D. & Claret C. (2002) Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, 47, 517–539.
- WARD J. (1998) Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation*, 83, 269–278.
- WILLIG M., KAUFMAN D. & STEVENS R. (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, 273–309.
- WILLIG M. & SELCER K. (1989) Bat species density gradients in the New World: a statistical assessment. *Journal of Biogeography*, 16, 189-195.
- WRIGHT D., PATTERSON B., MIKKELSON G., CUTLER A. & ATMAR W. (1998) A comparative analysis for nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, 113, 1-20.

Tabla 1.1.1. Listado de especies recolectadas, clasificadas según la capacidad de dispersión de los estados adultos. Para cada taxa se indican las islas o cuencas hidrográficas en las cuales fueron registradas. Estas son las siguientes (ordenadas de Norte a Sur): Chi= Is. Chiloé, Yel= río Yelcho, Pal= río Palena, Gua= Is. Guamblin, Cis= río Cisnes, Ays= río Aysén, Bak= río Baker, Yor= Is. Duque de York, Bra= río Bravo, PNAA= ríos del Parque Nacional Alberto d'Agostini. Los números entre paréntesis corresponden a las especies indicadas en la figura del análisis de PAE.

Familia	Especie o género	Cuencas hidrográficas e islas
Baja vagilidad		
Crustacea / Malacostraca		
Parastacidae	<i>Samastacus spinifrons</i> (Philippi 1882) (56)	Chi,Gua.
Aegliidae	<i>Aegla abtao</i> Schmitt 1842 (53)	Chi.
	<i>Aegla alacalufi</i> Jara & López 1981 (54)	Chi,Yel,Pal,Gua,Ays,Yor.
	<i>Aegla araucaniensis</i> Jara 1980 (55)	Chi.
	<i>Aegla neuquensis</i> Schmitt 1942 (52)	Ays.
Alta vagilidad		
Insecta / Plecoptera		
Notonemouridae	<i>Austronemoura chilena</i> Aubert 1960 (1)	Yel,Pal,Cis,Ays,Bak.
	<i>Austronemoura</i> sp.	Yel,Cis,Ays,Bak.
	<i>Neofulla</i> sp.	Yel,Pal,Gua,Ays,Bak.
	<i>Neonemura barrosi</i> Navás 1919 (2)	Pal,Ays.
	<i>Neonemura</i> sp.	Pal,Pak
	<i>Udamocercia</i> sp.	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays,Bak,Bra,PNAA.
Perlidae	<i>Kempnyella genualis</i> Illies 1964 (5)	Chi,Pal,Ays.
	<i>Inconeuria porteri</i> Navás 1920 (6)	Chi,Yel,Pal.
	<i>Pictetoperla brundini</i> Illies,1964 (4)	Chi.
	<i>Pictetoperla gayi</i> (Pictet 1841) (3)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays,Yor.
	<i>Pictetoperla</i> sp.	Yel,Bak.
Eustheniidae	<i>Neuroperla schedingi</i> (Navás 1929) (7)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays.
	<i>Neuroperlopsis patris</i> Illies, 1960 (8)	Chi.
Diamphipnoidae	<i>Diamphipnoa helgae</i> Illies 1960 (10)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays.
	<i>Diamphipnopsis samali</i> Illies 1960 (9)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays,Bak.
Austroperlidae	<i>Klapopteryx armillata</i> Navás 1928 (12)	Chi,Pal,Bak.
	<i>Klapopteryx kuscheli</i> Illies 1960 (11)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays,Bak,Bra.
	<i>Klapopteryx</i> sp. (13)	Bak.
	<i>Penturoperla barbata</i> Illies 1959 (14)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays,Bak.
Gripopterygidae	<i>Antarctoperla altera</i> Zwick 1973 (17)	Pal.
	<i>Antarctoperla michaelsoni</i> (Klapelek 1904) (16)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays,Bak,Yor,PNAA
	<i>Antarctoperla</i> sp.	Bak.
	<i>Araucanioperla</i> sp.	Ays.
	<i>Aubertoperla illiesi</i> (Fröhlich 1960) (15)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays,Bak,Bra.
	<i>Ceratoperla fazi</i> Navás 1934 (19)	Ays.
	<i>Ceratoperla schwabei</i> Illies 1963 (18)	Chi,Cis,Ays.
	<i>Chilenoperla brundini</i> Illies 1963 (28)	Yel,Pal,Ays.
	<i>Limnoperla jaffueli</i> (Navás 1928) (21)	Chi,Yel,Pal,Cis,Gua,Ays,Bak,PNAA.
	<i>Notoperla archiplatae</i> (Illies 1958) (22)	Yel,Pal,Ays,Bak,Bra.
	<i>Notoperla fuegiana</i> (Enderlein 1905) (23)	Yel,Pal,Cis,Ays,Bak,PNAA.

Familia	Especie o género	Cuencas hidrográficas e islas
	<i>Notoperla sp.</i>	Ays,Bak.
	<i>Notoperlopsis femina</i> (Illies 1963) (24)	Pal,Cis,Ays,Bak.
	<i>Pelurgoperla personata</i> Illies 1963 (25)	Chi,Yel,Pal,Cis,Gua,Ays.
	<i>Potamoperla myrmidon</i> (Mabille 1891) (26)	Yel, Pal, Cis, Ays
	<i>Rhithroperla rossi</i> (Fröhlich 1960) (20)	Yel,Pal,Cis,Ays,Bak,PNA.A.
	<i>Senzilloides panguipulli</i> (Navás 1928) (27)	Yel,Pal,Cis,Ays,Bak,Bra.
	<i>Paragripoteryx sp.</i>	Ays.
Insecta / Ephemeroptera		
Leptophlebiidae	<i>Hapsiphlebia anastomosis</i> (Demoulin 1955) (29)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays.
	<i>Massartellopsis irarrazavali</i> Demoulin 1955 (30)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays,Bak.
	<i>Meridialaris sp.</i>	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays,Bak,Bra.
	<i>Meridialaris chiloeensis</i> (Demoulin 1955) (31)	Chi,Yel,Pal,Cis,Gua,Ays,Bak,Bra,Yor,PNA.A.
	<i>Meridialaris diguillina</i> (Demoulin 1955) (32)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays,Bak,Yor.
	<i>Meridialaris laminata</i> (Ulmer 1920) (33)	Chi,Yel,Pal,Cis,Gua,Ays,Bak,Bra.
	<i>Meridialaris spina</i> Pescador & Peters 1987 (34)	Pal,Ays.
	<i>Nousia sp.</i>	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays,Bra.
	<i>Nousia bella</i> Pescador & Peters 1985 (35)	Chi.
	<i>Nousia grandis</i> (Demoulin 1955) (36)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays,Bra.
	<i>Nousia delicata</i> Navás 1918 (37)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays.
	<i>Nousia maculata</i> (Demoulin 1955) (38)	Chi,Yel,Pal,Cis,Gua,Yor.
	<i>Nousia crena</i> Pescador & Peters 1985 (39)	Chi,Yel,Pal,Cis.
	<i>Penaphlebia sp.</i>	Chi,Yel,Cis,Gua,Ays,Bak.
	<i>Penaphlebia flavidula</i> Pescador & Peters 1991 (40)	Chi,Yel.
	<i>Penaphlebia chilensis</i> (Eaton 1884) (41)	Chi,Yel,Pal,Cis,Gua,Ays,Yor.
	<i>Penaphlebia fulvipes</i> (Needham & Murphy 1924)(42)	Bak,Yor.
	<i>Penaphlebia vinosa</i> (Demoulin 1955) (43)	Chi.
Nesameletidae	<i>Metamonius anceps</i> Eaton 1883 (50)	Chi,Yel,Pal,Cis,Ays, PNA.A.
Oligoneuriidae	<i>Murphyella needhami</i> Lestage 1929 (44)	Chi,Yel,Pal,Cis,Bak.
Ameletopsidae	<i>Chaquihua bullocki</i> (Navás 1929) (45)	Chi, Yel,Pal,Cis,Ays,Bra,Yor.
	<i>Chiloporter eatoni</i> Lestage 1931 (46)	Yel,Pal,Cis,Ays,Bak.
Baetidae	<i>Andesiops sp.</i>	Yel,Bak.
	<i>Andesiops torrens</i> (Lugo-Ortiz & McCafferty 1999) (47)	Chi,Yel,Pal,Cis,Gua,Ays,Bak,Bra,PNA.A.
	<i>Andesiops ardua</i> (Lugo-Ortiz & McCafferty 1999) (48)	Chi,Yel,Pal,Cis,Gua,Ays,Bak,Yor.
	<i>Andesiops peruvianus</i> (Ulmer 1920) (49)	Bak.
Oniscigastridae	<i>Siphonella ventilans</i> (Needham & Murphy 1924) (51)	Chi.

Tabla 1.1.2. Análisis comparativo del anidamiento de especies de paleorefugios y otras áreas de la Patagonia chilena.

Tipo de área	Número de islas/cuencas	Grado de relleno de la matriz (%)	Temperatura promedio	Temperatura del sistema	P
Paleorefugios	3	42,5	34,4	13,7	<0,05
Otros sitios	7	53,4	54,8	19,0	<0,05



Tabla 1.1.3. Principales características que presentan los peleo-refugios y neo-refugios definidos en la Patagonia chilena.

Características	Paleo-refugios	Neo-refugios
Biológicas-ecológicas	Alta proporción de especies de baja vagilidad (Crustacea Decapoda). Alta proporción de especies de gran tamaño corporal.	Alta proporción de especies de alta vagilidad (Ephemeroptera y Plecoptera). Alta proporción de especies de pequeño tamaño corporal.
Biogeográficas	Marcado patrón longitudinal de diversidad (decaimiento de E a O). Alto grado de insularidad. Similitud de la composición faunística independiente o inversa de la distancia geográfica.	Marcado patrón latitudinal de diversidad (decaimiento de N a S). Bajo grado de insularidad. Similitud de la composición faunística en relación directa con la distancia geográfica.



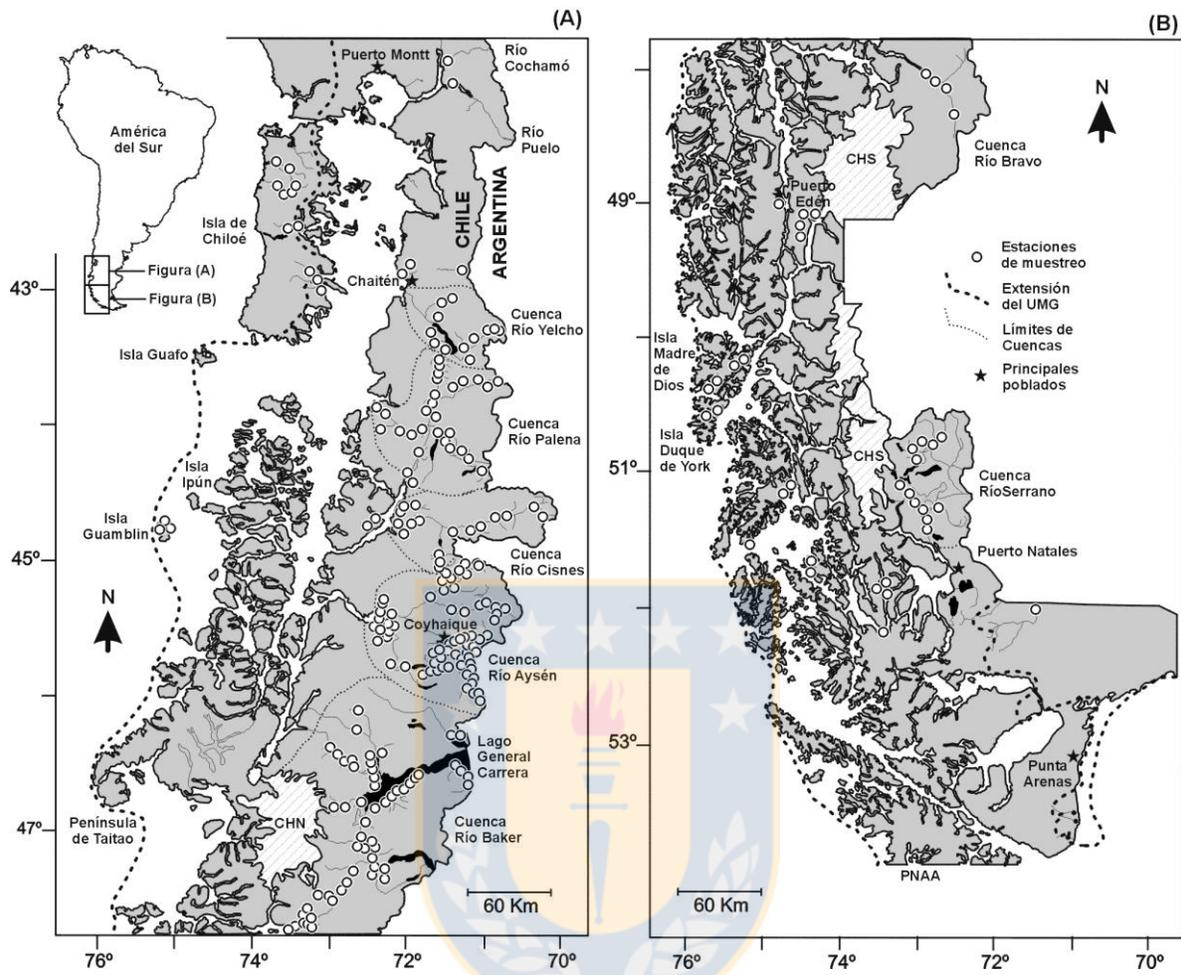


Figura 1.1.1: Vista general del área de estudio en la Patagonia chilena y localización de las diez islas/cuencas estudiadas (A-G). Los círculos blancos indican la localización de los sitios de muestreo.

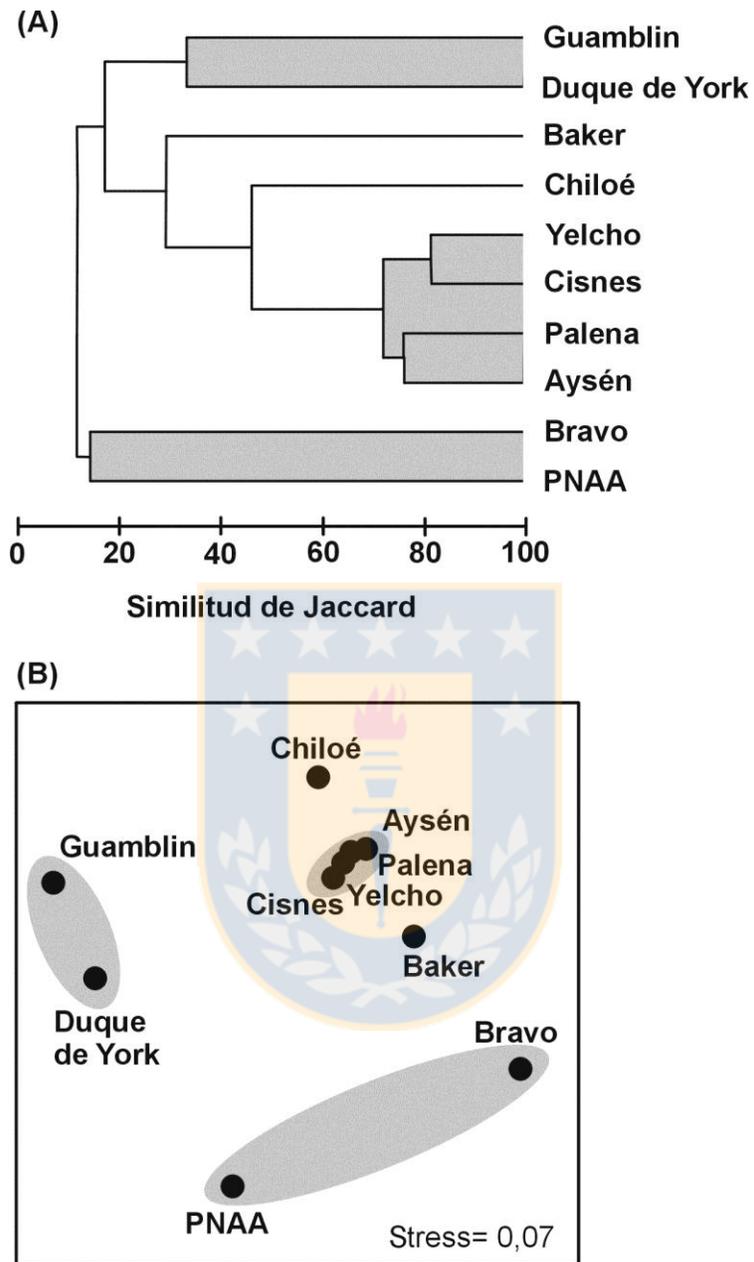


Figura 1.1.2: a) Clasificación (ligamiento completo) y b) ordenación (MDS) de las estaciones de muestreo, obtenidas sobre la base de una matriz presencia – ausencia de macroinvertebrados bentónicos, empleando el índice de similitud de Jaccard. Los grupos que presentan diferencias estadísticamente significativas se destacan en gris ($P < 0,05$).

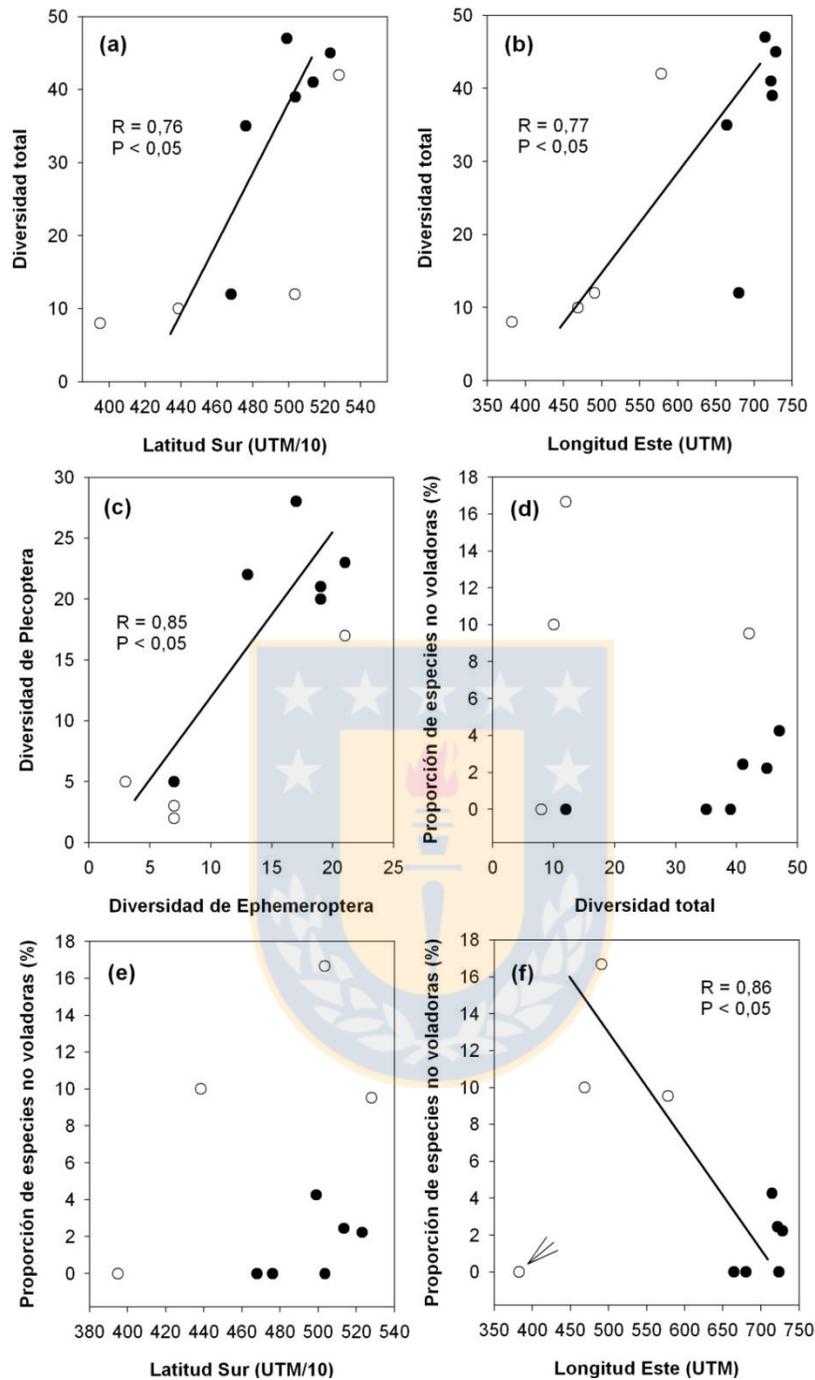


Figura 1.1.3: Relación entre diversidad de macroinvertebrados y variables geográficas para las 10 cuencas estudiadas. a) Diversidad total (DT) v/s latitud (LS), b) DT v/s longitud (LE), c) Diversidad de Plecoptera v/s diversidad de Ephemeroptera, d) Proporción de especies no voladoras (PNV) v/s DT, e) PNV v/s LS y f) PNV v/s LE. Se indica el coeficiente de correlación para aquellas asociaciones estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Círculos negros = cuencas hidrográficas del área continental; círculos blancos = islas del archipiélago. En el gráfico (f), la flecha indica al PNAA el cual fue removido en el análisis de correlación.

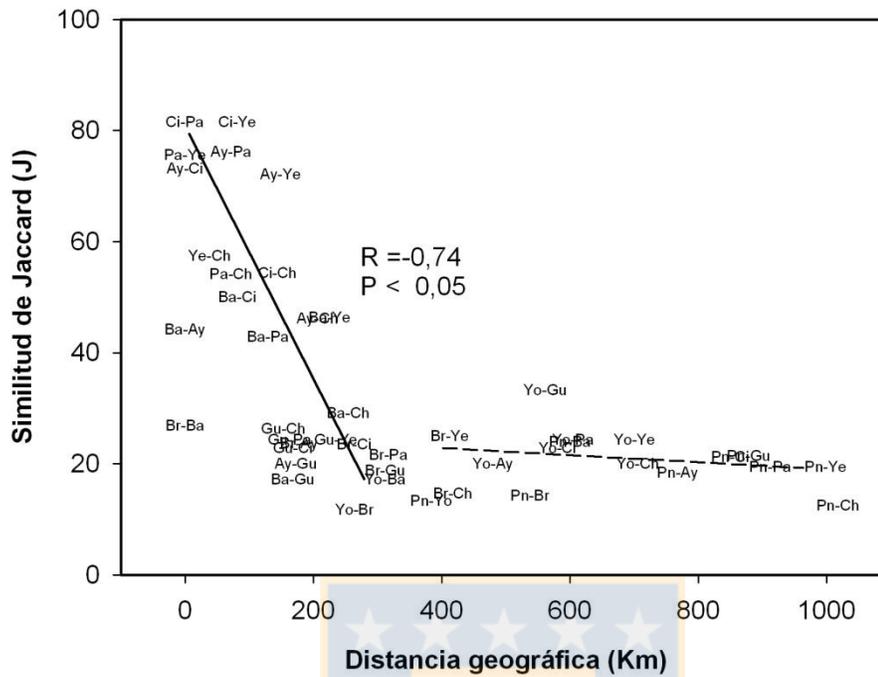


Figura 1.1.4: Diagrama de dispersión entre todos los valores de la similitud de Jaccard (de pares de estaciones) y su distancia geográfica. Se indica el coeficiente de correlación para y el valor de P para el rango comprendido entre 0 y 400 km. Ay= Río Aysén, Ba= Río Baker, Br= Río Bravo, Ch= Is. Chiloé, Ci= Río Cisnes, Gu= Is. Guamblin, Pa= Río Palena, Pn= Parque Nacional Alberto d’Agostini, Ye= Río Yelcho, Yo= Is. Duque de York.

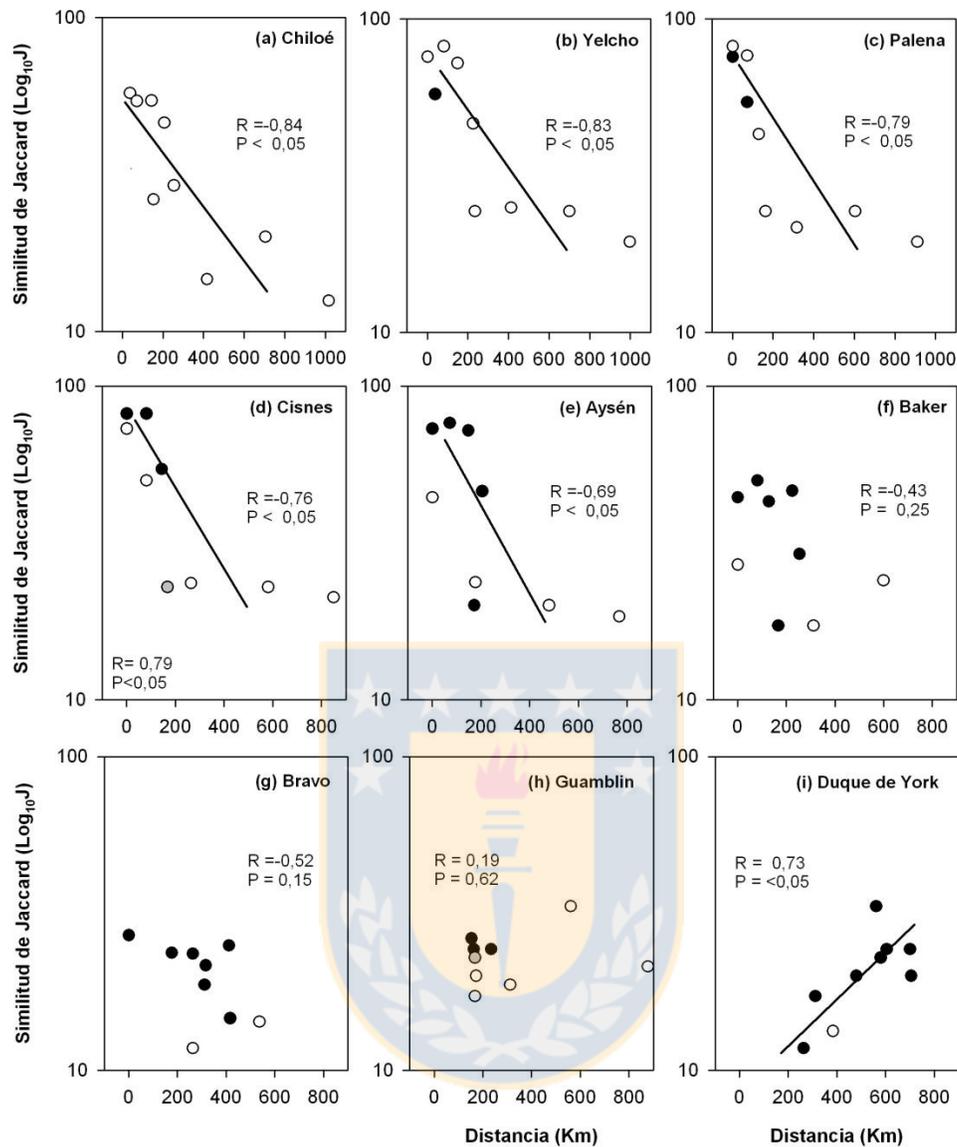


Figura 1.1.5: Diagramas de dispersión entre los valores de la similitud de Jaccard de cada isla/cuenca y su isla/cuenca asociada (a-j), con su distancia geográfica. Se indica el coeficiente de correlación para aquellas asociaciones estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Ay= Río Aysén, Ba= Río Baker, Br= Río Bravo, Ch= Is. Chiloé, Ci= Río Cisnes, Gu= Is. Guamblin, Pa= Río Palena, Pn= Parque Nacional Alberto d'Agostini, Ye= Río Yelcho, Yo= Is. Duque de York. Círculos negros = islas/cuencas localizadas al sur; círculo gris = islas/cuencas localizadas aproximadamente a la misma latitud; círculos blancos = islas/cuencas localizadas al norte.

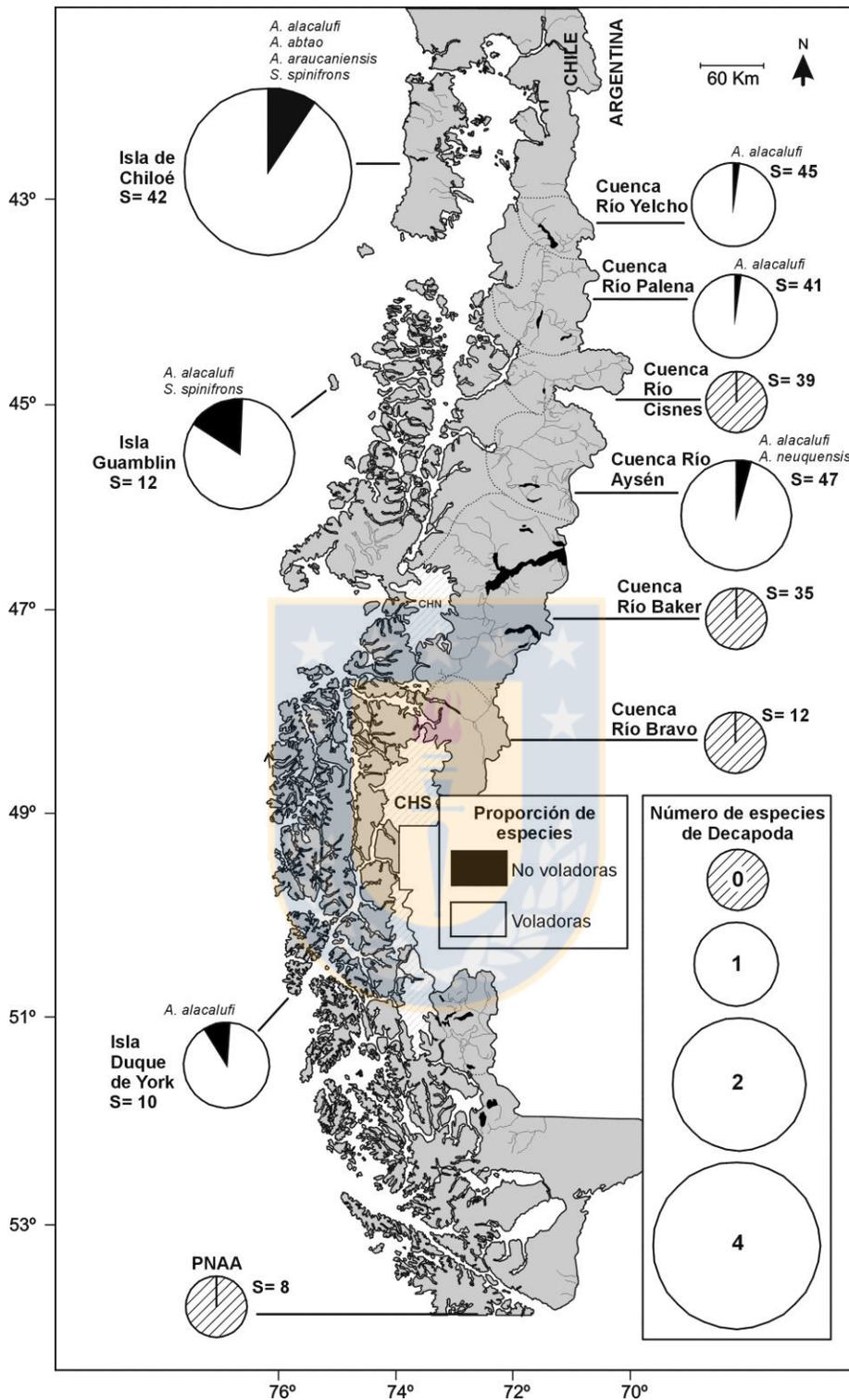


Figura 1.1.6: Mapa de la Patagonia chilena que muestra para cada isla/cuenca el número de especies de crustáceos decápodos presentes (y su composición de especies), además de la proporción (%) del número de especies no voladoras (crustáceos) y voladoras (Plecoptera y Ephemeroptera). S = Riqueza específica total (voladoras y no voladoras).

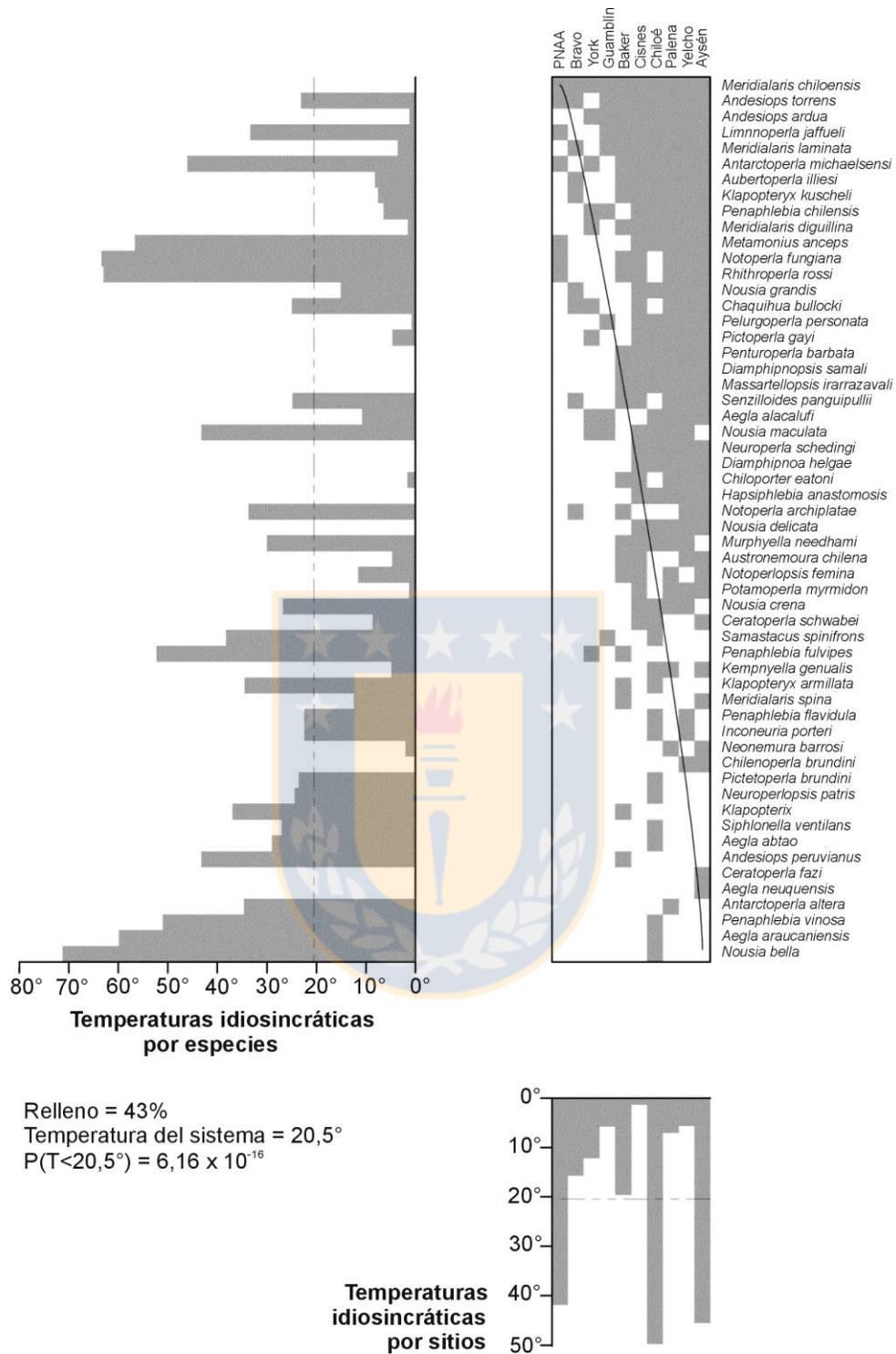


Figura 1.1.7. Matriz anidada de especies de Plecoptera de las diez islas/cuencas estudiadas de la Patagonia chilena. Celdas grises y blancas corresponden a presencias y ausencias respectivamente. La línea sólida corresponde a la isolínea de perfecto anidamiento. Se adjuntan las temperaturas idiosincráticas por especies y por islas/cuencas.

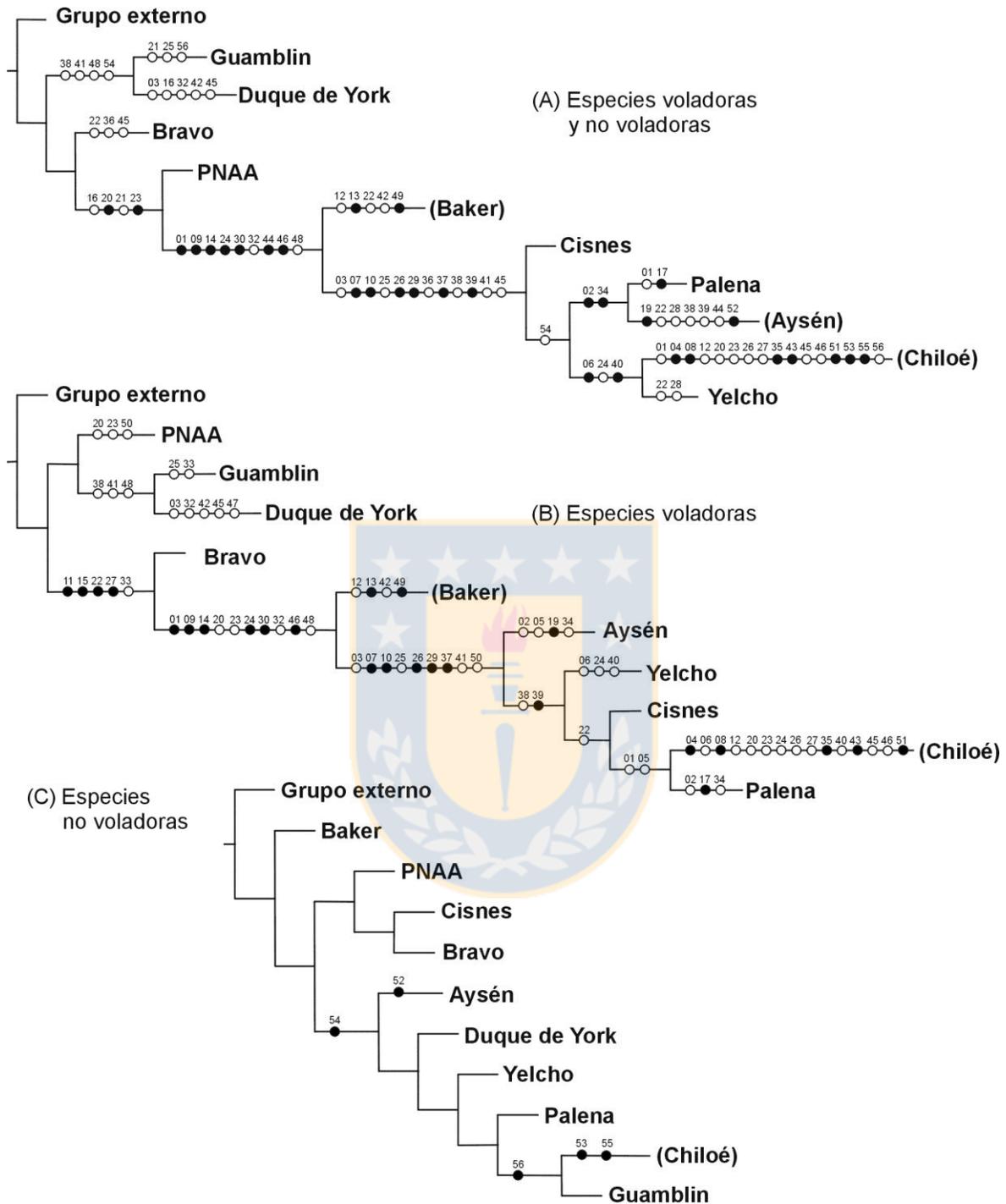


Figura. 1.1.8: Árboles de consenso estricto y área de endemismos (entre paréntesis). (a) conjunto de especies voladoras y no voladoras, (b) especies voladoras (Plecoptera y Ephemeroptera) y (c) especies no voladoras (crustacea decapoda). Los números identifican a las especies presentadas en la Tabla 1.

SECCIÓN 1.2

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y NUEVOS REGISTROS DE AÉGLIDOS PATAGÓNICOS (DECAPODA: AEGLIDAE): LOS ANOMUROS DULCEACUÍCOLAS MÁS AUSTRALES DEL MUNDO

Título Resumido:

Distribución geográfica de Aéglidos Patagónicos



Alejandra Oyanedel, Claudio Valdovinos, Natalia Sandoval, Carolina Moya, Gloria
Kiessling & Jacqueline Salvo

(AO, CV, GK, NS, JS, CM) Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile, Universidad de
Concepción, Barrio Universitario s/n, Concepción, Chile

(CV) Centro de Investigaciones en Ecosistemas Patagónicos (CIEP), Coyhaique, Chile

Oyanedel A., Valdovinos C., Sandoval N., Moya C., Kiessling G., Salvo J. & Olmos V.
(2011) The Southernmost Freshwater Anomurans of the World: Geographic Distribution
and New Records of Patagonian Aeglids (Decapoda: Aeglidae). *Journal of Crustacean
Biology*, **31(3)**, 396-400.

RESUMEN

Aegla alacalufi y *Aegla neuquensis* son componentes exclusivos de la fauna dulceacuícola patagónica. *A. alacalufi* presenta un extenso y fragmentado rango de distribución geográfica, encontrándose en cuencas continentales e insulares. La presencia de esta especie en Isla Duque de York (50°34'S–75°20'O) constituye el límite austral para la distribución de los crustáceos anomuros dulceacuícolas. Por otro lado, *A. neuquensis* se distribuye sólo en ríos y lagos extraandinos de la cuenca del río Aysén, sin coexistir con *A. alacalufi*. El actual patrón de distribución geográfica de los aéglicos patagónicos chilenos, puede ser explicado por la presencia de refugios glaciales durante el UMG y por eventos de captura hidrográfica durante el Tardiglacial.

Palabras clave: *Aegla*, refugios glaciales, Patagonia, captura hidrográfica.

ABSTRACT

Aegla alacalufi and *A. neuquensis* are exclusively found in freshwater systems of Patagonia. The geographic distribution range of *A. alacalufi* is vast and fragmented, covering continental and insular rivers. A new record of this species on Duque de York Island (50°34'S-75°20'W) defines the southernmost limit for the distribution of freshwater anomuran crustaceans. *Aegla neuquensis* is only found in Extra-Andean Patagonian rivers. The current geographic distribution patterns of these species can be explained by the existence of multiple island glacial refuges during the Last Glacial Maximum and by the hydrographic captures that occurred during the Late Glacial.

Keywords: *Aegla*, glacial refuges, hydrographic capture, Last Glacial Maximum, Patagonia

INTRODUCCIÓN

Los crustáceos anomuros de la familia Aeglidae Dana, 1852, son un componente exclusivo de la biota dulceacuícola sudamericana. El único género viviente es *Aegla* Schmitt, 1942, para el que se han descrito 63 especies distribuidas sólo en la Región Neotropical. Luego de los *Aegla* presentes en Brasil, las especies chilenas son las más numerosas, constituyendo un tercio de la riqueza específica global de este género (Bond-Buckup et al., 2008).

Los aéglicos de Chile presentan singulares patrones de distribución geográfica. Las especies distribuidas en la zona norte y central de Chile, presentan un marcado endemismo (Valdovinos et al., 2010; Jara et al., 2006), lo cual está asociado a la historia del drenaje (Jara, 1996) y la geomorfología de la Cordillera de la Costa (Mardones, 2007). Los *Aegla* de Chile Austral se distribuyen fragmentadamente (Jara 1996) y existe distribución disjunta dentro de una misma cuenca (Valdovinos et al., 2010; Oyanedel et al., 2008). De acuerdo a Naruse & Aniya (1995), la historia de subducción, vulcanismo y glaciaciones que han modelado el territorio del sur de Chile habrían tenido un rol fundamental en la configuración de los patrones actuales de distribución geográfica de los aéglicos.

Particularmente, *Aegla alacalufi* (Jara and López, 1981) sólo se distribuye en ríos y lagos de la Patagonia chilena. Hasta la actualidad, ha sido registrada en las cuencas de los ríos Cochamó, en pequeñas cuencas costeras de Chiloé Continental, Rosselot, Yelcho y Aisén. En territorio insular, se distribuye en las Islas de Chiloé (42°30' S – 73°71' O), Guafo (43°36' S-74°42' O), Ipún (44°36' S-74°46' O), Guamblin (44°50' S-75°06' O) y Madre de Dios (50°15' S-75°07' O; Jara, 1996).

Por otro lado, *Aegla neuquensis* Schmitt, 1942, es una especie extraandina que en la Patagonia chilena se distribuye únicamente en el Este de la cuenca del río Aisén, siendo además, una especie ampliamente distribuida en ríos argentinos hasta los 45°40' S (Miserendino, 2002; Pérez-Losada et al., 2002; Morrone & Lopretto, 1994).

Los patrones de distribución espacial, rutas de colonización y diversidad genética de estos organismos (Valdovinos et al. 2010; Xu et al., 2009), ha sido determinada por los frecuentes cambios en la conformación de las redes hidrológicas y en la posición de la línea divisoria continental (Turner et al., 2005). Sin embargo, la distribución geográfica de los aéglicos aún presenta importantes vacíos de conocimiento. Consecuentemente, los efectos de las glaciaciones pleistocénicas sobre los aéglicos patagónicos, no pueden ser

comprendidos en su totalidad. En este contexto, el principal objetivo de este trabajo fue estudiar el rango de distribución actual del género *Aegla* en ríos de la Patagonia, sumando nuevos registros para la distribución de las especies *Aegla alacalufi* y *Aegla neuquensis*.

MATERIALES Y MÉTODOS

La distribución de *Aegla* en ríos patagónicos, se determinó a partir de muestreos realizados durante el periodo estival de los años 2005 a 2010. Se muestrearon 272 sitios localizados en Patagonia continental e insular, área que fue diferencialmente glaciada durante el UMG (ver Glasser et al., 2008). En el continente, se muestreó entre las cuencas de los ríos Cochamó y otras pequeñas cuencas costeras magallánicas (Río San Pedro, El Canelo y Blanco). Además, se muestrearon ríos de las Islas de Chiloé, Guamblin, Magdalena, Madre de Dios, Duque de York, y otras islas pertenecientes al área de los Canales Patagónicos. El muestreo fue realizado durante una hora a lo largo de un transecto de 200 metros sobre sustrato de fondo rocoso y de detritos. Se muestreó manualmente y utilizando redes surber y kicknet. Además, se recopilaron los registros existentes en la literatura, para complementar el estado de conocimiento de la distribución geográfica de los aéglicos en Patagonia. Para esto, se revisaron las contribuciones de Jara (1996), Pérez-Losada et al. (2002), Jara et al. (2006), Oyanedel et al. (2008), Xu et al. (2009) y Valdovinos et al. (2010).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los caracteres morfológicos de los individuos capturados coinciden con la diagnosis de *Aegla neuquensis* y *Aegla alacalufi* realizada por Jara (1996).

La distribución de *Aegla neuquensis* conocida actualmente, comprende el río Simpson, lago Frío y estero Tejas Verdes, subcuencas del río Aysén (Jara, 1996). Además, en el presente estudio, *A. neuquensis* fue encontrada en otros 13 sitios de los 55 muestreados en esta cuenca. La especie fue registrada en los ríos Pollux, Thompson, Castor y Negro, en la zona superior de la cuenca del río Aysén, la cual limita hacia el este con la zona alta de la cuenca argentina del río Mayo. Justamente, éste es el límite más austral de *A. neuquensis* en la Patagonia argentina (Morrone & Lopretto, 1994).

La distribución de *A. neuquensis* en los ríos Aysén y Mayo, corresponde a la Zona Extraandina de la Patagonia, donde se produjeron modificaciones profundas en el drenaje de las cuencas hidrográficas. Un campo de hielo transfuyó hasta esta zona, generando capturas hidrográficas producto de la avulsión del glaciar hacia el Este (Mardones et al. 2007), como ha sido constatado en la cuenca del río Mayo (Beltramone, 1991). Posteriormente, durante el Holoceno, cuando los glaciares retrocedieron hacia las regiones montañosas, las cuencas habrían restaurado el sentido del drenaje existente antes de la última glaciación.

La reversión del drenaje de los ríos es un factor geomorfológico clave en la expansión del rango de distribución de las especies estrictamente dulceacuícolas (Waters et al., 2007; Burridge et al., 2006). De este modo, la zona superior del río Mayo habría cambiado la dirección de su drenaje hacia el Pacífico, generando una captura biológica que tuvo por resultado que *Aegla neuquensis* presente un rango de distribución restringido a la Zona Extraandina de la cuenca del río Aysén.

En el caso de *Aegla alacalufi*, esta especie se distribuye entre el Seno de Reloncaví y el Lago Riesco en el continente y, entre las Islas de Chiloé y Madre de Dios en los canales patagónicos (Jara et al 2006). Durante el presente estudio, *A. alacalufi* fue encontrada en las cuencas de los ríos Cochamó, Puelo, Santa Bárbara, Yelcho, Palena y Aysén. En la cuenca del río Santa Bárbara, la especie solamente fue encontrada en pequeños tributarios del curso principal. Más hacia el sur, en la cuenca del Yelcho, *A. alacalufi* fue encontrada únicamente en el río Michimahuida (sector “El Amarillo”), entre los años 2005 a 2008. Sin embargo, no fue encontrada durante la campaña del año siguiente, debido a los efectos de la erupción del volcán Chaitén en el año 2008 (e.g. Castro and Dingwell, 2009). En la cuenca del Palena, la presencia de esta especie se extiende a los ríos Quinto, y pequeños tributarios del curso principal del río Palena, cerca de Puerto Raúl Marín Balmaceda, donde no había sido registrada anteriormente. En la cuenca del río Aysén, se mantiene la distribución de *A. alacalufi* restringida a la subcuenca del lago Riesco.

En el territorio insular patagónico, *A. alacalufi* fue encontrada en ríos de las Islas de Chiloé, Guamblin, y en la región sur de la Isla de Duque de York (50° 37' S- 75°19'O, fig. 1), siendo este punto el registro más austral en la distribución de esta especie. Estos hallazgos implican la extensión del rango de distribución geográfica de *Aegla alacalufi*, constituyendo las poblaciones de anomuros dulceacuícolas más australes del mundo.

Considerando los registros realizados en este estudio y aquellos reunidos en Valdovinos et al. (2010), Xu et al. (2009), Oyanedel et al. (2008), Jara (2006) y Jara (1996), *Aegla alacalufi* tiene un rango de distribución continental discontinuo de 460 km. lineales, aproximadamente, entre los ríos Cochamó y Riesco. En el territorio insular, el rango de distribución de esta especie es de 980 km. lineales, entre las Islas de Chiloé y Duque de York, en los Canales Patagónicos.

Considerando el rango de distribución altamente fragmentado y los requerimientos de hábitat actuales, es posible inferir la baja capacidad de dispersión y colonización de este tipo de organismos. Consecuentemente, la distribución parchosa actual de *A. alacalufi* podría representar parte de la distribución ancestral, previa a las extinciones generadas durante el último ciclo glacial del Pleistoceno. De este modo, la localización de estas poblaciones, nos permite evidenciar áreas que no fueron cubiertas durante el UMG, constituyendo refugios glaciales para los aéglicos y para muchas especies de macroinvertebrados fluviales patagónicos.

Las Islas Guafo, Guamblin, Ipún, Madre de Dios y Duque de York, han sido incluidas en el área de extensión del Último Máximo Glacial (e.g. Kaplan et al., 2008; Clapperton, 1993; Hollin and Schiling, 1981). Sin embargo, factores ambientales locales: topográficos, edafológicos, batimétricos y climáticos impidieron el avance de grandes lenguas glaciales hacia el Pacífico (Nègre 1972). En el caso de Isla Guafo, la superficie emergida actual no presenta evidencias geomorfológicas del UMG, pero los depósitos morrénicos de este periodo se encuentran sumergidos rodeando la paleocosta existente con un nivel del mar mucho menor al actual (Basualto, 2009). Así, muchas de las islas patagónicas habrían funcionado como áreas de refugio para las poblaciones de *Aegla alacalufi* y otros organismos dulceacuícolas. Además, los refugios glaciales podrían encontrarse en el propio dominio montañoso que no fue cubierta por el hielo glacial (Ashworth et al., 1991; Markgraf et al., 1995). Lo anterior, permite explicar el hecho que *Aegla alacalufi* esté presente únicamente en la cuenca del Lago Riesco, aislada de las poblaciones del río Palena y de aquellas presentes en el territorio insular.

De acuerdo a lo anterior, la presencia de *Aegla* no solamente permite evidenciar los efectos geocológicos del último ciclo glacial. Además, el conocimiento del rango de distribución geográfica de *Aegla alacalufi* conduce a la identificación de áreas de alta prioridad de conservación, claves para la persistencia a largo plazo de un gran número de especies de invertebrados dulceacuícolas.

REFERENCIAS

- ASHWORTH, A., V. MARKGRAF, AND C. VILLAGRÁN (1991) Late Quaternary climatic history of the Chilean channels based on fossil pollen and beetle analysis, with an analysis of the modern vegetation and pollen rain. *Journal of Quaternary Science* 6: 279-291.
- BASUALTO, J (2009). Origen de los depósitos de boulder emplazados en la plataforma de abrasión marina, Isla Guafo (43°45'S; 75°00'W), X Región de Los Lagos, Chile. Tesis para optar al Título de Geólogo. Universidad de Concepción, Chile. 101 pp.
- BELTRAMONE, C. (1991). Estratigrafía glacial del valle del río Mayo, provincia de Chubut, Argentina. En: Actas VI. Congreso Geológico chileno. Antofagasta. Servicio Nacional de Geología y Minería 58-61.
- BOND-BUCKUP, G., C. JARA, M. PÉREZ-LOSADA, L. BUCKUP, AND K. CRANDALL (2008). Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 267–273.
- BURRIDGE, C., D. CRAW & J. WATERS (2006) River Capture, Range Expansion, and Cladogenesis: The Genetic Signature of Freshwater Vicariance. *Evolution* 60(5): 1038-1049.
- CASTRO, J., AND D. DINGWELL (2009) Rapid ascent of rhyolitic magma at Chaitén volcano, Chile. *Nature* 461: 780-784.
- CLAPPERTON, C (1993) Quaternary geology and geomorphology of South America. Elsevier. Amsterdam 737-768.
- DOUGLAS, D., M. KAPLAN, B. SINGER, AND D. MICKELSON (2002) A low gradient outlet glacier of the Patagonian Ice Cap at Lago Buenos Aires, Argentina, during the Last Glacial Maximum. *Geological Society of America. Abstracts with programs* 34(6):506 pp.
- GLASSER, N., K. JANSSON, S. HARRISON, J. KLEMAN (2008) The glacial geomorphology and Pleistocene history of South America between 38°S and 56°S. *Quaternary Science Reviews* 27: 365–390.
- HOLLIN, J., AND D. SCHILLING. (1981). Late Wisconsin-Weichselian mountain glaciers and small ice caps. The last great ice sheets (eds. G.H. Denton and T.J. Hughes). John Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto. 179–206 pp.
- JARA, C. (1996). Taxonomía, sistemática y zoogeografía de las especies chilenas del género *Aegla* (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae). Tesis Escuela de Graduados. Universidad de Concepción. 180 pp.

- JARA, C., AND M. LÓPEZ (1981) A new species of freshwater crab (Crustacea: Anomura: Aeglidae) from insular South Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94 (1): 34-41.
- JARA, C., E. RUDOLPH, AND E. GONZÁLEZ (2006) Estado de conocimiento de los crustáceos malacostracos dulceacuícolas de Chile. *Gayana* 70: 40-49.
- KAPLAN, M, C. FOGWILL, D. SUGDEN, N. HULTON, P. KUBIK, AND S. FREEMAN. (2008) Southern Patagonian glacial chronology for the Last Glacial period and implications for Southern Ocean climate. *Quaternary Science Reviews* 27(3-4): 284-294.
- MARDONES, M., J. JARA, AND J. VARGAS (2007) El patrón hidrográfico de la cuenca del río Blanco: control tectónico y geomorfológico. *Revista de Geografía Norte Grande* 38: 79-98.
- MARKGRAF, V., M. MCGLONE, AND G. HOPE (1995) Neogene paleoenvironmental and paleoclimatic change in southern temperate ecosystems – a southern perspective. *Tree* 10: 143–147.
- MARTIN, J., AND L. ABELE. (1988) External morphology of the genus *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 453: 1-46.
- MORRONE, J., AND E. LOPRETTO (1994) Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea, Malacostraca) in southern South America: A panbiogeographic approach. *Journal of Biogeography* 21: 97-109.
- NARUSE, R., AND M. ANIYA (2006) Synopsis of glacier researches in Patagonia. *Bulletin of Glaciers Research* 13:1-10.
- OYANEDEL, A., C. VALDOVINOS, M. AZÓCAR, C. MOYA, G. MANCILLA, P. PEDREROS AND R. FIGUEROA (2008) Patrones de Distribucion Espacial de los Macroinvertebrados Bentónicos de la Cuenca del Río Aysén (Patagonia Chilena). *Gayana* 72(2): 241-257.
- PEREZ-LOSADA, M., C. JARA, G. BOND-BUCKUP, AND K. CRANDALL (2002) Phylogenetic Relationships among the Species of *Aegla* (Anomura: Aeglidae) Freshwater Crabs from Chile. *Journal of Crustacean Biology* 22(2): 304-313.
- SCHMITT, W. (1942) The species of *Aegla*, endemic South American freshwater crustaceans. *Proceedings of the United States National Museum* 91 (3131):431-520.
- TURNER, K., C. FOGWILL, R. MCCULLOCH, AND D. SUGDEN (2005) Deglaciation of the eastern flank of the North Patagonian Icefield and associated continental-scale lake diversions. *Geografiska Annaler* 87: 363–374.

- VALDOVINOS, C., G. KIESSLING, M. MARDONES, C. MOYA, A. OYANEDEL, V. OLMOS AND O. PARRA (2009) Biological signals of the postglacial geomorphological fluvial evolution in the Aysén river basin (Chilean Patagonia). *Revista Chilena de Historia Natural*.
- WATERS, J., D. ROWE, S. APTE, T. KING, G. WALLIS, L. ANDERSON, R. NORRIS, D. CRAW, AND C. BURRIDGE (2007). Geological Dates and Molecular Rates: Rapid Divergence of Rivers and their Biotas. *Systematic Biology* 56(2):271-28.
- XU, J., M. PÉREZ-LOSADA, C. JARA, AND K. CRANDALL (2009) Pleistocene glaciation leaves deep signature on the freshwater crab *Aegla alacalufi* in Chilean Patagonia. *Molecular Ecology* 18: 904–918.



Table 1.2.1. Ubicación geográfica y tipo de macrohábitat en los cuales se registró a las especies *Aegla alacalufi* y *Aegla neuquensis*. Lat.: Latitud, Long.: Longitud, Elev.: Elevación (m.). Los ríos fueron clasificados según macrohábitat: C (costero), L (desagüe lago), M (montaña), K (kárstico), and SP (semi-pampeano).

	Cuenca / Isla	Localidad	Lat.	Long.	Elev.	Macroháb.	
<i>Aegla alacalufi</i>	Río Cochamó	Puente Cochamó	41°29'43"	72°15'42"	9	C	
	Río Puelo	Puente Puelo	41°38'50"	72°17'33"	8	L	
	Isla Chiloé	Las Huachas		42°05'31"	73°47'18"	64	C
		Carihueico		42°21'04"	73°55'41"	461	C
		Puente Puchagrán		42°22'59"	73°49'42"	165	C
		Puente Alcadeo		42°32'57"	73°49'52"	137	C
		Dongo Alto		42°33'28"	73°51'01"	91	C
		Puente Molulca		42°49'31"	73°46'48"	93	C
		Chadmo river		42°56'29"	73°40'09"	30	C
		San Antonio		43°02'03"	73°38'33"	30	C
	Río Sta. Bárbara	S. Bárbara tributary		42°51'07"	72°47'41"	19	C
		Puente S. Bárbara		42°51'19"	72°47'40"	18	C
	Río Yelcho	Amarillo		42°59'49"	72°26'33"	260	M
		Yelcho river		43°16'45"	72°25'12"	157	M
	Río Palena	Palena tributary		43°52'55"	72°56'01"	31	C
		Melimoyu river		43°58'53"	72°46'48"	71	C
		Rosselot river		43°59'23"	72°18'73"	70	L
		Quinto river		43°59'44"	72°13'43"	154	M
		Palena tributary		44°00'13"	72°40'20"	32	C
		Figuroa river		44°04'44"	72°11'19"	116	M
	Río Aysén (W)	El Salto		45°26'34"	72°47'05"	3	L
		Riesco river		45°29'56"	72°40'27"	20	L
	Isla Guamblin	San Martín river		44°47'48"	75°05'35"	15	C
		Oyanedel river		44°48'43"	75°04'45"	48	C
		Azócar river		44°50'14"	75°02'59"	18	C
	Isla Duque de York	North river		50°33'04"	75°19'16"	12	K
South river			50°33'31"	75°19'17"	19	K	
<i>Aegla neuquensis</i>		Pollux river	45°36'02"	71°50'24"	601	SP	
		Castor lake outlet	45°36'08"	71°48'17"	708	L	
		Thompson river	45°37'16"	71°48'29"	723	L	
		Pollux river	45°38'00"	71°53'50"	566	L	
		Frío lake outlet	45°39'44"	71°57'39"	517	L	
	Río Aysén (E)	Pollux tributary		45°40'04"	72°03'03"	541	SP
		El Salto		45°40'33"	72°02'32"	488	SP
		Pollux river		45°42'56"	72°02'49"	399	L
		Pollux river		45°43'00"	72°02'40"	409	L
		Negro river		45°47'00"	71°55'09"	456	SP
		Negro river		45°48'12"	71°55'00"	425	SP
		Huemules river		45°48'21"	71°55'12"	421	SP

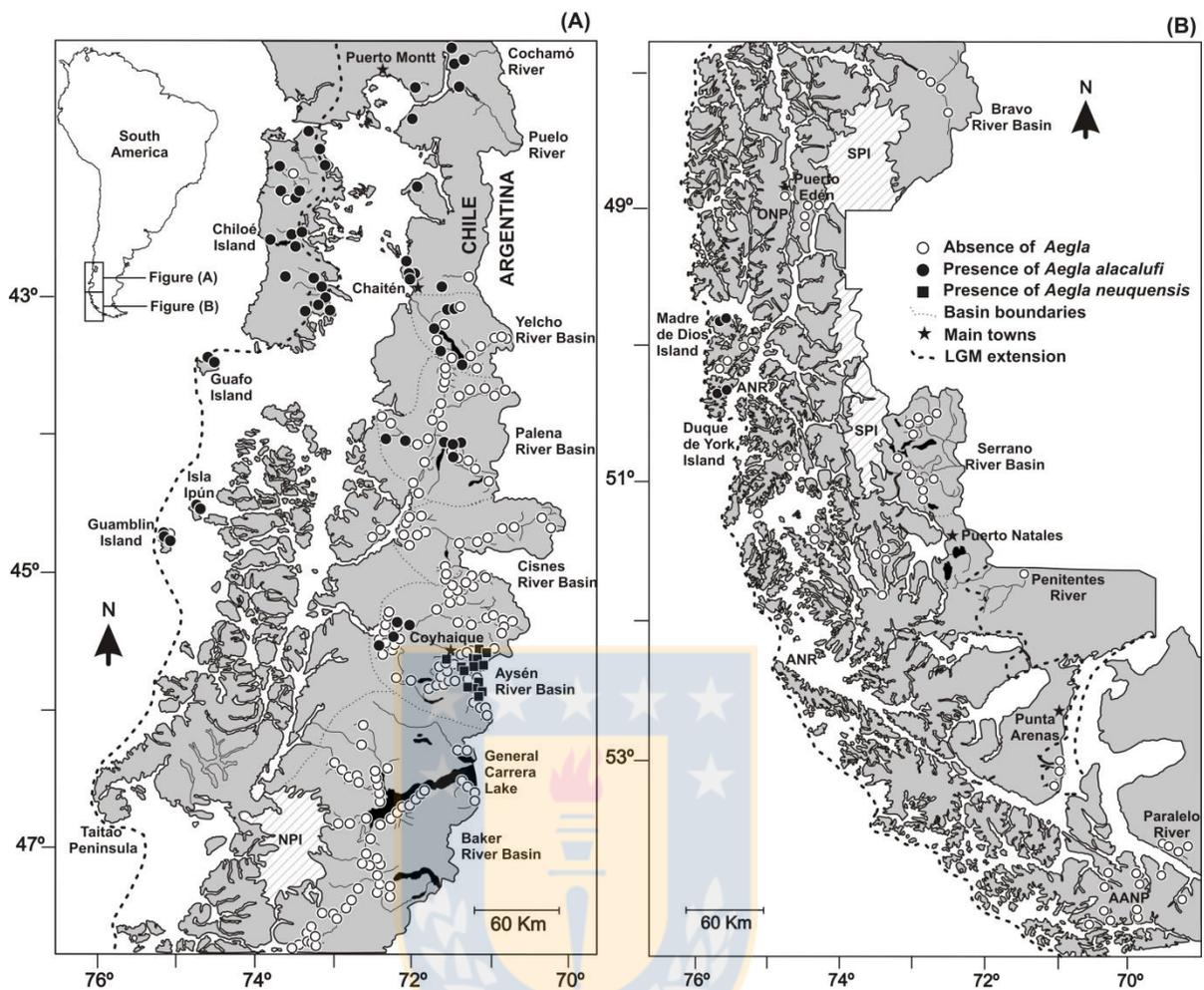


Figura 1.2.1. Ubicación de los sitios de muestreo de *Aegla* en ríos de la Patagonia chilena. La figura ha sido dividida en dos secciones (A) y (B) para una mejor visualización de las localidades. Los círculos blancos representan los sitios donde no se encontraron evidencias de la presencia de aéglicos en el presente estudio. Los círculos grises indican los sitios donde se distribuye *Aegla alacalufi*, sumando los nuevos registros de este estudio a la información previa. Los cuadrados grises muestran la distribución actualizada de *Aegla neuquensis*. Las líneas punteadas finas muestran la delimitación de las mayores cuencas continentales. La línea segmentada representa la extensión del UMG. Con una estrella se indican los principales poblados. ANR: Alacalufes National Reserve; ONP: O'Higgins National Park; NPI: Northern Patagonian Icefield; SPI: Southern Patagonian Icefield.

CAPÍTULO 2

Señales genéticas y comunitarias de los refugios glaciales: Importancia del gradiente longitudinal en la conservación de la biodiversidad dulceacuícola en Patagonia



En este segundo capítulo se complementan parámetros de la diversidad comunitaria y genética para identificar cuencas que funcionaron como refugios durante las glaciaciones del Pleistoceno, y que simultáneamente presentan un alto valor de conservación. Sorprendentemente, los patrones de variación geográfica de la diversidad genética de *Aegla alacalufi* se correlacionan con los patrones de la diversidad comunitaria, lo que posibilita responder los objetivos específicos 2 y 3 de esta tesis en los que se propone identificar refugios glaciales y áreas prioritarias para la conservación de la biota dulceacuícola, a través de la integración de análisis de la diversidad genética y comunitaria.

RESUMEN

Las glaciaciones son el principal factor que permite explicar los patrones actuales de la diversidad terrestre y acuática en Patagonia. Aunque existen bastantes antecedentes acerca de las respuestas especie-específicas frente a los cambios climáticos del pasado, los taxa dulceacuícolas requieren una mayor atención debido a las amenazas que presentan actualmente en torno a su conservación. En este estudio, pusimos a prueba si la diversidad, a un nivel comunitario y específico, es significativamente más elevada en ríos ubicados hacia el oeste de la Patagonia donde habrían existido múltiples refugios durante el avance glacial, que permitieron la recolonización de las cuencas patagónicas una vez que comenzó la deglaciación. Los resultados indicaron que el reemplazo espacial de especies ($B_{SIM-C}=0.7$) y haplotipos ($B_{SIM-G}=0.99$) es el principal componente de la diversidad beta de macroinvertebrados bentónicos. Además, B_{sim-c} tiende a disminuir hacia el este y cuando la distancia geográfica entre cuencas aumenta, mientras que B_{nes-c} presenta una tendencia no monotónica en la que decae hacia el norte y el sur, cuando las cuencas están muy próximas y distantes entre sí. B_{sim-g} disminuye hacia el este, mientras que B_{nes-g} tiende a incrementar en esta dirección, mientras ambos parámetros incrementan a medida que aumenta la distancia geográfica. En relación a la distancia genética (F_{st}), ésta disminuye hacia el este y el norte del territorio, e incrementa con la distancia genética. De acuerdo a lo anterior, la persistencia de las especies en refugios glaciales es el principal promotor de la biodiversidad en esta ecorregión, los cuales estarían ubicados principalmente en las actuales áreas insulares, con probabilidades limitadas de recolonizar debido a las barreras físicas para la dispersión (e.g. océano y glaciares), lo cual no necesariamente es válido para las cuencas continentales donde existe un mayor número de especies compartidas. Los refugios glaciales son áreas resilientes ante las fluctuaciones climáticas del pasado por lo que se espera que puedan contribuir a la conservación de la biodiversidad dulceacuícola patagónica si son incluidos en planes de manejo a largo plazo.

Palabras clave: Variación longitudinal, diversidad beta, refugios glaciales, islas patagónicas, *Aegla alacalufi*.

ABSTRACT

Glaciations are the main factor that explains the current patterns of terrestrial and aquatic diversity in Patagonia. Although there are plenty of background about the species-specific responses to climate changes in the past, freshwater taxa require greater attention because of the threats present around conservation at the present time. In this study, we tested whether beta diversity in a community and species level is significantly higher in rivers localized towards west of Patagonia where would have been many refuges during glacial advances, which allowed recolonization of Patagonian basins once started deglaciation. Results here presented showed that species and haplotypes turnover ($B_{SIM-C} = 0.7$) y $B_{SIM-G} = 0.99$, respectively) is the main component of beta diversity in benthic macroinvertebrates. Furthermore, B_{sim-c} tends to decrease eastward and when geographical distance between basins increase, while B_{nes-c} decays towards north and south Patagonia and when geographical distance between basins increase. In addition, B_{sim-g} decrease eastward, B_{nes-g} increases on this same direction, and both increase in response to geographical distance increase. Regarding to genetic distance (F_{st}) we observed a decreasing pattern toward east and north, and rising pattern according to geographical distance. Our results indicated that persistence of the species in glacial refuges is the main promoter of biodiversity in this ecoregion, and most of this refuges would be located mainly in the current insular areas, where species would have limited chances of re-colonize because of physical barriers to dispersal (e.g. ocean and glaciers), which is not necessarily true for continental basins where there is a larger number of shared species. Glacial refugia areas are resilient to climatic fluctuations of the past so an important contribution to freshwater biodiversity conservation in Patagonian is expected if they are included in long- term management planning.

Keywords: Longitudinal variation, beta diversity, glacial refuges, patagonian islands, *Aegla alacalufi*.

INTRODUCCIÓN

Comprender los patrones y procesos de la biodiversidad es fundamental para mejorar las estrategias de conservación de los ecosistemas dulceacuícolas (e.g. Abell et al. 2015, Forest et al. 2015, Carvalho et al. 2015). Los patrones de variación espacial de la biodiversidad en sus distintos niveles de organización (e.g. diversidad genética, distribución de especies y composición comunitaria), reflejan en distinto grado los efectos de las condiciones ambientales históricas y contemporáneas de una ecorregión (Leprieur et al. 2011; Bonada et al. 2009; Ricklefs 2004).

Recientemente, uno de los focos en el estudio de los patrones de la biodiversidad ha sido integrar la diversidad genética intraespecífica y las variaciones interespecíficas en la composición comunitaria, puesto que permite obtener herramientas valiosas para comprender los mecanismos que controlan la biodiversidad. Esta aproximación ha sido aplicada en ríos (Bonada et al. 2009, Sei et al. 2009, Finn et al. 2011, Finn & Poff 2011; Schultheis et al. 2012; Finn et al. 2014) con el objetivo de disminuir las limitaciones asociadas a los estudios genéticos y comunitarios que, separadamente, podrían subrepresentar la historia de una ecorregión o no considerar el efecto de las variables ambientales actuales en los patrones detectados.

Dadas las diferencias biológicas y ecológicas que presentan las especies en una comunidad, los patrones contemporáneos de la diversidad comunitaria pueden reflejar la tolerancia climática de las especies, como la disminución de la riqueza hacia las altas latitudes que se asocia a la disponibilidad de energía (Hawkins et al., 2003; Currie 1991, Currie et al., 2004) y/o a las fluctuaciones climáticas (Fischer 1959; Dynesius & Jansson 2000; Graham et al. 2006).

El grado de variación espacial en la composición de especies se conoce como diversidad beta (Whittaker 1960, 1972), y refleja dos fenómenos opuestos en las comunidades: Anidamiento y reemplazo espacial de especies (Harrison et al. 1992, Baselga et al. 2007, Baselga 2008, 2010). El anidamiento es un patrón no azaroso en la distribución que se debe a las diferencias en la tasa de extinción y la capacidad de dispersión que presentan las especies, en comunidades con un origen biogeográfico común (Patterson & Brown 1991, Hausdorf & Hennig 2003, Gaston & Blackburn 2000). De este modo, las áreas geográficas que presentan un menor número de especies forman subconjuntos de las áreas con mayor riqueza específica (Wright & Reeves 1992, Ulrich & Gotelli 2007). El segundo fenómeno implica la sustitución espacial de unas especies por otras, como

consecuencia de un ordenamiento ecológico a lo largo de gradientes ambientales, o también ordenamientos espaciales que responden a las dinámicas históricas que involucran más de una especie con distribución regional (Qian et al. 2005).

Tradicionalmente, la diversidad beta ha sido utilizada como una medida de la variabilidad en la composición de especies entre sitios o comunidades (Whittaker 1960). Sin embargo, la diversidad beta también puede ser utilizada para medir la variabilidad en la composición genética entre poblaciones (Diniz-Filho et al. 2012). La disimilitud de Sorensen (B_{sor} o Sorensen 1948) puede ser fraccionada en un componente debido al reemplazo de haplotipos entre poblaciones (β_{sim} o disimilitud de Simpson, Simpson 1943), y un componente que representa las disimilitudes en la composición de haplotipos causada por el anidamiento entre poblaciones (β_{NES} o componente resultante del anidamiento; Baselga 2010, 2012, Legendre 2014).

La diversidad beta complementa las mediciones de distancia y diversidad genética (e.g. F_{st} y H) cuando varios escenarios pueden generar un mismo patrón de diversidad y diferenciación genética entre poblaciones, e.g. si F_{st} es similar entre poblaciones y la diversidad de éstas es alta. β_{sim} permite cuantificar la contribución de los haplotipos exclusivos que sería un indicador de mutación y deriva (Slatkin 1985), mientras que β_{nes} cuantifica el aporte de los haplotipos compartidos. Además, es posible predecir que una mayor contribución de haplotipos exclusivos (β_{sim}) a la diversidad beta (β_{sor}) entre poblaciones podría ser un indicador de aislamiento, mientras que una mayor contribución de haplotipos compartidos (β_{nes}) podría estar indicando que las diferencias entre las poblaciones podrían ser atribuidas principalmente a la existencia de migración (Liggins et al. 2015).

Las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno han sido uno de los factores clave en la historia de la biodiversidad patagónica (Fuentes-Hurtado et al. 2011; Núñez et al. 2011; Sérsic et al. 2011; Segovia et al. 2012). La huella genética de las glaciaciones se caracteriza por patrones filogeográficos fragmentados producto de la presencia de refugios glaciales donde las poblaciones exhiben una mayor diversidad genética (e.g. diversidad haplotípica) en relación a las áreas circundantes como consecuencia de la recolonización postglacial. La mayoría de las investigaciones realizadas en Patagonia están focalizadas en taxa terrestres (Marín et al. 2013, Cosacov et al. 2010; Soliani et al. 2011), permaneciendo muchas interrogantes aún en relación a la biota acuática, especialmente, aquellas especies distribuidas hacia el oeste de la Cordillera de Los

Andes, donde los efectos de las glaciaciones fueron marcadamente más severos debido a las características del paisaje, los atributos biológicos de este tipo de especies y la fragmentación natural de las cuencas hidrográficas (Barber et al. 2012; Unmack et al. 2012; Pérez-Losada et al., 2011; Xu et al. 2009, Zemplak et al, 2009, 2011; Ruzzante et al. 2008, 2011; Vianna et al. 2011).

Por otro lado, los estudios acerca de los factores que estructuran la diversidad de las comunidades dulceacuícolas son escasos, y están centrados en la influencia de las variables ambientales actuales sobre los patrones espaciales en la estructura y composición de las comunidades a una escala espacial de cuenca hidrográfica (Oyanedel et al. 2008, Habit et al. 2010, 2012, Moya et al. 2010; Moorman et al. 2010). De manera aún más incipiente, los estudios comunitarios a escala regional destacan la importancia de las variables históricas (glaciaciones, vulcanismo, orogenia andina, conectividad) y los gradientes climáticos actuales en las variaciones en la composición de especies, encontrándose que los patrones actuales de la diversidad de comunidades planctónicas y bentónicas en las latitudes medias-altas son resultado de una recolonización glacial incompleta desde diferentes refugios glaciales (Valdovinos et al 2010, Oyanedel et al. 2008, Ramos-Jiliberto et al. 2009).

En este trabajo se evaluó cuáles son los principales factores que estructuran la diversidad genética y comunitaria de macroinvertebrados fluviales en Patagonia, a una escala regional. Se estudió la distribución espacial de la diversidad genética de *Aegla alacalufi*, una especie de crustáceo de baja vagilidad que habita únicamente en ambientes dulceacuícolas durante todo su ciclo de vida (Schmitt, 1942). El rango de distribución geográfica y los patrones espaciales de la diversidad genética de este crustáceo podrían ser indicadores del tipo respuestas bioecológicas de las especies de escasa vagilidad frente a los cambios climáticos del pasado. Además, las distintas respuestas provenientes de las distintas especies podrían evidenciarse a un nivel comunitario a través de los patrones de anidamiento y reemplazo de especies a lo largo de la ecorregión patagónica.

Se evaluó la siguiente hipótesis en relación a los factores promotores de la diversidad de macroinvertebrados fluviales de la Patagonia Andina. Los efectos ambientales de las glaciaciones del Pleistoceno se evidencian a través de un gradiente longitudinal entre las cuencas continentales, que presentan una influencia glacial relativamente más reciente que las cuencas del margen occidental, que han estado sin influencia glacial luego de la última glaciación pleistocénica. Producto de este gradiente ambiental, la diversidad en las

comunidades de macroinvertebrados bentónicos (diversidad alfa y beta), y la diversidad genética en especies de baja vagilidad, como *Aegla alacalufi*, sería significativamente más elevada en ríos del margen occidental de la Patagonia, donde habrían existido áreas no cubiertas por glaciares que permitieron el refugio de las especies de macroinvertebrados dulceacuícola durante el avance glacial y desde donde habría iniciado la recolonización de las cuencas patagónicas una vez que comenzó la deglaciación en Patagonia.

Finalmente, se discutirá la importancia de integrar los patrones espaciales de la biodiversidad a nivel genético y comunitario, los factores que mayormente estructuran estos patrones, de qué forma los refugios glaciares contribuyen a la mantención de la biodiversidad regional, y las implicancias de este tipo de estudios en las estrategias de conservación de los ecosistemas dulceacuícolas patagónicos

MATERIALES Y MÉTODOS.

Área de estudio

Luego de la última deglaciación (12000 años AP, Hulton et al. 2008), la Cordillera de la Costa fue inundada al sur de los 42°S formándose innumerables islas, la Cordillera de Los Andes permaneció con un gran número de glaciares activos remanentes de la última glaciación, y los Valles Longitudinales fueron ocupados por el mar al sur de los 41°S como consecuencia de la subsidencia tectónica (Moreno et al. 2012). La presencia de valles abruptos asociados a la Cordillera de los Andes, complejos sistemas hidrológicos, y la fuerte influencia del océano Pacífico sobre la Cordillera de la Costa, ha contribuido al establecimiento de marcados gradientes ambientales que estructuran la diversidad patagónica.

El área de estudio abarca cuencas hidrográficas en un rango latitudinal de 1500 km. entre los 42 y 55° S, y un rango longitudinal de 500 km entre los 69 y 75° W. Existe dominancia del clima templado con una marcada influencia oceánica, encontrándose representado también el clima mediterráneo en áreas reducidas de la zona extraandina en la cuenca del río Baker. Además, en la zona suroccidental de los canales magallánicos existe un clima antiboreal con influencia oceánica. La vegetación del área de estudio puede describirse en franjas longitudinales donde la mayor exposición oceánica corresponde a matorral

siempreverde en la Península de Taitao e isla Guamblin. Hacia el noroeste de los Campos de Hielo patagónico se distribuyen mayoritariamente los bosques siempreverde, bosque y matorral caducifolio y, estepas y pastizales. Hacia el suroeste de campos de hielo, la vegetación dominante corresponde a las turberas, mientras que hacia el Este la vegetación es predominantemente estepárica (Luebert & Pliscoff 2006).

Diversidad de macroinvertebrados bentónicos

Muestreamos las comunidades de macroinvertebrados fluviales en 350 sitios a lo largo del territorio patagónico continental e insular, en el periodo estival entre los años 2006 y 2011. Los sitios de muestreo abarcaron 10 cuencas hidrográficas continentales (Yelcho, Palena, Cisnes, Aisén, Baker, Bravo, Serrano, Puma, Bahía Elizabeth y Magallanes sur) y 10 cuencas insulares: Chiloé, Guamblin, Wellington, Madre de Dios, Duque de York, Virtudes, Piazzzi, Canal Esteban, Jaime y Tierra del Fuego (fig. 2.1, Tabla 2.1).

Se consideraron ríos con fondos rocosos, de bajo orden (1 a 3), con velocidades que fluctuaron entre los 0.1 y 0.6 m/s, y de baja profundidad (0.1-0.8 m). Se muestreó cualitativamente usando una kicknet de 500 μm . de abertura de malla. Se cubrió una superficie de 200 m² en cada tramo muestreado y se obtuvieron seis muestras en cada sitio. Las muestras fueron preservadas en etanol al 75%, y luego llevadas a laboratorio para su determinación taxonómica, siguiendo a Caamaño (1985), Hechman (2003), McLellan et al. (2005), McLellan & Zwick (2007), Domínguez et al. (2009), Domínguez & Fernández (2009) y Jara (1996).

Con el objetivo de identificar los procesos que inciden mayormente en los patrones espaciales de la diversidad de macroinvertebrados, se calculó una matriz de diversidad beta entre dos comunidades (o disimilitud de Sorensen; Sorensen 1948) sobre la base de una matriz de presencia-ausencia de especies por cuenca. Siguiendo a Baselga et al. (2010), la diversidad beta (β_{sor}) fue fraccionada en dos componentes aditivos: La variación en la composición de especies debida al anidamiento (β_{nes}) y el reemplazo de especies (β_{sim}), resultando otras dos matrices, que posteriormente se utilizaron para evaluar la relación de estos componentes con variables ambientales relacionadas con el clima actual y la historia glacial del Pleistoceno en Patagonia.

La disimilitud de Simpson (β_{Sim}) describe el reemplazo de especies sin la influencia de gradientes en la riqueza (Koleff et al 2003, Mouillot et al. 2013, McKnight et al. 2007). Dado que β_{Sim} y β_{Sor} son iguales en ausencia de anidamiento (β_{Nes}), la diferencia entre estos dos parámetros es una medida de la variación en la composición de especies debida al anidamiento (β_{Nes}): $\beta_{Sor} (1) = \beta_{Sim} (2) + \beta_{Nes} (3)$. Los índices de disimilitud pareada, se calcularon con las siguientes fórmulas, de acuerdo a Sørensen (1948), Koleff et al. (2003), Simpson (1943), Lennon et al.(2001) y Baselga et al. (2010):

$$(1) \beta_{Sor} = \frac{b + c}{2a + b + c}$$

$$(2) \beta_{Sim} = \frac{\min(b,c)}{a + \min(b,c)}$$

$$(3) \beta_{Nes} = \frac{\max(b,c) - \min(b,c)}{2a + \min(b,c) + \max(b,c)} \times \frac{a}{a + \min(b,c)}$$

Donde a es el número de especies compartidas entre dos sitios, b es el número de especies que ocurren en el primer sitio pero no en el segundo, y c es el número de especies que ocurren en el Segundo sitio pero no en el primero.

Para estimar la diversidad beta total de las comunidades de macroinvertebrados a lo largo de todas las cuencas, se utilizó la disimilitud de sitios múltiples (Baselga 2010, 2013). Del mismo modo anterior, la diversidad beta (β_{SOR} o disimilitud de Sorensen multisitios) se fraccionó en dos componentes aditivos, el reemplazo espacial de especies (β_{SIM} o disimilitud de Simpson) y la variación en la composición de especies debida al anidamiento (β_{Nes}), para luego cuantificar la contribución de cada uno de ellos en los patrones de diversidad. Cada componente se calculó de acuerdo a las siguientes fórmulas, siguiendo a Baselga (2010), donde a, b y c, corresponden a los mismos parámetros descritos para los índices de disimilitud pareada.

$$(1) \beta_{SOR} = \frac{[\sum \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum \max(b_{ij}, b_{ji})]}{2[\sum S_i - S_T] + [\sum \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum \max(b_{ij}, b_{ji})]}$$

$$(2) \beta_{SIM} = \frac{[\sum \min(b_{ij}, b_{ji})]}{[\sum S_i - S_T] + [\sum \min(b_{ij}, b_{ji})]}$$

$$(3) \beta_{NES} = \frac{[\sum \max (b_{ij}, b_{ji})] - [\sum \min (b_{ij}, b_{ji})]}{2[\sum S_i - S_T] + [\sum \min (b_{ij}, b_{ji})] + [\sum \max (b_{ij}, b_{ji})]} \times \frac{[\sum S_i - S_T]}{[\sum S_i - S_T] + [\sum \min (b_{ij}, b_{ji})]}$$

Diversidad genética de *Aegla alacalufi*

Los individuos de *A. alacalufi* fueron capturados a lo largo de todo el rango de distribución geográfica de la especie (1200 km., aproximadamente, fig. 2.2, Tabla 2.2), excepto el margen norte de este rango y algunas islas, lugares para los que se obtuvieron secuencias desde GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>). De acuerdo Jara (1996, 2006) y Oyanedel et al. (2011) y a los nuevos registros en este trabajo, esta especie se distribuye fragmentadamente en el continente, entre Ralún (41.37°S – 72.28°O) y el Lago Riesco (46.80°S – 75.59°O), incluyendo la Península de Taitao, el sitio continental más distante de la Cordillera de Los Andes. La distribución insular conocida de esta especie ocurre entre Linao (Isla de Chiloé, 41.96°S – 73.54°O) y la Isla Duque de York (50.55°S – 75.32°O), pasando por las islas de Guamblin, Guafo, y Madre de Dios.

Los cangrejos fueron capturados a través de las técnicas de muestreo descritas anteriormente para los macroinvertebrados, y también de forma manual. Los individuos fueron almacenados inmediatamente luego de su captura en etanol al 95%. Luego, se extrajo tejido muscular desde el abdomen, y fue almacenado a 2°C para los posteriores análisis moleculares.

Extracción, amplificación y secuenciación de ADN

Se extrajo ADN mitocondrial siguiendo los métodos estandarizados de Wizard SV Genomic DNA Purification System (Promega). Se amplificó un fragmento del gen mitocondrial COI con los primers usados por Xu et al (2009), LCO1f (5'-GGAACATTATATTTTATTTTTGG-3') / COIA2r (5'-GTTGGAATAGCAATAATTATTG-3'). La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) fue realizada en un volumen de 15 uL, usando 3 uL de Buffer Taq, 1.8 uL de MgCl₂ (25mM), 0.6 uL de dNTPs (8mM), 0.9 uL de cada primer, 0.15 uL de Taq DNA polimerasa (GoTaq Flexi DNA Polimerasa, Promega) y

1.5 uL de ADN. La PCR fue realizada en un termociclador Multigene sin gradiente (Labnet), bajo las siguientes condiciones: 96°C por 2'; 50 ciclos de 95°C por 1', 43°C por 1', 72°C por 1'; una extensión final durante 5' a 72°C. Los productos de la PCR fueron purificados y secuenciados en ambos sentidos usando los primers descritos anteriormente, por una compañía comercial de secuenciación (Macrogen Inc, Seoul, South Korea). Además, utilizamos las 183 secuencias disponibles en GenBank, utilizadas en el trabajo de Xu et al. (2009), las cuales fueron complementadas con las 92 secuencias obtenidas en el presente estudio, el cual también suma secuencias para nuevas poblaciones no analizadas previamente, provenientes de la cuenca del río Palena, isla Duque de York y Península de Taitao.

Análisis de secuencias

Se trabajó con 275 fragmentos del gen mitocondrial citocromo oxidasa subunidad I (COI). Las secuencias fueron editadas en Sequencher 4.5 (Gen Codes, Michigan) y alineadas en Se-AL 2.0 (Rambaut, 2002). Los haplotipos fueron identificados usando TCS v1.21 (Clement et al. 2000). El modelo más apropiado para la evolución de las secuencias usadas en este trabajo, fue evaluado en jModelTest 0.1.1 (Posada, 2008) y seleccionado a través del "Criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike, 1976). Las relaciones filogenéticas fueron reconstruidas a través de análisis Bayesianos usando MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). Se corrieron cuatro cadenas de Markov (una fría y tres caliente; temperatura = 0.1) por 10 millones de generaciones, con cadenas muestreadas cada 1000 generaciones (se descartaron los primeros 5 mil árboles como "burn-in").

Con la finalidad de determinar la estructura genética de las poblaciones analizadas, se utilizó el software SAMOVA (Análisis Espacial de la Varianza Molecular), el cual implementa una aproximación para definir grupos de poblaciones que son geográficamente homogéneos y máximamente diferenciados entre sí, sin usar una estructura genética predefinida. Los haplotipos fueron ordenados por poblaciones correspondientes a cada cuenca, y se puso a prueba la existencia de dos a cinco grupos. Para definir el número de grupos se consideró el mayor valor para Fct y la no existencia de aislamiento por distancia al interior de los grupos (Dupanloup et al. 2002).

La divergencia molecular entre pares de poblaciones y grupos de poblaciones fue

estimada usando el estadístico F_{st} en Arlequin 3.5.1.3 (Excoffier & Schneider, 2005), incorporando distancia genética de Tamura-Nei con corrección gamma. La significancia estadística de las estimaciones fue evaluada con 1000 permutaciones. Se obtuvo una matriz triangular de los valores pareados de F_{st} , la cual fue analizada a través del paquete estadístico PRIMER 6.1 (Clarke & Gorley, 2006) para visualizar los grupos de poblaciones a través de un NMDS usando como factor los grupos de SAMOVA.

Se calcularon los índices de diversidad genética para cada población y los grupos de poblaciones identificados a través de SAMOVA, utilizando Arlequin 3.1 (Excoffier & Schneider, 2005): Número de haplotipos (K), diversidad genética (H), diversidad nucleotídica, y el número promedio de diferencias entre dos secuencias (P_i). También se calculó la proporción de haplotipos exclusivos y compartidos y la distribución espacial de la diversidad genética en el área de estudio.

Utilizando una matriz de presencia-ausencia de haplotipos, se calculó la diversidad beta total y sus componentes (Liggins et al. 2015), para todo el rango de distribución de *A. alacalufi* y para los grupos de haplotipos identificados por SAMOVA. Se utilizaron los grupos con mayor número de poblaciones, que correspondieron a “Islas” y “Continente Norte”, para detectar diferencias en los procesos subyacentes al reemplazo espacial y anidamiento.

Diversidad en macroinvertebrados y su relación con las variables ambientales

En primer lugar, se analizaron las curvas de rarefacción para verificar la saturación de la curva del número de especies versus el número de muestras para cada cuenca, de manera de poder seleccionar para los posteriores análisis aquellas cuencas en las que se observó una estabilización de dicha curva.

Para conocer parte de los factores que estructuran los patrones de la diversidad genética y comunitaria, así como su posible relación con eventos climáticos como las glaciaciones, y/o los gradientes ambientales actuales se trabajó con sets de análisis multivariados. Utilizando el procedimiento BIOENV implementado en PRIMER 6.1, se seleccionó el subconjunto de variables que logró maximizar el nivel de ρ , a través de correlaciones de Spearman, entre matrices bióticas y abióticas de disimilitud (Clarke & Warwick, 2006). Consecuentemente, se evaluó la correspondencia entre matrices triangulares de

disimilitudes pareadas entre cuencas (β_{sor} , β_{sim} y β_{nes}) (Baselga et al. 2010), de disimilitudes pareadas entre cuencas basadas en una matriz de presencia-ausencia de haplotipos del crustáceo *A. alacalufi* (ver Liggins et al. 2015), y otra matriz de distancia genética (F_{st}), y algunas variables ambientales relacionadas con el clima actual tales como la latitud, la temperatura del aire, y la altitud, y otras variables asociadas a la historia de las glaciaciones del Pleistoceno, como la longitud, la distancia a la Cordillera de Los Andes y el tamaño de las cuencas muestreadas. Las variables ambientales correlacionadas entre sí no se incluyeron juntas en el mismo set de datos, como es el caso de la latitud y la temperatura del aire ($\rho= 0,78$; $p<0,05$), y la distancia a la Cordillera de Los Andes y la longitud ($\rho= 0,98$; $p<0,05$). Los datos ambientales fueron transformados usando $\log_{(x+1)}$ y luego normalizados, antes de calcular una matriz de distancia euclidiana para ser analizada en BIOENV.

Los índices de diversidad genética (H , π , y diversidad nucleotídica) y comunitaria (β_{SOR} , β_{SIM} , β_{NES} , Shannon y riqueza de especies) fueron analizados a través de regresión múltiple con el set completo de variables ambientales. Se realizó ANOVA de una vía para comparar los índices de diversidad entre las cuencas insulares (oeste) y continentales (este), seguida de un análisis post hoc (Test de Tukey). Tanto las regresiones como ANOVA fueron realizadas en STATISTICA 8.

RESULTADOS

Diversidad de macroinvertebrados bentónicos

En relación a los órdenes de alta vagilidad para los cuales fue posible alcanzar una mayor resolución taxonómica, se registró un total de 70 de especies, de las cuales 14 fueron identificadas hasta nivel de género. Los Plecoptera estuvieron representados por 37 taxa, de los cuales 27 fueron identificadas a nivel de especie. Ellos pertenecieron a 27 géneros incluidos en seis familias. La familia más diversa fue Gripopterygidae, con 13 géneros y 18 especies, mientras que las familias Notonemuridae Zwick 1973, Austroperlidae Tillyard 1921, Perlidae Latreille 1802 y Diamphipnoidae, presentaron entre dos y cuatro géneros y entre dos y cinco especies. Dentro de la familia Eustheniidae, sólo se registraron las especies *Neuroperla schedingi* (Navás 1929) y *Neuroperlopsis patris* Illies 1969, y en la

familia Diamphipnoidae a las especies *Diamphipnoa helgae* Illies 1960 y *Diamphipnopsis samali* Illies 1960. Los Ephemeroptera estuvieron representados por 27 taxa, de los cuales 23 fueron identificadas a nivel de especie. Ellos pertenecieron a 11 géneros incluidos en seis familias. La familia más diversa fue Leptophlebiidae con cinco géneros y 18 especies. Las familias representadas por una especie fueron Nesameletidae (*Metamonius anceps* Eaton 1883) y Oligoneuriidae (*Murphyella needhami* Lestage 1929).

Dentro de los macroinvertebrados de baja vagilidad se registraron cinco especies de crustáceos decápodos, pertenecientes a las familias Parastacidae y Aeglidae. La primera estuvo representada por *Samastacus spinifrons* (Philippi 1882), recolectada en las islas de Chiloé y Guamblin. La familia Aeglidae estuvo representada por cuatro especies, dos de ellas con una distribución restringida a la Isla de Chiloé. *i.e.*, *Aegla abtao* Schmitt 1842 y *Aegla araucaniensis* Jara 1980. La especie *Aegla neuquensis* Schmitt 1942 se registró sólo en la parte alta de la cuenca del Río Aysén, y la especie *Aegla alacalufi* Jara & López 1981 fue la que presentó una mayor distribución en el área, localizándose en las islas de Chiloé, Guamblin y Duque de York, además de la parte inferior de las cuencas de los ríos Yelcho, Palena, y Aysén. Esta especie también fue registrada en pequeñas cuencas costeras, como el río Santa Bárbara y el río Slight en la Península de Taitao. No se registraron crustáceos decápodos en las cuencas hidrográficas de los ríos Cisne, Baker, Bravo, San Pedro y Blanco en Magallanes, en las islas ubicadas hacia el sur de la isla Duque de York, incluyendo Tierra del Fuego.

Por otro lado, las cuencas que presentaron una mayor riqueza de especies fueron Chiloé, Yelcho, Palena, Cisnes y Aisén, variando entre 39 y 45 especies. Al contrario, el menor número de especies se registró en las islas y archipiélagos patagónicos, donde las islas Plazzi, Jaime, Virtudes y Jorge Montt solamente presentaron entre 4 y 5 especies de alta vagilidad. El índice de Shannon, resultó significativamente menor en las islas (K-W: $\chi^2 = 5,5$; g.l. =1; $n=20$; $p=0,02$).

La diversidad beta total multi-sitios (β_{SOR}) de macroinvertebrados dentro del rango estudiado de Patagonia, fue 0.86 ($n=20$ cuencas), siendo el reemplazo espacial de especies el principal componente ($\beta_{SIM}=0.59$) con una contribución moderada del anidamiento ($\beta_{NES}=0.27$).

Patrones espaciales de la diversidad beta

La diversidad beta en macroinvertebrados bentónicos presenta patrones geográficos claros (fig. 2.3). De acuerdo a los análisis multiparamétricos realizados a través de BIOENV, β_{sor} presenta un gradiente influenciado por la latitud principalmente y la longitud ($\rho=0,53$; $p=0,01$), disminuyendo hacia el norte y hacia las cuencas andinas patagónicas (fig. 2.3a y b). Además, la relación de este parámetro con la latitud indica que no es lineal, pudiéndose observar que β_{sor} es relativamente bajo hacia el sur, luego experimenta un incremento para alcanzar sus valores mínimos hacia el norte del territorio ($R^2=0,3$; $p<0.05$, fig. 2.3.b). Cuando se fraccionó la diversidad beta en sus dos componentes, resultó que el reemplazo espacial de especies (β_{sim}) decrece hacia el Este ($\rho=0,2$; $p=0,04$) (fig. 2.3c), mientras que la disimilitud en la composición debida al anidamiento (β_{nes}), se relaciona mayormente con la latitud, incrementando hacia el norte y levemente hacia el Este ($\rho=0,55$; $p=0,01$; fig. 2.3e y f). Al igual que la relación entre β_{sor} y la latitud, al analizar los datos de β_{nes} a través de un modelo de regresión no lineal d tipo “piecewise”, se obtuvo que el parámetro incrementa hacia el norte, pero decae significativamente entre las cuencas ubicadas más hacia el norte del territorio ($R^2=0,33$; $p<0.05$, fig. 2.3.f).

Las variables de altitud, temperatura del aire, cercanía a la cordillera de Los Andes y el área de las cuencas tuvieron una influencia débil en la diversidad beta en relación a los gradientes latitudinales y longitudinales, que son marcadamente mayores. Los resultados presentados sugieren que distintos procesos operan en las comunidades de macroinvertebrados a lo largo del área estudiada, con una mayor disimilitud debida al reemplazo de especies y una menor disimilitud debido al anidamiento, entre las cuencas aisladas en el Océano Pacífico, en relación a la menor disimilitud debida al reemplazo espacial de especies y una mayor disimilitud debido al anidamiento, entre las cuencas ubicadas en el área continental andina. Los resultados también sugieren que en nordPatagonia existiría una mayor disimilitud entre las cuencas estudiadas, debida al anidamiento. Además, se observó que existe un efecto de la distancia geográfica encontrándose relaciones positivas con β_{sor} ($Rho= 0,48$; $p<0.05$, fig. 2.4.a) y negativa con β_{sim} ($Rho= -0,28$; $p<0.05$, fig. 2.4.b), mientras que β_{nes} presenta una relación no monótonica en la que se observa un máximo a distancias medias-altas y disminuye cuando las cuencas están muy próximas y demasiado alejadas entre sí ($R^2= 0,4$; $p<0.0001$, fig. 2.4.c),

Diversidad genética de *Aegla alacalufi*

A partir del SAMOVA se identificaron claramente cuatro grupos de haplotipos. FCT se estabilizó en 0.769, con $k=4$ (dentro de un rango de 2 a 6), sin efecto de aislamiento por distancia al interior de los grupos. Los resultados del AMOVA revelaron que el 76.96% de la variación genética total puede ser explicada por las diferencias entre los cuatro grupos, mientras que sólo el 13.06% de la variación es explicada por las diferencias entre las poblaciones entre los grupos. F_{ST} resultó ser alto (0.90; $p<0.001$), indicando que existe una alta estructuración genética entre los grupos. La configuración de los grupos se muestra en un NMDS (fig. 2.4) junto a su contextualización geográfica.

Se identificaron 71 haplotipos en un fragmento de COI de 780 pb a partir del análisis de 244 secuencias. No se registraron deleciones ni inserciones en el set de datos. Cada población presenta haplotipos que son exclusivos, identificándose un total de 71 haplotipos que están presentes solamente en una población (fig. 2.2). Cuatro haplotipos resultaron ser compartidos entre dos a cinco poblaciones (fig. 1): H_9 es compartido entre dos poblaciones de las Islas de Chiloé (Linao) y Guamblin; H_35 se comparte entre dos poblaciones continentales de NordPatagonia (Yelcho y Cochamó); el haplotipo más ampliamente distribuido es H_2, el cual se encuentra en siete poblaciones continentales de Patagonia Norte (Cochamó, Chaica, Santa Bárbara, Amarillo, Rosselot, Palena, Yelcho); H_7 se distribuye entre las dos poblaciones del grupo Trans Campos de Hielo (Riesco e Isla Duque de York).

El área con mayor diversidad genética correspondió a las Islas de Patagonia Norte con una diversidad haplotípica (H) de 0.93 ± 0.02 , donde las islas más diversas fueron Ipún ($H=0.9 \pm 0.16$) y Guamblin ($H=0.89 \pm 0.49$), unas de las más alejadas del continente. Otra área diversa corresponde a las cuencas hidrográficas continentales de Nord Patagonia con $H=0.9 \pm 0.01$, siendo Yelcho la cuenca con mayor diversidad haplotípica ($H=0.91 \pm 0.08$). Al contrario, la Península de Taitao (Continente Sur) resultó ser la zona con menor diversidad genética, presentando $H=0.42 \pm 0.19$ (Tabla 2.2).

La diversidad beta calculada sobre la matriz de presencia-ausencia de haplotipos en cada población, alcanzó un valor elevado de $\beta_{SOR-G}= 0,99$, donde prácticamente la totalidad de la contribución está dada por el reemplazo espacial de haplotipos ($\beta_{SIM-G}= 0,98$), y solamente una pequeña parte de la disimilitud en los datos se debería al anidamiento ($\beta_{NES-G}=0,01$).

Patrones espaciales de la diversidad genética

De acuerdo a los análisis multivariados, la matriz de distancia genética (F_{st}) obtenida por comparaciones pareadas entre las poblaciones de *Aegla alacalufi*, se correlaciona con la longitud, principalmente, y secundariamente con la latitud ($\rho_{long+lat}=0.68$; $p=0.01$). Además, se observó que las variaciones de los parámetros no son lineales. El resultado de la regresión no lineal “piecewise” mostró que existe una relación significativa no monótona entre la distancia genética y la longitud ($R^2=0.42$; $p<0.0001$; fig. 2.6.a), y la distancia geográfica ($R^2=0.25$; $p<0.0001$; fig. 2.6.c). De manera similar, la diversidad haplotípica es explicada parcialmente por la longitud ($R^2=0.39$; $p=0.04$), y en el caso de P_i , la longitud y la latitud en conjunto explican parte de la tendencia de este parámetro ($R^2=0.43$; $p=0.02$). El resto de los datos ambientales evaluados (altitud, distancia promedio a Los Andes, temperatura actual y el área cuenca), mostraron una influencia débil sobre la distancia y la diversidad genética, en relación al gradiente longitudinal.

En el haplogrupo “Continente Norte”, el valor de β_{SOR-G} fue 0,96 y estuvo determinado principalmente por la disimilitud debida al reemplazo espacial de haplotipos ($\beta_{SIM-G}=0,94$) y menormente debida al efecto del anidamiento ($\beta_{NES-G}=0,02$). De igual forma, en “Islas Norte” la diversidad beta ($\beta_{SOR-G}=0,98$) está principalmente explicada por el reemplazo espacial ($\beta_{SIM-G}=0,97$). Se encontró además, que tanto β_{SOR-G} como β_{SIM-G} en “Islas Norte” presentan valores más elevados respecto a lo encontrado en “Continente Norte” ($K-W_{Norte}: \chi^2=6,13$; g.l. =1; $n=46$; $p=0,01$ / $K-W_{C-Norte}: \chi^2=5,02$; g.l. =1; $n=46$; $p=0,03$).

En relación a la diversidad beta basada en la distribución de los haplotipos de *Aegla alacalufi*, se encontró que la variable que tuvo incidencia en los datos fue la longitud ($\rho=0,50$; $p=0,01$), al igual que en el reemplazo de haplotipos β_{sim-g} ($\rho=0,48$; $p=0,01$), observándose que β_{sor-g} tiene una tendencia significativa de disminución no lineal hacia el Este, siendo prácticamente constante en el Oeste para disminuir hacia las cuencas continentales ($R^2=0,2$; $p<0,0001$; fig. 2.7.a), como también ocurre con β_{sim-g} ($R^2=0,14$; $p<0,0001$; fig. 2.7.c). Para la disimilitud generada por anidamiento β_{nes-g} , no se observaron correlaciones estadísticamente significativas con las variables ambientales a través de los análisis multivariados. Sin embargo, también existe una relación no lineal al analizar los datos a través de una regresión múltiple ($R^2=0,17$; $p<0,0001$; fig. 2.7.e).

También se encontró que la distancia geográfica se correlaciona positivamente con la diversidad beta genética β_{sor-g} y sus dos componentes β_{sim-g} y β_{nes-g} (ver figs. 2.7. b, d, f).

Relación entre dos niveles de diversidad de macroinvertebrados bentónicos

Los distintos parámetros de diversidad comunitaria y genética mostraron estar correlacionados. La distancia genética (F_{st}) mostró correlaciones significativas con algunos componentes de la diversidad beta comunitaria, negativamente con la similitud de Jaccard ($Rho = -0,35$; $p < 0,05$; fig. 2.8.a) y, positivamente con β_{sor} ($Rho = 0,38$; $p < 0,05$; fig. 2.8.c) y β_{sim} ($Rho = 0,35$; $p < 0,05$; fig. 2.8.e). Por otro lado, $\beta_{sor-gen}$ resultó estar correlacionada con $\beta_{sim-com}$ ($Rho = 0,34$; $p < 0,05$; 2.8.b), al igual que $\beta_{sim-gen}$ que también estuvo correlacionada con $\beta_{sim-com}$ ($Rho = 0,34$; $p < 0,05$; 2.8.d), y $\beta_{nes-gen}$ que mostró una correlación negativa ($Rho = -0,35$; $p < 0,05$; 2.8.f).



DISCUSIÓN

Los patrones geográficos de la diversidad de macroinvertebrados bentónicos, a nivel de especie y comunidades, están influenciados por la latitud y la longitud a escala regional. La variación latitudinal en el número de especies de invertebrados ha sido descrita en sistemas acuáticos chilenos (Valdovinos 2006, Jara et al. 2006, Camouseight 2006, Vera & Camouseight 2006, Valdovinos et al. 2006, Parada & Peredo 2006), y más específicamente en ríos de la ecorregión patagónica, como resultado del gradiente norte-sur en la temperatura actual (Valdovinos et al. 2010, Oyanedel et al. 2008). Los resultados del presente estudio también destacan la importancia de la longitud producto de la historia climática, como uno de los promotores de la diversidad de macroinvertebrados fluviales en la vertiente occidental de Patagonia.

Diversidad comunitaria de macroinvertebrados bentónicos patagónicos

Fraccionar la diversidad beta permitió identificar los procesos dominantes en la estructuración de las comunidades a escala regional, cuantificando la contribución de la sustitución espacial de especies y la disimilitud debida al anidamiento, y su relación con la latitud, la longitud y la distancia geográfica (Baselga 2008, 2010, 2012, Baselga et al. 2012, Leprieur et al. 2011, Legendre et al. 2005). En el área estudiada fue posible determinar que la estructura de las comunidades de macroinvertebrados es causada principalmente por el reemplazo espacial de especies ($\beta_{SIM}=0,59$) que tiende a ser levemente mayor entre cuencas ubicadas hacia el oeste, pudiendo llegar a un valor de $B_{sim}=1$, como ocurre entre isla Piazzzi y Magallanes, caso en el que hay una sustitución total de especies (i.e. no comparten especies). En cambio, que el recambio espacial de especies tienda ser menor hacia el este, es efecto de las comparaciones entre cuencas continentales, que tienen un mayor número de especies compartidas.

Esto es especialmente importante debido a que incluso las cuencas que están relativamente cerca entre sí, en el margen occidental, tienen un elevado reemplazo de especies como resultado del aislamiento en múltiples refugios durante la última glaciación, que en muchos casos, podría haberse extendido por efecto de las barreras físicas para la dispersión (e.g. campos de hielo, glaciares, mar, línea divisoria de aguas). Los representantes de la paleofauna pleistocénica de macroinvertebrados, que permaneció

aislada luego del retroceso de los glaciares, correspondería al plecóptero *Neuroperlopsis patris* y los efemerópteros *Nousia bella*, *Penaphlebia vinosa* y *Siphonella ventilans*, presentes sólo Chiloé, el efemeróptero *Penaphlebia fulvipes* presente sólo en Duque de York, y el plecóptero *Neonemura barrosi* endémico de Tierra del Fuego, mientras que en el continente las especies endémicas del territorio son *Pictetoperla brundini* y *Antarctoperla altera* que son endémicas de la cuenca del Palena, y por *Aegla neuquensis* y *Ceratoperla fazi*, endémicas de la cuenca del río Aisén.

Dada la naturaleza templada de los glaciares patagónicos (Aniya et al. 1996), es difícil pensar que este territorio estuvo cubierto ininterrumpidamente por hielo durante el Pleistoceno (Rabassa et al. 2011, Rabassa & Clapperton 1990, Hulton et al. 2002). Al respecto, se ha documentado que áreas extensas en Nord-Patagonia permanecieron libres de hielo durante la última glaciación (Denton et al. 1999, Laugenie 1982, Mercer 1968, 1976, Porter 1981), constituyendo refugios que permitieron la permanencia de la biota terrestre y acuática tanto en áreas continentales (Cosacov et al. 2010; Soliani et al. 2011, Zemplack et al. 2008, Ruzzante et al. 2008), como insulares y de archipiélagos (Heusser 1999, Villagrán 1990, 2001, Xu et al. 2009, Marín et al. 2013), y que formaron parte de los centros de dispersión y recolonización postglacial.

La diversidad beta de macroinvertebrados patagónicos se debe, en menor medida, a la disimilitud generada por el anidamiento ($B_{NES}=0,27$), que presenta un máximo y luego disminuye entre las cuencas que se ubican hacia el norte y hacia el sur de Campos de Hielo. Los valores más bajos en la disimilitud son producto de que las cuencas nordpatagónicas presentan una composición de especies que tiende a ser relativamente homogénea, i.e. comparten un gran número de especies, por lo que existe un bajo número de cuencas que forman subconjuntos de otras con mayor riqueza. Al contrario, la disminución de B_{nes} hacia el sur tiene su origen en que las especies tienden a tener una distribución restringida a algunas cuencas, con un menor número de especies compartidas y con varios casos de sustitución de especies.

La disimilitud debida al anidamiento también es explicada por la distancia geográfica, donde las cuencas que están más próximas y más distantes entre sí exhiben una menor disimilitud debido a que: a) comparten gran parte de las especies en el norte pero tienen también una alta sustitución de especies asociadas (e.g. Palena versus Aisén), y b) comparten muy pocas en el sur con presencia de algunos casos de sustitución de especies por otras), en el primer caso, y a que cuencas muy distantes comparten pocas

especies con una dominancia de sustitución de especies (e.g. Chiloé versus Tierra del Fuego). Por otro lado, la disimilitud alcanzó un máximo entre las cuencas que están ubicadas a distancias medias a altas entre sí (entre los 800 y 1100 km. de distancia) que estuvo dada por las comparaciones pareadas de cuencas de muy baja riqueza de especies que resultaron estar completamente anidadas en cuencas de alta diversidad, como es el caso de isla Piazzini (sur) cuyas especies (todas) están también presentes en la cuenca del Palena (norte).

El patrón en la disimilitud producto del anidamiento estaría reflejando el efecto que tiene el gradiente norte-sur de la temperatura actual sobre la riqueza de especies, lo cual se evidencia en la disminución del número de especies hacia el sur como ha sido constatado previamente para comunidades dulceacuícolas patagónicas (Valdovinos et al. 2010, Oyanedel et al. 2010). En segundo lugar, la actividad glacial en el sur de Campos de Hielo es más reciente que en NordPatagonia (citadas) por lo cual se evidencia que gran parte de las especies presentes en el sur no han recolonizado completamente las cuencas de la Patagonia Austral, inversamente a lo que se registra en las cuencas del norte (e.g. Palena, Yelcho, Chiloé) donde un gran número de especies ha logrado recolonizar el área.

Diversidad genética de *Aegla alacalufi*

Los patrones de la diversidad genética en *Aegla alacalufi* reflejan los procesos de extinción, expansión y aislamiento que han experimentado las poblaciones. Los grupos de haplotipos encontrados en este estudio son parcialmente coincidentes con los resultados de Xu et al. (2009), quienes detectaron un clado formado por las poblaciones continentales ubicadas entre Ralún y el Lago Rosselot y otro clado donde aparece la población de Lago Riesco, que son denominados clados glaciados del norte y del sur, respectivamente; y otros dos clados conformados por las poblaciones insulares que corresponden a los grupos no glaciados. En base al análisis espacial de la varianza molecular utilizado en este trabajo, se reconocen cuatro grupos de haplotipos: Continente Norte (CN) donde aparece el grupo glaciado del norte de Xu et al. (2009) y las poblaciones de Palena y Yelcho; Islas (IS) en el que se agrupan todas las poblaciones provenientes del “grupo no glaciado” de Xu et al. (2009) y Pérez-Losada et al. (2011); Continente Sur (CS) donde está exclusivamente la población de la Península de Taitao;

Patagonia Sur (PS) donde se agrupan las poblaciones del Lago Riesco, que es el grupo “glaciado del sur” mencionado en Xu et al. (2009), y de la isla Duque de York.

En términos generales, y similarmente a lo encontrado por Xu et al. (2009), la diversidad haplotípica es mayor en IS y CN, y menor en CS y PA, mientras que la diversidad nucleotídica es baja en los cuatro grupos de haplotipos, excepto en IS donde es sutilmente mayor que en el resto de los grupos, lo cual estaría indicando que son poblaciones colonizadoras recientes (Xu et al. 2009, Pérez-Losada et al. 2011). Sin embargo, estas poblaciones habrían evolucionado separadamente, ya que el tiempo de divergencia para el haplogrupo IS es mayor al calculado para CN por (Pérez-Losada et al. 2011), señalando que las poblaciones de las islas de nordpatagonia (IS) habrían permanecido aisladas del resto de las poblaciones hace más de 60 k.a. en un periodo previo a la última glaciación (25-23 k.a.) y dentro del OIS 4 (70-60 k.a.), cuando la placa continental estaba mayormente expuesta, permitiendo la conexión de las múltiples islas que hoy existen, cuencas de mayor área y conectividad que las actuales, permitiendo la dispersión de individuos entre las actuales islas de Chiloé y Guambin, con lo que se podría explicar que estas poblaciones compartan haplotipos. Además, los depósitos morrénicos más próximos a la paleocosta de la Isla Guafo tienen una edad de 40 ky B.P. (Basualto, 2009), sugiriendo que esta área permanece deglaciada desde un periodo anterior al LGM. Aunque de acuerdo a Xu et al. (2009) y Pérez-Losada et al. (2011), el resto de las poblaciones presentarían tiempos de divergencia más recientes que el caso anterior, es necesario incluir las poblaciones de las islas Duque de York y Madre de Dios, y de la Península de Taitao, para restablecer las relaciones filogeográficas y la historia demográfica de *A. alacalufi*.

Por otro lado, la diversidad beta genética (B_{SOR} , basada en el número de haplotipos exclusivos y compartidos) que fue fraccionada en los componentes β_{SIM} (recambio espacial de haplotipos) y B_{NES} (disimilitud debida al anidamiento), permitió caracterizar de mejor forma el ordenamiento de la diversidad genética de *A. alacalufi*. El componente de mayor contribución a las diferencias interpoblacionales a través de todo el rango de distribución de la especie, fue $\beta_{SIM} = 0,98$ con un mínimo aporte de la disimilitud debida al anidamiento ($\beta_{NES} = 0,01$). Además, se evidenció una relación significativa importante entre la longitud y la diversidad beta pareada (β_{SOR}), y su componente β_{SIM} , y la distancia genética (F_{ST}), y por otro lado, entre la distancia geográfica y β_{SOR} , sus dos componentes, y F_{ST} , lo cual sería consistente con un escenario de expansión poblacional y

recolonización en *A. alacalufi*. Además, la diversidad beta genética al igual que la distancia genética tienden a tener valores más elevados entre las cuencas ubicadas en el Oeste de la Patagonia, donde están aquellas poblaciones (IS) que tienen un mayor tiempo de divergencia (Pérez-Losada et al. 2011) lo que está asociado a un mayor tiempo sin la influencia directa de los glaciares (e.g. Hulton et al. 2002). Aunque la contribución de la disimilitud debida al anidamiento es mínima, dado el escaso número de haplotipos compartidos, este resultado también permite apoyar la existencia de múltiples refugios durante el avance glacial que permitieron la persistencia in situ de las poblaciones y que éstas no han experimentado migraciones luego del retroceso de los glaciares, lo cual se atribuye a que la especie es dulceacuícola estricta y a que no habita en ríos de alimentación glacial directa (i.e. ríos de fusión glacial). En este estudio se propone que los eventos de dispersión que permitieron expandir los haplotipos a través de CN y PA tendrían su origen en paleocuencas de gran extensión durante un periodo más antiguo que la LGM (Turner et al 2005), como ha sido sugerido para algunas especies de peces de agua dulce (Ruzzante 2006).

La marcada estructuración genética existente entre la mayor parte de las poblaciones *A. alacalufi* se debe principalmente al efecto divergente de la actividad glacial del Pleistoceno, debido a que las extinciones ocurridas durante los sucesivos periodos de avance glacial y transgresiones marinas durante el retroceso glacial, y a la insularidad de las cuencas del oeste de la Patagonia debido al aumento del nivel del mar en el Pleistoceno tardío (e.g. Denton et al. 1999) y en el este (continente) debido a la actividad glacial directamente, ya que las cuencas hidrográficas en esta ecorregión son el resultado geomorfológico de los glaciares. Adicionalmente, la baja conectividad que existe naturalmente entre las cuencas hidrográficas es un importante mecanismo de diferenciación entre las poblaciones dulceacuícolas, debido al aislamiento del hábitat, la baja capacidad de dispersión y los requerimientos ecológicos específicos de las especies. Este patrón es frecuentemente encontrado en taxa dulceacuícolas, incluyendo peces (Ward et al. 1994; Ruzzante et al 2006), crustáceos (*Aegla neuquensis*, Pérez-Losada et al., 2011; *Potamonautes perlatus*, Daniels et al. 2006; *Cherax preissii*, Gouws et al. 2006) y otros invertebrados dulceacuícolas.

Implicancias para la conservación

Los refugios glaciales se caracterizan por ser áreas de alta estabilidad climática que permitieron la sobrevivencia de un gran número de especies durante los ciclos glaciales del Pleistoceno (Fraser et al. 2013, Hewitt 2000). Al respecto, el Bosque Templado Lluvioso (~40-48°S) corresponde a uno de los refugios glaciales más estudiados en Sudamérica, y también corresponde a una de las regiones que presentaría mayor estabilidad climática a nivel global, con un elevado potencial para sustentar la biodiversidad que existe actualmente (Alarcón & Cavieres 2015, Iwamura et al. 2013).

El creciente interés por identificar y comprender la historia de estas áreas se basa en la necesidad de priorizar la conservación de la biodiversidad a largo plazo en el contexto actual de cambio climático (Keppel et al. 2012, Noss, 2001; Taberlet & Cheddadi, 2002; Loarie et al., 2008). A través de este estudio, se logró identificar seis refugios glaciales: Las islas de Chiloé, Guamblin y Duque de York, y las cuencas continentales del Palena, Yelcho y Aysén. De acuerdo a nuestros resultados, gran parte de las especies de macroinvertebrados bentónicos habrían sobrevivido in situ en estas áreas durante el avance glacial como ha sido señalado para algunas especies dulceacuícolas patagónicas en Chile (Xu et al. 2009, Unmack et al. 2012, Vera-Escalona 2015).

Por otra parte, es coincidente que las áreas estables ambientalmente también favorecen los asentamientos humanos y la mayor presencia de amenazas para la conservación de los ecosistemas, por lo que no es sorprendente que estas áreas sean prioritarias debido a su alta vulnerabilidad (Fjeldsa, 2007). Sin embargo, la baja conectividad terrestre que existe en Patagonia genera que el grado de conservación que presentan los refugios glaciales patagónicos (RGP) tenga una amplia variabilidad, desde islas sin presencia humana con un 100% de su vegetación intacta (Duque de York y Guamblin) hasta cuencas que presentan un importante cambio de uso de suelo asociado a los centros poblados (e.g. Coyhaique en la cuenca del río Aysén).

El Sistema Nacional de Áreas Protegidas (AP) incluye un 47% del territorio patagónico a través de las categorías de Parque Nacional (PN), Reserva Nacional (RN), y Monumento Natural (MN) (Martínez-Harm & Gajardo 2008). Afortunadamente, a través del Servicio de Biodiversidad y *Áreas Protegidas*, se integrará en un solo sistema integrado las AP del estado (antiguo SNASPE), las áreas privadas y las nuevas figuras de protección (e.g. Isla Madre de Dios, que es un Bien Nacional Protegido, BNP), lo que permitirá que

aproximadamente un 60% de la ecorregión patagónica occidental se encuentre bajo alguna categoría de protección.

El caso de los Refugios Glaciales Patagónicos Insulares (RGPI)

En el caso de los RGP insulares, Duque de York es parte de la RN Alacalufe (Región de Magallanes), Isla Guamblin corresponde al PN del mismo nombre, mientras que la Isla de Chiloé se encuentra protegida a través del PN Chiloé, y por el Parque Tantauco, Ahuenco y Tepuhueico (privados) que en conjunto protegen el 20% de la superficie de la isla.

Aunque los RGPI se encuentran totalmente representados en el actual SNASPE, excepto Chiloé, se hace necesario esclarecer el objetivo principal de conservación de estas áreas en el marco regulatorio actual para poder realizar una gestión adecuada de la biodiversidad existente (Espinoza 2010). La RN Alacalufe y el PN Isla Guamblin presentan un alto grado de conservación desde el punto de vista de la vegetación terrestre, y a pesar de que este tipo de ecosistemas son determinantes para la mantención de la biodiversidad dulceacuícola se necesita regular las actividades agropecuarias en los fiordos que constituyen la principal amenaza para estos ecosistemas, por ser el factor detonante del aumento en la intensidad de las invasiones por salmónidos. Los efectos sobre la biota dulceacuícola son conocidos, principalmente en peces, pero el impacto que puede tener en ecosistemas dulceacuícolas insulares de alto valor de conservación, en el corto y largo plazo, es un aspecto aún desconocido y de mucho cuidado, especialmente en áreas estables climáticamente que también podrían ser un refugio climático para los salmónidos. Al contrario, la isla de Chiloé, es una isla que se encuentra altamente impactada por las actividades antrópicas. A pesar del alto grado de amenaza que enfrentan estos ecosistemas de elevada biodiversidad, lo cual está asociado al reemplazo del bosque por plantaciones y praderas agrícolas, la actividad agropecuaria y la explotación de turberas, y su elevada biodiversidad, no existe una estrategia que permita priorizar la conservación de esta área.

Debido a lo planteado antes, y a la luz de los resultados de este trabajo, se propone que las islas Duque de York y Guamblin sean reevaluadas para poder ser integradas en una categoría más cercana a Reserva Natural Estricta de la IUCN, la cual enfatiza que las visitas, usos e impactos están estrictamente controlados y limitados para la protección de la biodiversidad y, los rasgos geológicos y geomorfológicos (Dudley 2008). Esto constituiría un objetivo importante dentro de las líneas de acción para la Estrategia

Nacional de Cambio Climático, que actualmente no incluye el estudio y protección de la biodiversidad en las áreas que teóricamente serán menormente afectadas por las alteraciones del clima. Además, los costos económicos asociados con la conservación de áreas que han permanecido relativamente intactas tienden a ser menores debido a que no ofrecen oportunidades relevantes para el desarrollo de actividades económicas a gran escala, por su difícil acceso principalmente (Mittermeier et al, 2003).

En relación a la isla de Chiloé, es relevante minimizar todos los estresores no climáticos que permitan la conservación a largo plazo de la biodiversidad dulceacuícola, a través de programas público-privados de restauración de los ecosistemas ribereños. Además, es necesario controlar la pérdida de vegetación nativa en la Cordillera de Piuchue, que es la zona que permaneció deglaciada durante el UMG y que en definitiva permitiría conservar la biodiversidad dulceacuícola y los recursos hídricos. En este caso, se requiere un Área Protegida con Uso Sostenible de los Recursos Naturales que, de acuerdo a los criterios aplicados por la IUCN (Dudley 2008), permitirían conservar ecosistemas, hábitats y el componente cultural asociado, a través de la definición de áreas naturales extensas que cuentan con una gestión sostenible de los recursos en una zona definida, compatible con la conservación de la naturaleza. El sistema de áreas protegidas para Chiloé debiera caracterizarse por conectar longitudinalmente las AP públicas y privadas, a través de la Cordillera de Piuchue, y por estar articuladas con las áreas marinas protegidas que controlen la actividad agropecuaria.

El caso de los Refugios Glaciales Patagónicos Continentales (RGPC)

Las cuencas continentales del Yelcho y Palena están representadas en no más de un 30% de su superficie a través de Parque Nacional Corcovado, PN Queulat, Reserva Nacional Palena, Futaleufú y Rosselot, los BNP de Palena Costa y Bahía Mala, y Santuario de la Naturaleza Parque Pumalín. El área de protección del río Aysén resulta ser insuficiente en comparación a su alto valor de conservación, donde cerca de un 8-10% de su área se encuentra fragmentadamente incluido en las RN Río Simpson, Trapananda y Coyhaique, y a través del BNP Cerro Rosado.

Un sistema de áreas que permita conservar estas tres cuencas debe integrar que existe una demanda creciente por recursos naturales debido a que en las próximas décadas las zonas mayormente productivas del país estarán en Nordpatagonia debido al incremento en la temperatura y precipitaciones en las próximas décadas. Por lo tanto, se hace

necesario contar con un Área Protegida con Uso Sostenible de los Recursos Naturales, que incluya a las AP ya existentes y medidas de control de las amenazas que no son climáticas, como fue señalado anteriormente.



REFERENCIAS

- ABELL, R., S. MORGAN, A. MORGAN (2015) Taking High Conservation Value from Forests to Freshwaters. *Environmental management* 22(56):1-10.
- ALARCÓN, D., & CAVIERES, L. A. (2015). In the Right Place at the Right Time: Habitat Representation in Protected Areas of South American Nothofagus-Dominated Plants after a Dispersal Constrained Climate Change Scenario. *PloS one*, 10(3), e0119952.
- BARBER, B., J. XU, M. PÉREZ-LOSADA, C. JARA, K. CRANDALL (2012) Conflicting Evolutionary Patterns Due to Mitochondrial Introgression and Multilocus Phylogeography of the Patagonian Freshwater Crab *Aegla neuquensis*. *PLoS ONE*, 7.
- BASELGA, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19, 134–143.
- BASELGA, A., A. JIMÉNEZ-VALVERDE & G. NICCOLINI (2007) A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters*, 3, 642–645.
- BASELGA, A. (2008) Determinants of species richness, endemism and turnover in European longhorn beetles. *Ecography*, 31, 263–271.
- BASELGA, A. (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecol Biogeography* 21:1223–32. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x
- BONADA, N., C. MÚRRIA, C. ZAMORA-MUÑOZ, M. EL ALAMI, J. M. POQUET, T. PUNTÍ, J. L. MORENO, N. BENNAS, J. ALBA-TERCEDOR, C. RIBERA, AND N. PRAT (2009) Using community and population approaches to understand how contemporary and historical factors have shaped species distribution in river ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 18:202–213.
- CARVALHO, R., F. TEJERINA-GARRO (2015) Relationships between taxonomic and functional components of diversity: implications for conservation of tropical freshwater fishes. *Freshwater Biology* 60(9):1854-1862.
- CLARKE K., WARWICK R, SOMER E. & GORLEY R. (2005) Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Third edition. Primer, Plymouth. 171 pp.
- CLEMENT M, POSADA D AND CRANDALL K. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9(10): 1657-1660
- COSACOV, A., A. SÉRSIC, V SOSA, L. JOHNSON, A COCUCCI (2010) Molecular evidence of ice-age refugia in the Patagonia steppe and post-glacial colonisation of the

- Andes slopes: insights from the endemic species *Calceolaria polyrhiza* (Calceolariaceae). *Journal of Biogeography* 37: 1463–1477.
- CURRIE, D. (1991) Energy and large scale patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist*, 137, 27-49.
- DINIZ-FILHO, J., T. RANGEL, T. SANTOS, L. BINI (2012) Exploring patterns of interspecific variation in quantitative traits using sequential phylogenetic eigenvector regression. *Evolution*, 66:1079-1090. doi:10.1111/j.1558-5646.2011.01499.x
- DOMÍNGUEZ E., MOLINERI C., PESCADOR M., HUBBARD M. & NIETO C. (2006) Ephemeroptera of South America. In: Adis, J., J. R. Arias, G. Rueda-Delgado & K. M. Wantzen (eds), *Aquatic Biodiversity of Latin America*, Vol. 2, Pensoft, Moscow and Sofia, pp. 1-646.
- DUDLEY, N. (2008). *Directrices para la aplicación de las categorías de gestión de áreas protegidas*. IUCN.
- DUPANLOUP I, SCHNEIDER S, EXCOFFIER L. (2002) A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology* 11: 2571–2581.
- DYNESIUS, M. & R. JANSSON (2000) Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97, 9115–9120.
- EXCOFFIER, L., LAVAL, G., & SCHNEIDER, S. (2005). Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1, 47–50.
- FINN, D. & N. POFF (2011) Examining spatial concordance of genetic and species diversity patterns to evaluate the role of dispersal limitation in structuring headwater metacommunities. *Journal of the North American Benthological Society* 30:273–283.
- FINN, D., N. BONADA, C. MÚRRIA, AND J. HUGHES (2011) Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *Journal of the North American Benthological Society* 30:963–980.
- FINN, D., C. ZAMORA-MUÑOZ, C. MÚRRIA, M. SÁINZ-BARIÁIN, AND J. ALBATERCEDOR (2014) Evidence from recently deglaciated mountain ranges that *Baetis alpinus* (Ephemeroptera) could lose significant genetic diversity as alpine glaciers disappear. *Freshwater Science* 33:207–216.
- FISCHER, A. (1959) Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14, 64–81.

- FOREST, F., K. CRANDALL, M. CHASE, D. FAITH (2015) Phylogeny, extinction and conservation: embracing uncertainties in a time of urgency. *Phil. Trans. R. Soc. B* 370(1662): 1-8.
- FUENTES-HURTADO, M., J. MARÍN, D. GONZÁLEZ-ACUÑA D, VERDUGO C, VERDUGO F, ET AL. (2011) Molecular divergence between insular and nental Pudu d) populations in the Chilean Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 46(1): 23–33. doi: 10.1080/01650521.2010.537906
- GASTON, K., DAVIES RG, ORME CDL, OLSON VA, THOMAS GH, DING TS, ET AL. (2007) Spatial turnover in the global avifauna. *Proc R Soc B*. 2007;274:1567–74. 17472910 doi: 10.1098/rspb.2007.0236
- GRAHAM, C., C. MORITZ & WILLIAMS, S. (2006). Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103, 632–636.
- HABIT, E., PIEDRA, P., RUZZANTE, D., WALDE, S., BELK, M., CUSSAC, V., 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* 19:697–710.
- HABIT, E., GONZALEZ, J., RUZZANTE, D., WALDE S. (2012) Native and introduced fish species richness in Chilean Patagonian lakes: Inferences on invasion mechanisms using salmonid-free lakes. *Diversity and Distributions* 18:1153–1165.
- HARRISON, S., S. ROSS & J. LAWTON (1992) Beta-diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology* 61, 151–158.
- HAUSDORF B. & C. HENNIG (2003) Nestedness of north-west European land snail ranges as a consequence of differential immigration from Pleistocene glacial refuges. *Oecologia*, 135, 102–109.
- HAWKINS B., FIELD R., CORNELL H., CURRIE D., GUEGAN J., KAUFMAN D, KERR J, MITTELBACH G., OBERDORFF T., O'BRIEN E, PORTER E. & TURNER J. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.
- HECKMAN, C. (2003) *Encyclopedia of South American aquatic insects: Plecoptera*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. 329 pp.
- HUELSENBECK, J. & F. RONQUIST (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17(8):754-5.

- HULTON NRJ, PURVES RS, MCCULLOCH RD, SUGDEN DE, BENTLEY MJ (2002) The last glacial maximum and deglaciation in southern South America. *Quaternary Science Reviews*, 21, 233–241.
- IWAMURA, T., GUIBAN, A., WILSON, K. A., & POSSINGHAM, H. P. (2013). How robust are global conservation priorities to climate change?. *Global Environmental Change*, 23(5), 1277-1284.
- JARA, C. (1996) Taxonomía, sistemática y zoogeografía de las especies chilenas del género *Aegla* (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae). Tesis, Escuela de Graduados, Universidad de Concepción, 180 pp.
- JARA, C. (2013) A checklist of the chilean species of the genus *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). *Crustaceana*, 86(12), 1433-1440.
- JARA C., RUDOLPH E. & GONZÁLEZ E. (2006) Estado de conocimiento de los crustáceos malacostracos dulceacuícolas de Chile. *Gayana (Zoología)*, 70, 40-49.
- KEPPEL, G., VAN NIEL, K. P., WARDELL-JOHNSON, G. W., YATES, C. J., BYRNE, M., MUCINA, L. & FRANKLIN, S. E. (2012). Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 393-404.
- KOLEFF, P., GASTON, K.J. & LENNON, J.K. (2003) Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72, 367–382.
- LAUGENIE C (1982) La region des lacs, Chili meridional, recherches sur levolution geomorphologique d'un piemont glaciaire quater-naire andin. Unpublished PhD Thesis, Universite de Bordeaux (1:332), (2:822)
- LEGENDRE, P. (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecol Biogeography* 23:1324–34. doi: 10.1111/geb.12207
- LENNON, J.J., KOLEFF, P., GREENWOOD, J.J.D. & GASTON, K.J. (2001) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70, 966–979
- LEPRIEUR, F., P. TEDESCO, B. HUGUENY, O. BEAUCHARD, H. DÜRR, S. BROSSE & T. OBERDORFF (2011) Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters* 14, 325– 334.
- LIGGINS L, BOOTH DJ, FIGUEIRA WF, TREML EA, TONK L, RIDGWAY T, ET AL. (2015) Latitude-wide genetic patterns reveal historical effects and contrasting patterns of turnover and nestedness at the range peripheries of a tropical marine fish. *Ecography* 38: doi: 10.1111/ecog.01398.

- LOARIE, S.R., CARTER, B.E., HAYHOE, K., MCMAHON, S., MOE, R., KNIGHT, C.A. & ACKERLY, D.D. (2008) Climate change and the future of California's endemic flora. *PLoS ONE*, 3, e2502.
- LUBERT, F. & P. PLISCOFF (2006) Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile. Editorial Universitaria, Santiago 316 pp.
- MARTÍNEZ-HARMS, M.J., GAJARDO, R. 2008. Ecosystem value in the Western Patagonia protected areas. *Journal for Nature Conservation* 16: 72-87.
- MARÍN, J., VARAS V, VILA AR, LÓPEZ R, OROZCO-TERWENGEL P, P. CORTI (2013) Refugia in Patagonian fjords and the eastern Andes during the last glacial maximum revealed by huemul (*Hippocamelus bisulcus*) phylogeographical patterns and genetic diversity. *J Biogeogr* 40:2285–2298.
- MCLELLAN I. & ZWICK P. (2007) New species of and keys to South American Gripopterygidae (Plecoptera). *Illiesia*, 3, 20-42.
- MCLELLAN I., MERCADO M & ELLIOTT S. (2005) A new species of *Notoperla* (Plecoptera: Gripopterygidae) from Chile. *Illiesia*, 1, 33-39.
- MCKNIGHT MW, WHITE PS, MCDONALD RI, LAMOREUX JF, SECHREST W, RIDGELY RS, ET AL. (2007) Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS Biol.* 2007;5:e272. pmid:17927449 doi: 10.1371/journal.pbio.0050272
- MITTERMEIER R., MITTERMEIER C., BROOKS T., PILGRIM J., KONSTANT W, DA FONSECA G. & KORMOS C. (2003) Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 10309–10313.
- MARDONES, M., JARA, J., & VARGAS, J. (2007). El patrón hidrográfico de la cuenca del río Blanco: control tectónico y geomorfológico. *Revista de Geografía Norte Grande*, (38), 79-98.
- MOORMAN, C., ANDERSON B., GUTIÉRREZ G., CHARLIN R. & ROZZI R. (2006) Watershed consevation and aquatic benthic macroinvertebrate diversity in the Alberto D'Agostini National Park, Tierra del Fuego, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 34, 41-58.
- MOUILLOT D, DE BORTOLI J, LEPRIEUR F, PARRAVICINI V, KULBICKI M, BELLWOOD DR. (2013) The challenge of delineating biogeographical regions: nestedness matters for Indo-Pacific coral reef fishes. *J Biogeogr.* 2013;40:2228–37. doi: 10.1111/jbi.12194

- MOYA, C., VALDOVINOS C., MORAGA A., ROMERO F., DEBELS P. & OYANEDEL A. (2009) Patrones de distribución espacial de ensamblajes de macroinvertebrados bentónicos de un sistema fluvial Andino Patagónico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82, 425-442.
- MORENO, P., R. VILLA-MARTÍNEZ, M.L. CÁRDENAS, E.A. SAGREDO (2012) Deglacial changes of the southern margin of the southern westerly winds revealed by terrestrial records from SW Patagonia (52°S). *Quat. Sci. Rev.*, 41:1–21.
- NUÑEZ, J., WOOD NK, RABANAL FE, FONTANELLA FM, SITES JW (2011) Amphibian phylogeography in the Antipodes: refugia and postglacial colonization explain mitochondrial haplotype distribution in the Patagonian frog *Eupsophus calcaratus* (Cycloramphidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 343–352.
- OYANEDEL A., VALDOVINOS C., AZÓCAR M., MOYA C., MANCILLA G., PEDREROS P. & FIGUEROA R. (2008) Patrones de distribución espacial de los macroinvertebrados bentónicos de la cuenca del río Aysén (Patagonia chilena). *Gayana (Zoología)*, 72, 105-121.
- OYANEDEL A., VALDOVINOS C., SANDOVAL N., MOYA C., KIESSLING G., SALVO J. & OLMOS V. (2011) The Southernmost Freshwater Anomurans of the World: Geographic Distribution and New Records of Patagonian Aeglids (Decapoda: Aeglididae). *Journal of Crustacean Biology*, 31(3), 396-400
- OYANEDEL J, VEGA-RETTOR C., SCOTT S., HINOJOSA L. & RAMOS-JILIBERTO R. (2008) Finding patterns of distribution for freshwater phytoplankton, zooplankton and fish, by means of parsimony analysis of endemism. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81, 185-203.
- PATTERSON BD, BROWN JH (1991) Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *J Biogeogr* 18: 395–402.
- PEREZ-LOSADA, M., C. JARA, G. BOND-BUCKUP, AND K. CRANDALL (2002) Phylogenetic Relationships among the Species of *Aegla* (Anomura: Aeglididae) Freshwater Crabs from Chile. *Journal of Crustacean Biology* 22(2): 304-313.
- PÉREZ-LOSADA, M. A. R. C. O. S., XU, J. I. A. W. U., JARA, C. G., & CRANDALL, K. A. (2011). Comparing phylogeographic patterns across the Patagonian Andes in two freshwater crabs of the genus *Aegla* (Decapoda: Aeglididae). *Phylogeography and Population Genetics in Crustacea*, 19, 291-303.
- POSADA, D. (2008) jModelTest: phylogenetic model averaging. *Mol. Biol. Evol.* 25, 1253–1256(2008).

- QIAN, H., RICKLEFS, R.E. & WHITE, P.S. (2005) Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and Eastern North America. *Ecology Letters*, 8, 15–22.
- RABASSA J, CORONATO A, MARTINEZ O (2011) Late Cenozoic glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego: an updated review. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 316–335.
- RABASSA J, CLAPPERTON C (1990) Quaternary glaciations of the southern Andes. *Quaternary Science Reviews*, 9, 153–174.
- RAMBAUT, A. (2002) SE-AL v. 2.0a11: sequence alignment program. (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/seal/>)
- RAMOS-JILIBERTO R., OYANEDEL J., VEGA-RETTOR C., VALDOVINOS F. (2009) Nested structure of plankton communities from Chilean freshwaters. *Limnologia*, 39, 319–324.
- RICKLEFS, R.E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol. Lett.*, 7, 1–15.
- RUZZANTE DE, WALDE SJ, GOSSE JC ET AL. (2008) Climate control on ancestral population dynamics: insight from Patagonian fish phylogeography. *Molecular Ecology*, 17, 2234–2244.
- RUZZANTE DE, WALDE SJ, MACCHI PJ, ALONSO M, BARRIGA JP (2011) Phylogeography and phenotypic diversification in the Patagonian fish *Percichthys trucha*: the roles of Quaternary glacial cycles and natural selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 514–529.
- SOLIANI C, L GALLO, P MARCHELLI (2011) Phylogeography of two hybridizing southern beeches (*Nothofagus* spp.) with different adaptive abilities. *Tree Genetics & Genomes*. DOI: 10.1007/s11295-011-0452-9.
- SCHULTHEIS, A. S., N. DAVIS, J. T. PAGE, A. M. FENWICK, J. E. BOND, AND D. K. SHIOZAWA (2014) Comparative transcriptomics allows for rapid development of population-level nuclear markers in *Hesperoperla pacifica* (Plecoptera:Perlidae). *Freshwater Science* 33:364–373.
- SEGOVIA, R. A., M. F. PÉREZ, AND L. F. HINOJOSA (2012) Genetic evidence for glacial refugia of the temperate tree *Eucryphia cordifolia*(Cunoniaceae) in southern South America. *Am. J. Bot.* 99:121–129.
- SEI, M., B. K. LANG, AND D. J. BERG. 2009. Genetic and community similarities are correlated in endemic-rich springs of the northern Chihuahuan Desert. *Global Ecology and Biogeography*18:192–201.

- SÈRSIC, A, COSACOV A, COCUCCI AA, JOHNSON L, POZNER R, ET AL. (2011) Emerging phylogeographical patterns of plants and terrestrial vertebrates from Patagonia. *Biol J Linn Soc* 103: 475–494. doi: 10.1111/j.1095-8312.2011.01656.x
- SIMPSON, G.G. (1943) Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science*, 241, 1–31.
- SLATKIN, M. 1985. Gene flow in natural populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 393 – 430.
- SØRENSEN, T.A. (1948) A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter*, 5, 1–34.
- TURNER KJ, FOGWILL CJ, MCCULLOCH RD, SUGDEN DE (2005) Deglaciation of the eastern flank of the North Patagonian Icefield and associated continental-scale lake diversions. *Geografiska Annaler Series a-Physical Geography* 2005, 87A:363-374.
- ULRICH, W. & GOTELLI, N.J. (2007) Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*, 88, 1824–1831.
- UNMACK PJ, BARRIGA JP, BATTINI MA, HABIT EM, JOHNSON JB (2012) Phylogeography of the catfish *Hatcheria macraei* reveals a negligible role of drainage divides in structuring populations. *Molecular Ecology* 21, 942–959.
- VALDOVINOS, C., G. KIESSLING, M. MARDONES, C. MOYA, A. OYANEDEL, V. OLMOS AND O. PARRA (2009) Biological signals of the postglacial geomorphological fluvial evolution in the Aysén river basin (Chilean Patagonia). *Revista Chilena de Historia Natural*.
- VALDOVINOS, C. (2006) Estado de conocimiento de los gastrópodos dulceacuícolas de Chile. *Gayana (Zoología)*, 70, 100-113.
- VERA A. & CAMOUSSEIGHT A. (2006) Estado de conocimiento de los plecópteros de Chile. *Gayana (Zoología)*, 70, 57-64.
- Vera-Escalona, I., Habit, E., & Ruzzante, D. E. (2015). Echoes of a distant time: effects of historical processes on contemporary genetic patterns in *Galaxias platei* in Patagonia. *Molecular ecology*, 24(16), 4112-4128.
- VIANNA JA, MEDINA-VOGEL G, CHEHÉBAR C, SIELFELD W, OLAVARRIA C, FAUGERON S. (2011) Phylogeography of the Patagonian otter *Lontra provocax*: adaptive divergence to marine habitat or signature of southern glacial refugia? *BMC Evol Biol* 11:53.

- WHITTAKER, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou California. Ecol. Monogr., 30, 279–338.
- WHITTAKER, R. H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21: 213-251.
- WRIGHT, D. H. AND REEVES, J. H. (1992) On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. - Oecologia92: 416-428.
- XU, J., PEREZ-LOSADA M, JARA CG, CRANDALL KA (2009) Pleistocene glaciation leaves deep signature on the freshwater crab *Aegla alacalufi* in Chilean Patagonia. Molecular Ecology, 18, 904–918.
- ZEMPLAK TS, HABIT EM, WALDE SJ ET AL. (2008) Across the southern Andes on fin: glacial refugia, drainage reversals and a secondary contact zone revealed by the phylogeographical signal of *Galaxias platei* in Patagonia. Molecular Ecology, 17, 5049–5061.
- ZEMPLAK TS, HABIT E, WALDE SJ, CARREA C, RUZZANTE D (2010) Surviving historical Patagonian landscapes and climate: molecular insights from *Galaxias maculatus*. BMC Evolutionary Biology, 10, 67.
- ZEMPLAK TS, WALDE SJ, HABIT EM, RUZZANTE DE (2011) Climate induced changes to the ancestral population size of two Patagonian galaxiids: the influence of glacial cycling. Molecular Ecology, 20, 5280–5294.

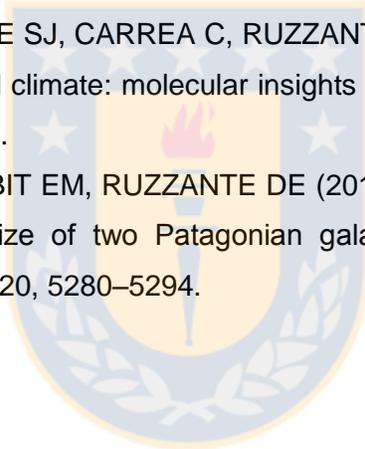


Tabla 2.1. Características ambientales de 20 cuencas que fueron estudiadas para determinar la diversidad α y β de macroinvertebrados bentónicos en ríos de la Patagonia Chilena. El grado de aislamiento relativo es indicado como I si la cuenca muestreada se encuentra en una isla, o como C si se ubica en el continente.

Cuenca	Aislamiento	Lat.	Long.	Altitud (m)	Cercanía a Los Andes (km.)	Tem. promedio Anual (°C)	Área de drenaje (km ²)	Riqueza	Presencia de <i>Aegla alacalufi</i>
Chiloé	I	42,5	73,8	153,0	133,4	9,8	8394	39	Sí
Yelcho	C	43,2	72,4	211,7	8,1	8,0	10979	44	Sí
Palena	C	44,0	72,7	150,0	4,1	8,8	12887	46	Sí
Cisnes	C	44,7	72,3	217,0	9,3	6,2	5464	40	No
Aisén	C	45,5	72,7	410,1	7,8	7,7	11674	45	Sí
Baker	C	46,8	72,5	289,3	9,2	7,1	26726	30	No
Bravo	C	48,3	72,7	283,0	1,6	6,2	555	12	No
Guamblin	I	44,8	75,1	21,3	154,8	9,4	113	12	Sí
Jaime	I	52,2	73,3	24,0	15,6	6,3	3,43	4	No
Huiros	C	51,9	73,3	30,7	7,5	6,3	17,2	15	No
Piazzzi	I	51,7	74,1	83,5	90,1	6,3	308,5	4	No
Virtudes	I	51,5	74,9	10,0	113,1	6,3	39,4	5	No
Esteban	I	51,2	74,4	119,0	65,5	6,3	182	5	No
Duque de York	I	50,6	75,3	47,0	137,4	6,3	1920	10	Sí
Madre de Dios	I	50,3	75,1	56,5	124,8	6,3	1042,9	8	Sí
Wellington	I	49,5	74,5	157,0	83,2	6,3	5566	10	No
Pío XI	C	49,2	74,2	592,5	54,6	6,3	860	8	No
Serrano	C	51,1	72,8	595,7	58,0	6,5	6673	15	No
Tierra del Fuego	I	54,5	69,9	84,8	27,0	6,7	47992	13	No
Magallanes	C	53,2	71,1	68,8	115,9	6,7	62	6	No

Tabla 2.2. Ubicación geográfica, altitud (km.) y distancia a la Cordillera de Los Andes (km.), tamaño muestral (n), número de haplotipos (K) en cada población muestreada. También se especifican los haplotipos registrados en cada población, destacándose en negrita los haplotipos compartidos. En las últimas columnas se muestra la diversidad genética (H) y nucleotídica, y la desviación estándar (SD). CN: Continente Norte; IS: Islas; CS: Continente Sur; PA: Patagonia Austral.

Pob.	Lat.	Long.	Altitud (m)	Proximidad a Los Andes (m)	n	K	Haplotipos (número de individuos)	H (SD)	n (SD)
CN									
Ralún	41.4	72.3	12	8	28	2	68(3), 69(25)	0.2 (0.09)	0.001 (0.001)
Cochamó	41.5	72.3	10	9	13	7	2(1), 35(1), 55(1), 56(3), 57(2), 58(1), 59(4)	0.9 (0.07)	0.003 (0.002)
Chaica	41.6	72.7	12	8	13	5	2(1), 51(4), 52(4), 53(2), 54(2)	0.8 (0.07)	0.003 (0.002)
Contao	41.8	72.7	0	28	16	2	66(11), 67(5)	0.5 (0.10)	0.001 (0.001)
S. Bárbara	42.9	72.8	16	19	21	6	1(12), 2(7), 3(1), 4(1), 5(1), 6(1)	0.7 (0.83)	0.002 (0.001)
Amarillo	43.0	72.4	257	18	16	5	2(11), 70(2), 71(1), 72(1), 73(1)	0.5 (0.14)	0.001 (0.001)
L. Yelcho	43.2	72.4	47	14	12	9	2(4), 34(1), 35(1), 36(1), 37(1), 38(1), 39(1), 40(1),	0.9 (0.08)	0.002 (0.001)
L. Rosselot	44.0	72.3	70	18	23	8	2(16), 27(1), 28(1), 29(1), 30(1), 31(1), 32(1), 33(1)	0.5 (0.13)	0.001 (0.001)
Palena	44.0	72.7	26	20	9	4	2(6), 18(1), 19(1), 20(1)	0.6 (0.18)	0.001 (0.001)
Total					151	48		0.9 (0.01)	0.003 (0.002)
IS									
Linco	42.0	73.5	27	103	14	3	9(3), 74(10), 75(1)	0.5 (0.14)	0.001 (0.001)
Coinco	43.0	73.6	29	67	11	6	60(6), 61(1), 62(1), 63(1), 64(1), 65(1)	0.7 (0.14)	0.008 (0.007)
Guafo	43.6	74.7	116	154	5	2	45(4), 46(1)	0.4 (0.24)	0.001 (0.001)
Ipún	44.6	74.8	104	134	5	4	47(1), 48(2), 49(1), 50(1)	0.9 (0.16)	0.003 (0.002)
Guamblin	44.8	75.1	15	155	17	9	9(1), 10(4), 11(1), 12(3), 13(1), 14(1), 15(4), 16(1),	0.9 (0.49)	0.003 (0.002)
Total					52	24		0.9 (0.02)	0.007 (0.004)
CS									
Taitao	46.8	75.6	66	167	9	3	42(7), 43(1), 44(1)	0.4 (0.19)	0.001 (0.001)
Total					9	3			
PA									
Lago	45.5	72.7	21	20	21	7	7(10), 21(5), 22(1), 23(2), 24(1), 25(1), 26(1)	0.7 (0.82)	0.003 (0.002)
Duque de	50.6	75.3	11	139	11	2	7(10), 8(1)	0.2 (0.14)	0.000 (0.000)
Total					32	9		0.6 (0.09)	0.002 (0.001)

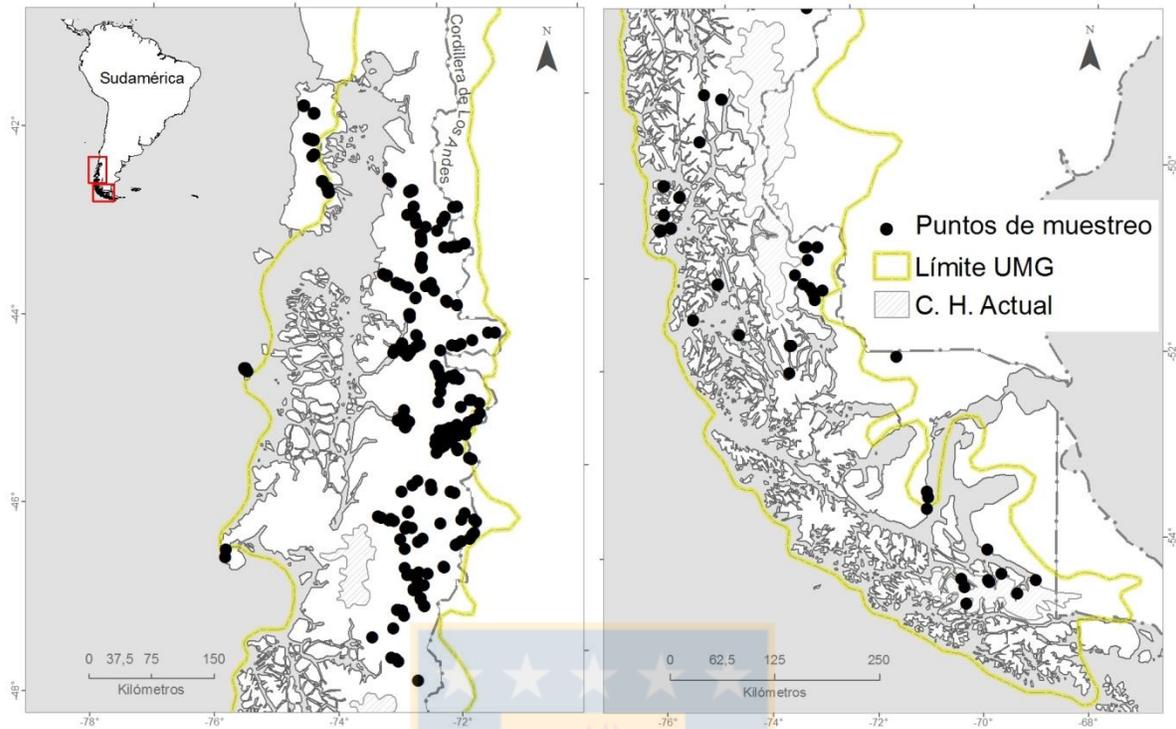


Figura 2.1. Mapa del área de estudio donde se incluyen las estaciones de muestreo de macroinvertebrados bentónicos en un rango de 1500 km., los cuales son señalados como círculos negros. Con una línea amarilla se muestra la extensión aproximada de los glaciares durante el UMG.

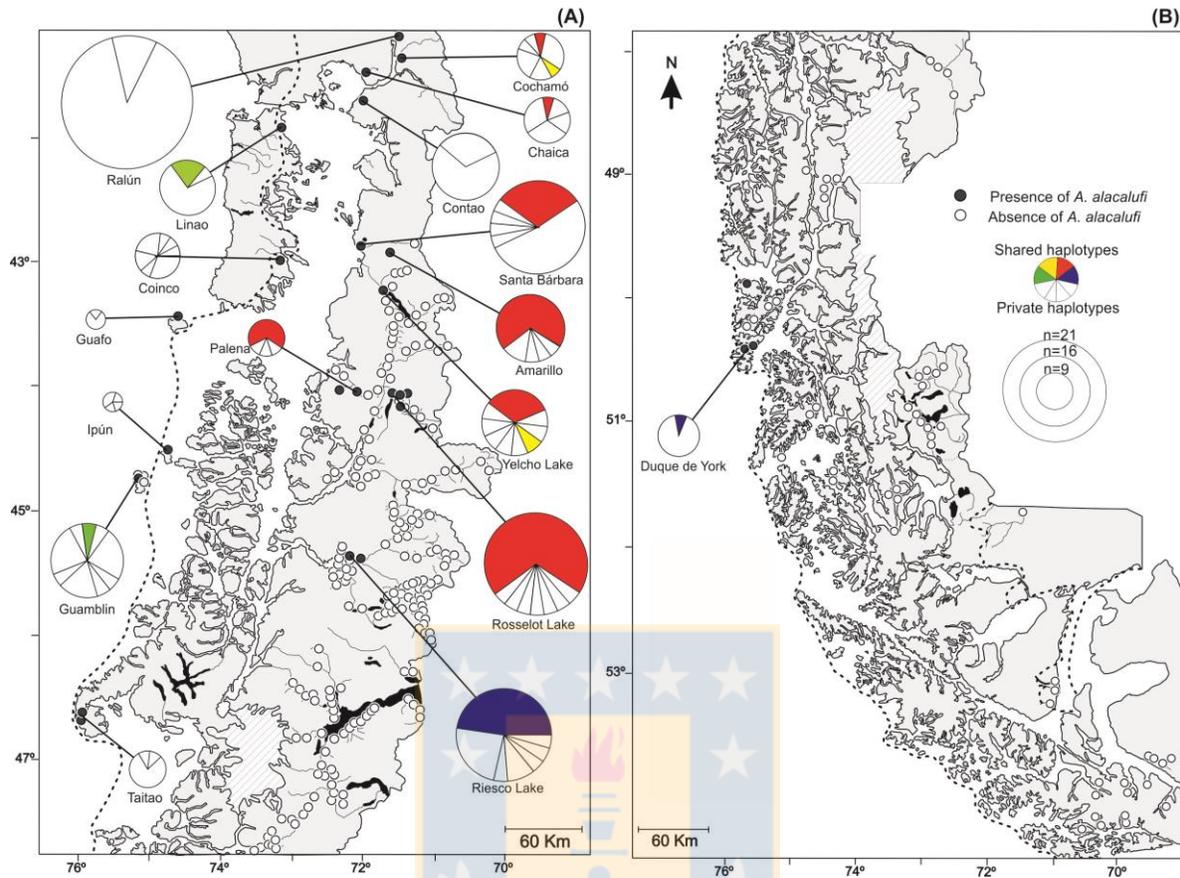


Figura 2.2. Estaciones de muestreo (círculos) y estaciones con presencia de *Aegla alacalufi* (círculos negros). En la sección (A) se incluyen las cuencas entre Ralún y Campos de Hielo Norte, mientras que en la sección (B) se muestran las cuencas desde Campos de Hielo Sur y Tierra del Fuego. Además, se muestra la distribución de haplotipos de la especie *A. alacalufi* a través de gráficos circulares basados en la proporción (%) de individuos que presentaron un determinado haplotipo. El tamaño de cada fracción es proporcional al % de individuos que presentaron un haplotipo. Los haplotipos exclusivos de cada población no fueron coloreados, mientras que los haplotipos compartidos pueden ser identificados con los colores rojo, azul, verde y amarillo.

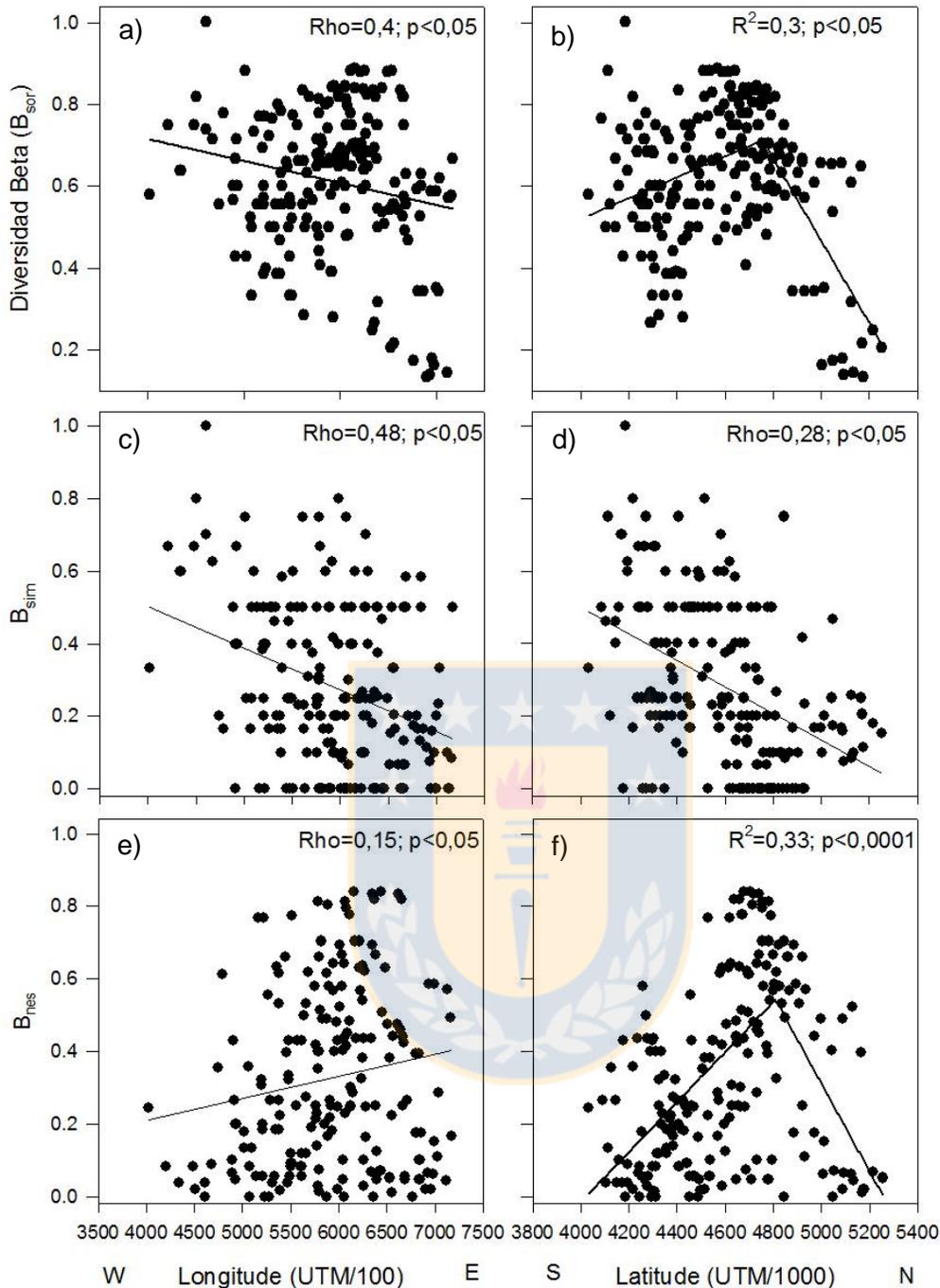


Figura 2.3. Variación de la diversidad beta respecto a la latitud y la longitud, las variables que explicaron mayormente los patrones comunitarios en el análisis “BEST”. La figuras a, c y e muestran la relación entre la longitud y β_{sor} , y sus componentes β_{sim} y la disimilitud debida al anidamiento (β_{nes}), respectivamente. Las figuras b, d, y f, muestran la relación entre la latitud y las mismas variables de diversidad. Se muestra el coeficiente de determinación para b y f, derivados de una regresión no lineal “piecewise” y el coeficiente de correlación de Spearman (Rho) para d, la significancia estadística (p) y una línea de tendencia de los datos.

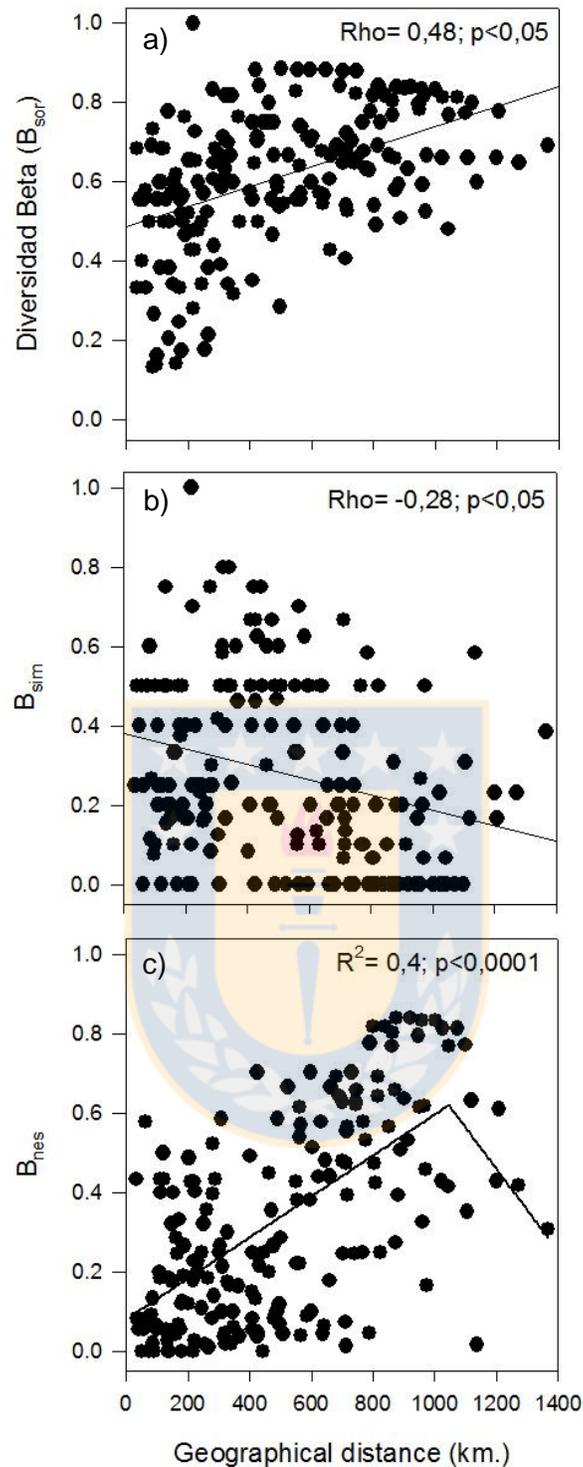


Figura 2.4. Patrón de variación de la diversidad beta respecto a la distancia geográfica entre dos cuencas. a) Disimilitud de Sorensen (B_{sor}), 4b) Disimilitud de Simpson (B_{sim}) y 4c) Disimilitud debida al anidamiento (B_{nes}). Se muestran los coeficientes de correlación de Spearman (Rho) para a) y b), y el valor del coeficiente de determinación para una regresión no lineal “piece-wise” para c), la significancia estadística (p) y una línea de tendencia para los datos.

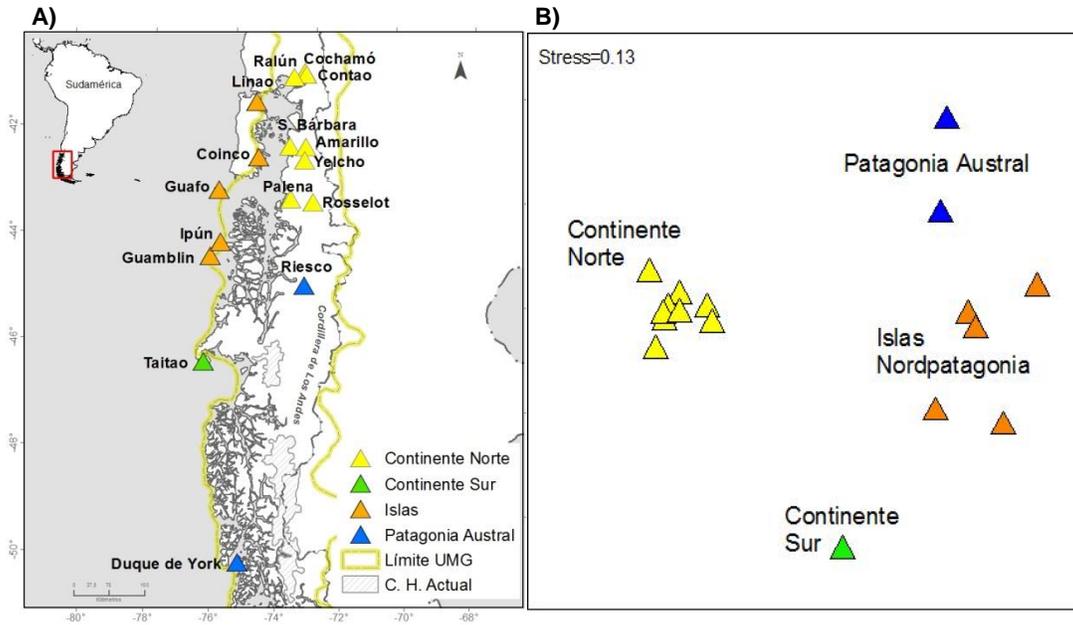


Figura 2.5. A) Localización de las poblaciones de *Aegla alacalufi* que fueron analizadas, donde cada color corresponde a los grupos identificados por SAMOVA. Continente Norte: Ralún, Cochamó, Chaica, Santa Bárbara, Amarillo, Yelcho, Palena, Rosselot; Islas Norte: Linco, Coincom Guafó, Ipún, Guamblin; Patagonia Austral: Riesco y Duque de York; Continente Sur: Taitao. Con una línea amarilla se muestra la extensión aproximada del UMG. B) Escalamiento Multidimensional No Paramétrico (nMDS) basado en una matriz de distancia genética (F_{st}) para las 17 poblaciones de *Aegla alacalufi* empleando como factor los grupos de haplotipos resultantes del SAMOVA.

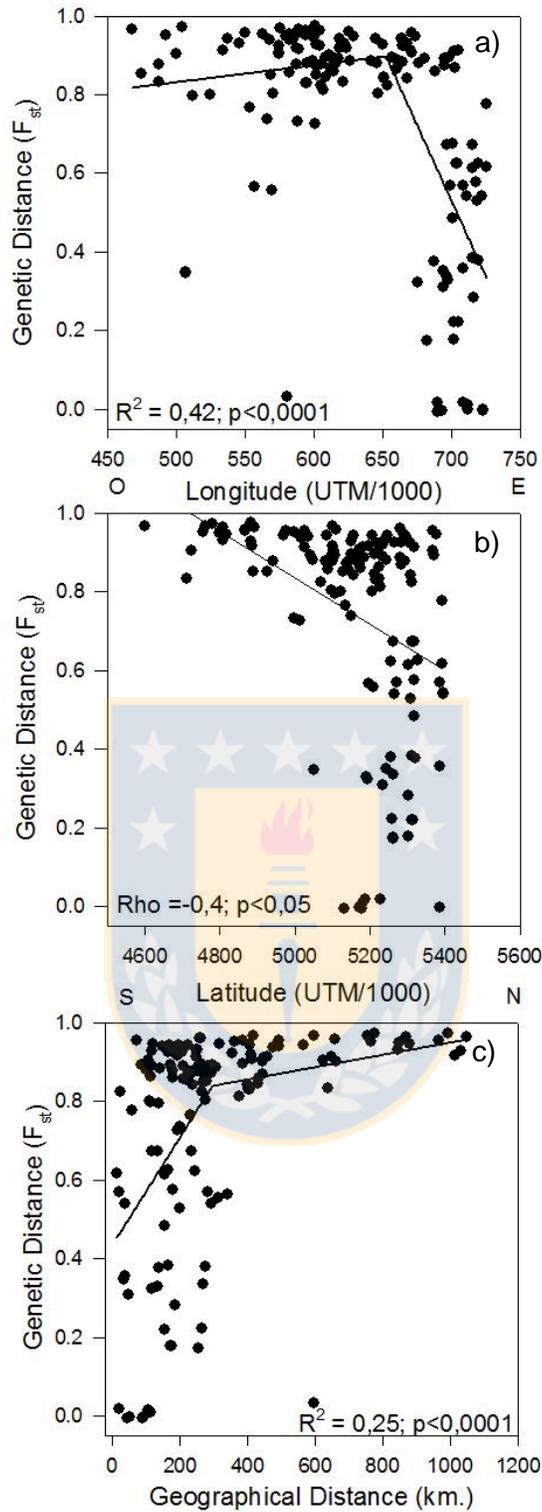


Figura 2.6. Variación de la distancia genética (F_{st}) respecto a la longitud (a), latitud (b) y distancia geográfica (c). En el caso de la longitud y la distancia geográfica se muestran los coeficientes de determinación (R^2) para una regresión no lineal (“piecewise regression”). Para la latitud se muestra el coeficiente de correlación de Spearman (Rho).

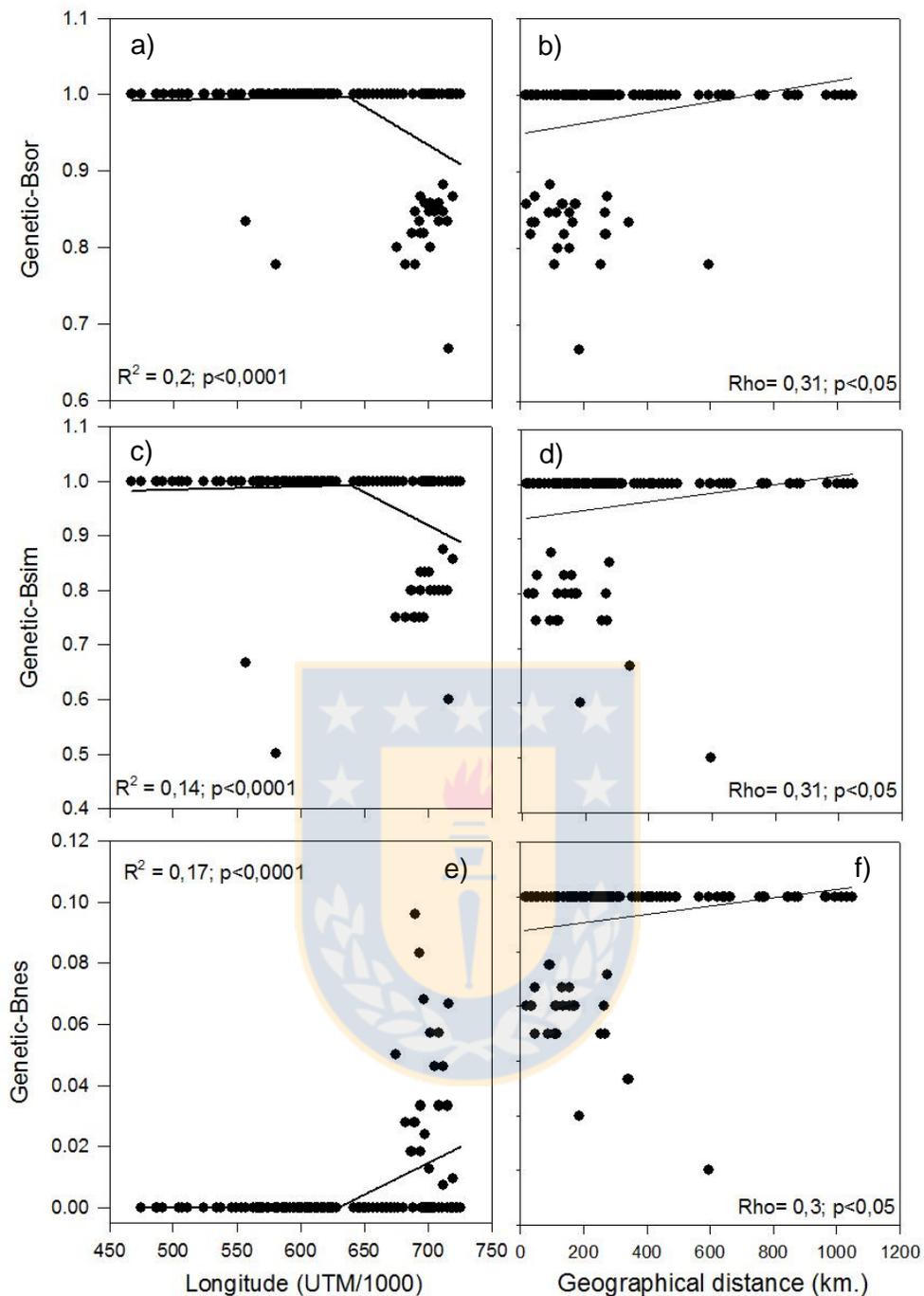


Figura 2.7. Patrones de variación espacial en la diversidad beta genética de *Aegla alacalufi* en relación a la longitud y la distancia geográfica. Para la longitud se muestran los valores de R^2 para la regresión no lineal (piecewise) obtenidos con a) la disimilitud genética de sorenson (β_{sor-g}), c) la disimilitud genética de Simpson (β_{sim-g}) y e) la disimilitud debida al anidamiento (β_{nes-g}). Además, se muestran los valores de los coeficientes de correlación de Spearman (Rho) para las relaciones entre la distancia geográfica y la diversidad beta (7b, d y e), y los valores de significancia estadística (p).

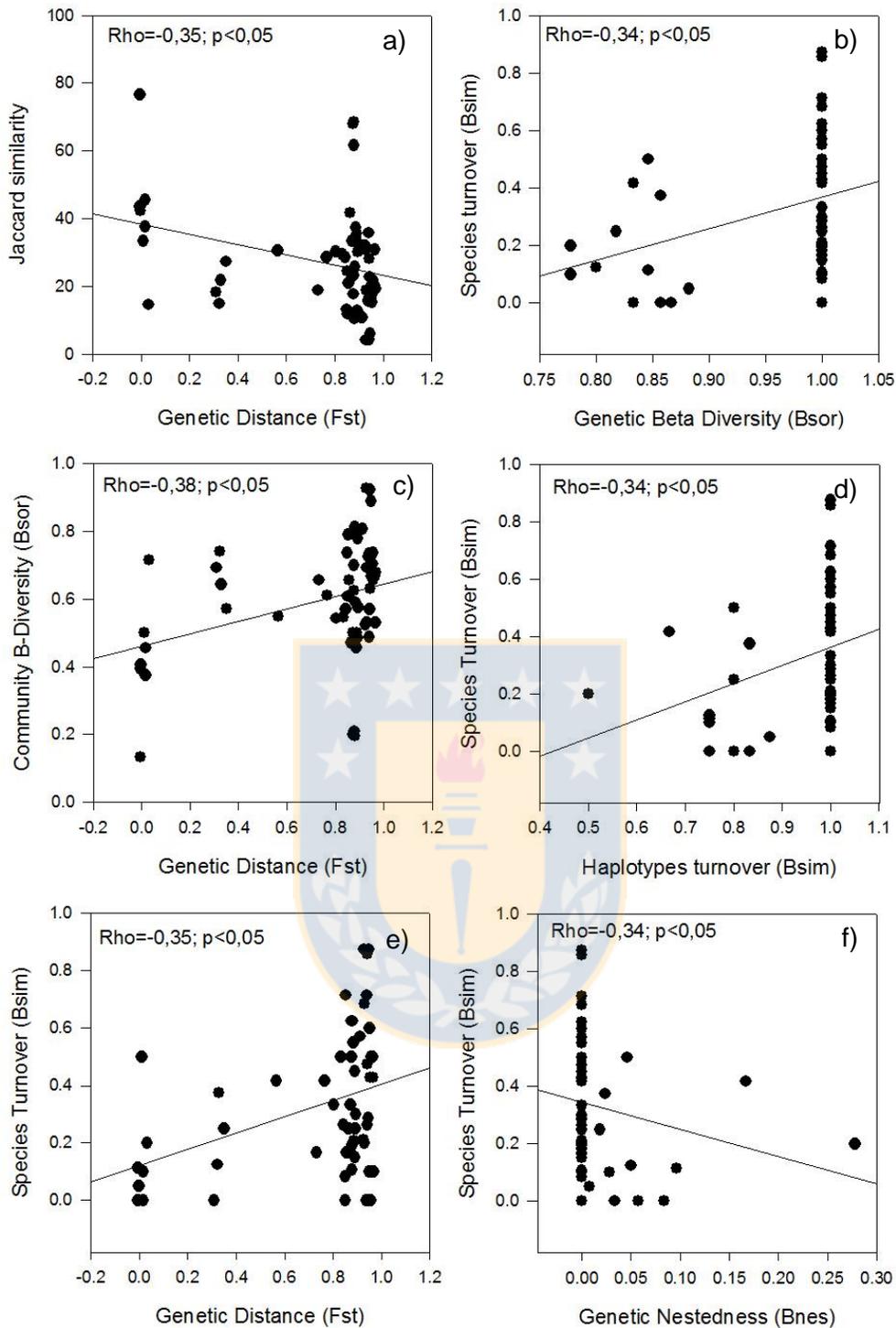


Figura 2.8. Relación entre parámetros de diversidad genética y comunitaria. Se muestran sólo las correlaciones estadísticamente significativas. La distancia genética se correlaciona negativamente con la similitud de Jaccard (7a), mientras que con la diversidad beta (7b) y reemplazo de especies (7c) existe una correlación positiva. También se muestran las correlaciones entre distintos parámetros de la diversidad beta comunitaria y genética (8d-f).

DISCUSIÓN

Los patrones geográficos de la diversidad de macroinvertebrados bentónicos están influenciados por la latitud y la longitud a escala regional. La variación latitudinal en el número de especies de invertebrados ha sido descrita en sistemas acuáticos chilenos (Valdovinos 2006, Jara et al. 2006, Camouseight 2006, Vera & Camouseight 2006, Valdovinos et al. 2006, Parada & Peredo 2006), y más específicamente en ríos de la ecorregión patagónica, como resultado del gradiente norte-sur en la temperatura actual (Valdovinos et al. 2010, Oyanedel et al. 2008). Sin embargo, los resultados del presente estudio destacan que el gradiente longitudinal puede influir tanto o más que el gradiente latitudinal, siendo uno de los factores promotores de la diversidad de macroinvertebrados fluviales en la vertiente occidental de Patagonia. Este gradiente longitudinal descrito no está relacionado con la altitud, como podría ocurrir a una escala espacial de cuenca hidrográfica (e.g. Miserendino & Pizzolon 2000, Miserendino 2001), sino con la dinámica este-oeste de las glaciaciones del Pleistoceno.

Diversidad comunitaria de macroinvertebrados bentónicos patagónicos

Reemplazo espacial de especies

Fraccionar la diversidad beta permitió identificar los procesos dominantes en la estructuración de las comunidades a escala regional, cuantificando la contribución de la sustitución espacial de especies y la disimilitud debida al anidamiento, y su relación con la latitud, la longitud y la distancia geográfica (Baselga 2008, 2010, 2012, Baselga et al. 2012, Leprieur et al. 2011, Legendre et al. 2005). En el área estudiada fue posible determinar que la estructura de las comunidades de macroinvertebrados es causada principalmente por el reemplazo espacial de especies ($\beta_{SIM}=0,59$) que tiende a ser levemente mayor entre cuencas ubicadas hacia el oeste, pudiendo llegar a un valor de $B_{sim}=1$, como ocurre entre isla Piazzzi y Magallanes, caso en el que hay una sustitución total de especies (i.e. no comparten especies). En cambio, que el recambio espacial de especies tienda ser menor hacia el este, es efecto de las comparaciones entre cuencas continentales, que tienen un mayor número de especies compartidas.

Esto es especialmente importante debido a que incluso las cuencas que están relativamente cerca entre sí, en el margen occidental, tienen un elevado reemplazo de especies como resultado del aislamiento en múltiples refugios durante la última glaciación,

que en muchos casos, podría haberse extendido por efecto de las barreras físicas para la dispersión (e.g. campos de hielo, glaciares, mar, línea divisoria de aguas). Algunos de los representantes de la paleofauna pleistocénica de macroinvertebrados, que ha permanecido aislada luego del retroceso de los glaciares, serían el plecóptero *Neuroperlopsis patris* y los efemerópteros *Nousia bella*, *Penaphlebia vinosa* y *Siphonella ventilans*, presentes sólo Chiloé, el efemeróptero *Penaphlebia fulvipes* presente sólo en Duque de York, mientras que en el continente las especies endémicas del territorio son *Pictetoperla sp.* y *Antarctoperla altera* que son endémicas de la cuenca del Palena, y por *Aegla neuquensis* y *Ceratoperla fazi*, endémicas de la cuenca del río Aisén.

Anidamiento

Se encontró un patrón significativamente anidado en la diversidad de macroinvertebrados. Sin embargo, la disimilitud derivada de este patrón ($\beta_{NES}=0,27$) contribuye menormente a la diversidad beta de macroinvertebrados en relación al reemplazo espacial de especies ($\beta_{SIM}=0,59$). Cuando se analizaron las disimilitudes pareadas debido al anidamiento (β_{nes}) se encontró que sigue un patrón latitudinal no monotónico que presenta un máximo y luego disminuye hacia el sur de Campos de Hielo. Este patrón estaría asociado al efecto que tiene el gradiente norte-sur de la temperatura actual sobre la riqueza de especies, como ha sido constatado previamente para comunidades dulceacuícolas patagónicas (ver Valdovinos et al. 2010, Oyanedel et al. 2008, Di Castri, 1968), pero luego esta tendencia es interrumpida por los Campos de Hielo y por efecto de la actividad glacial reciente en las cuencas del sur. β_{nes} también es explicada por la distancia geográfica entre cuencas, donde las cuencas que están más próximas entre sí exhiben una menor disimilitud debido a que: a) comparten gran parte de las especies en el norte pero tienen también una alta sustitución de especies asociadas (e.g. Palena versus Aisén), y b) comparten muy pocas en el sur con presencia de algunos casos de sustitución de especies). Del mismo modo, cuencas muy distantes comparten pocas especies con una elevada presencia de sustitución de especies (e.g. Chiloé versus Tierra del Fuego). Por otro lado, la disimilitud alcanzó un máximo entre las cuencas que están ubicadas a distancias medias a altas entre sí (entre los 800 y 1100 km. de distancia) que estuvo dada por las comparaciones pareadas de cuencas de muy baja riqueza de especies que resultaron estar completamente anidadas en cuencas de alta diversidad, como es el caso de isla Piazzi (sur) cuyas especies (todas) están también presentes en la cuenca del Palena (norte).

Diversidad genética de *Aegla alacalufi*

Los patrones de la diversidad genética en *Aegla alacalufi* reflejan los procesos de extinción, expansión y aislamiento que han experimentado las poblaciones. En base al análisis espacial de la varianza molecular (SAMOVA), se reconocen cuatro grupo de haplotipos: Continente Norte (CN) que incluye el grupo glaciado del norte de Xu et al. (2009) y las poblaciones de Palena y Yelcho; Islas (IS) en el que se agrupan todas poblaciones provenientes de los clados “no glaciado” de Xu et al. (2009) y Pérez-Losada et al. (2011); Continente Sur (CS) donde está exclusivamente la población de la Península de Taitao; Patagonia Sur (PS) donde se agrupan las poblaciones del Lago Riesco, que es el grupo “glaciado del sur” mencionado en Xu et al. (2009), y de isla Duque de York que corresponde a la población más austral de *A. alacalufi* (Oyanedel et al. 2011).

La descomposición de la diversidad beta genética (B_{SOR-G}) permitió caracterizar más detalladamente el ordenamiento espacial de la diversidad genética en *A. alacalufi*. El componente de mayor contribución a las diferencias interpoblacionales, fue el reemplazo espacial de haplotipos ($\beta_{SIM-G} = 0,98$) que, consistentemente con el elevado número de haplotipos exclusivos en todas las poblaciones, permite inferir la existencia de múltiples refugios durante el avance glacial que permitieron la persistencia in situ de las poblaciones y que éstas no han experimentado migraciones luego del retroceso de los glaciares, debido a sus características ecológicas (i.e. dulceacuícola estricta excluyendo ríos glaciales). Además, la diversidad beta genética pareada (β_{SOR-g}), su componente (β_{sim-g}), y la distancia genética (F_{st}) presentaron valores más elevados entre las cuencas insulares, y β_{SOR-g} , sus dos componentes, y F_{st} disminuyen conforme aumenta la distancia entre las poblaciones. Estos resultados serían consistentes con un escenario caracterizado por un mayor tiempo de divergencia para las poblaciones de las islas nordpatagónicas (Pérez-Losada et al. 2011) relacionado a un mayor tiempo sin la influencia directa de los glaciares (e.g. Hulton et al. 2002), y por procesos de expansión poblacional y recolonización a nivel de cuenca o intrapoblacional, al interior de cada refugio.

Aunque la marcada estructuración genética existente en *A. alacalufi* se debe, principalmente, a las sucesivas extinciones ocurridas durante los ciclos glaciales y a la insularidad de las cuencas debido al aumento del nivel del mar en el Pleistoceno tardío (e.g. Denton et al. 1999), la baja conectividad que existe naturalmente entre las cuencas hidrográficas es un mecanismo de diferenciación entre las poblaciones dulceacuícolas, debido al aislamiento del hábitat, la baja capacidad de dispersión y los requerimientos

ecológicos específicos de las especies. Este patrón es frecuentemente encontrado en taxa dulceacuícolas, incluyendo peces (Ward et al. 1994; Ruzzante et al 2006), crustáceos (*Aegla neuquensis*, Pérez-Losada et al., 2011; *Potamonautes perlatus*, Daniels et al. 2006; *Cherax preissii*, Gouws et al. 2006) y otros invertebrados dulceacuícolas. En este estudio, se muestra que los eventos de dispersión que permitieron expandir geográficamente los haplotipos, tendrían su origen en 1) paleocuevas de gran extensión durante un periodo más antiguo que la LGM (Turner et al 2005), como ocurriría en las poblaciones que divergieron más antiguamente. De acuerdo a Pérez-Losada et al. (2011), las poblaciones de las islas de nordpatagonia (IS) habrían permanecido aisladas del resto de las poblaciones hace más de 60 k.a. en un periodo previo a la última glaciación (25-23 k.a.) y durante el OIS 4 (70-60 k.a.). Este hecho, sumado a que los depósitos morrénicos en la paleocosta de isla Guafo tienen una edad de 40 ka AP (Basualto 2009), permite validar que esta área permaneció mayormente deglaciada durante el UMG, funcionando como paleorefugio. 2) Las poblaciones con divergencia más reciente habrían expandido sus haplotipos mediante los procesos de captura hidrográfica que ocurrieron en este territorio (e.g. Mardones et al. 2007), como ha sido descrito para otras especies dulceacuícolas (Pérez-Losada et al. 2011, Valdovinos et al. 2010, Muñoz et al. 2014, Ruzzante et al., 2006; Zemlak et al., 2008; Unmack et al., 2012).

Refugios glaciales patagónicos

Dada la naturaleza templada de los glaciares patagónicos (Aniya et al. 1996), es difícil pensar que este territorio estuvo cubierto ininterrumpidamente por hielo durante el Pleistoceno (Rabassa et al. 2011, Rabassa & Clapperton 1990, Hulton et al. 2002, Hollin & Schilling, 1981; Clapperton, 1993). Al respecto, se ha documentado la existencia de áreas libres de hielo durante el UMG (Denton et al. 1999, Laugenie 1982, Mercer 1968, 1976, Porter 1981) que habrían constituido refugios para la biota terrestre y acuática tanto en áreas continentales (Cosacov et al. 2010, Sede et al. 2012; Soliani et al. 2011, Zemlak et al. 2008, Ruzzante et al. 2008) como insulares (Heusser 1999, Villagrán 1990, 2001, Xu et al. 2009, Marín et al. 2013), y que formaron parte de los centros de dispersión postglacial para varias especies. Estas áreas fueron cubiertas parcialmente o no cubiertas por glaciares durante el UMG, como es el caso de Chiloé, donde los glaciares avanzaron hasta la actual costa este de la isla durante el UMG (e.g. Moreno et al. 2015).

Sobre la base de los resultados obtenidos en los capítulos I y II, se propone que las islas de Chiloé, Guamblin y Duque de York corresponderían esencialmente a paleorefugios,

mientras que las cuencas de los ríos Aisén y Yelcho, exhiben características de paleo- y neorefugios de macroinvertebrados bentónicos dulceacuícolas de la Patagonia chilena. A continuación se describen los principales atributos para los paleo y neorefugios, basados en las predicciones de Nekola (1999) y los criterios utilizados en este trabajo.

1. Refugios insulares: Islas Chiloé, Guamblin y Duque de York. Esta área presenta una menor diversidad alfa respecto al continente producto de una disminución de 12 especies por cada 100 km. (una tasa superior a lo observado en el caso de la latitud). Sin embargo, existen especies que son endémicas (plecópteros y efemerópteros), y una elevada proporción de especies no vágiles (*Samastacus* y *Aegla*), registrándose las mayores proporciones en Isla Guamblin (16,6%), Duque de York (10%) y Chiloé (9,5%). La proporción de especies no voladoras, indicadoras de paleorefugios, disminuye hacia el continente lo cual se relacionaría con el sentido Este-Oeste de la dinámica glacial, al contrario de lo que ocurre con las especies voladoras cuya variación está relacionada con la latitud.

Además, se encontró una relación inversa entre la distancia y la similitud para Chiloé y positiva para Duque de York, lo que no concuerda totalmente con las predicciones de Nekola (1999) para los paleorefugios. No obstante, este hecho estaría indicando que Chiloé además de ser un paleorefugio habría actuado también como un importante centro de dispersión, y que D. de York sería un paleorefugio que alberga parte de la composición de especies de nordpatagonia que antecedió el UMG dado que tiene mayor similitud con las cuencas de dicha área.

El margen occidental patagónico, donde se encuentran estas islas, tiende a presentar una mayor diversidad beta a nivel comunitario (B_{sor}) y genético (B_{sor-g}). Este patrón está determinado mayoritariamente por el reemplazo espacial de especies (B_{sim}) y haplotipos de *A. alacalufi* (B_{sim-g}), respectivamente, que siguen esta misma tendencia longitudinal. La elevada contribución de ambos parámetros de reemplazo espacial está asociado fundamentalmente a que las especies han permanecido aisladas, debido a su baja tolerancia a la salinidad de las aguas mixohalinas de los fiordos.

2. Refugios continentales: Ríos Yelcho, Palena y Aisén. Estas cuencas abarcarían hábitats de paleo y neorefugio. Son áreas que presentan una alta diversidad alfa pero un bajo número de especies endémicas (principalmente plecópteros). También existe una alta proporción de especies voladoras, que va desde 100 (Baker, Cisnes, Tierra del Fuego) a 95,7% en la cuenca del río Aysén, siendo marcadamente mayor a lo encontrado en los paleorefugios insulares. Los estimadores de riqueza de Plecoptera (Chao2 y Chao2

Km⁻²), varían latitudinalmente disminuyendo hacia el sur, lo cual se relaciona con la disminución de la temperatura ($r^2 = 0,67$ y $r^2 = 0,90$, respectivamente; $P < 0,05$; Figuras 4c-d), variable que se encuentra estrechamente asociada a las variaciones latitudinales del clima actual (Jacobsen et al., 1997, Currie & Paquin, 1987, Turner et al., 1987).

Este tipo de refugios, a diferencia de los refugios insulares, presenta menores valores de diversidad beta a nivel comunitario (B_{sor}) y genético (B_{sor-g}), debido a la disminución en el reemplazo espacial de especies (B_{sim}) y haplotipos de *A. alacalufi* (B_{sim-g}), respectivamente. En particular, B_{sim} y B_{sim-g} están asociados al aislamiento de las especies y poblaciones, por lo que su disminución oeste-este, al igual que las relaciones inversas encontradas entre la similitud y la distancia geográfica para estas tres cuencas, estaría indicando que en nordpatagonia existe una mayor proporción de especies vágiles que han recolonizado el área postglacialmente, sin descartar que estas cuencas también hayan actuado como importantes centros de dispersión, o paleorefugios, para algunas especies voladoras.

A pesar de que las cuencas señaladas cumplen con algunas de las predicciones de Nekola (1999) para los neorefugios es necesario hacer algunas distinciones. La zona baja de las cuencas de los ríos Yelcho, Palena y Aysén pueden ser consideradas un paleorefugio para *A. alacalufi* ya que es probable que estas poblaciones sean fragmentos de una población mayor distribuida a través de una paleocuena que posteriormente fue fragmentada durante el UMG, lo cual permitiría explicar que la población de Yelcho presenta los dos haplotipos que se comparten a través del grupo genético “Continente Norte” (CN), y que la población de Riesco (cuena del río Aysén) comparta un haplotipo con isla Duque de York, con la que a pesar de estar a 600km de distancia forma el haplogrupo “Patagonia Austral (PA)”. Por otro lado, la parte media-alta de estas cuencas corresponderían a neorefugios ya que, ambas cuencas presentan una elevada proporción de especies relativamente vágiles. Además, en la cuena del río Aysén se distribuye *A. neuquensis* que correspondería a una población relictual procedente de los ríos de la estepa Argentina que drenan hacia el Atlántico (Valdovinos et al., 2010, Pérez-Losada et al. 2011).

Áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad dulceacuícola

Los refugios glaciales se caracterizan por ser áreas de alta estabilidad climática que permitieron la sobrevivencia de un gran número de especies durante los ciclos glaciales del Pleistoceno (Fraser et al. 2013, Hewitt 2000). Al respecto, el Bosque Templado

Lluvioso (~40-48°S) corresponde a uno de los refugios glaciales más estudiados en Sudamérica, y también corresponde a una de las regiones que presentaría mayor estabilidad climática a nivel global, con un elevado potencial para sustentar la biodiversidad que existe actualmente (Alarcón & Cavieres 2015, Iwamura et al. 2013).

El creciente interés por identificar y comprender la historia de estas áreas se basa en la necesidad de priorizar la conservación de la biodiversidad a largo plazo en el contexto actual de cambio climático (Keppel et al. 2012, Noss, 2001; Taberlet & Cheddadi, 2002; Loarie et al., 2008). A través de este estudio, se logró identificar seis refugios glaciales: Las islas de Chiloé, Guamblin y Duque de York, y las cuencas continentales del Palena, Yelcho y Aysén. De acuerdo a nuestros resultados, gran parte de las especies de macroinvertebrados bentónicos habrían sobrevivido in situ en estas áreas durante el avance glacial como ha sido señalado para algunas especies dulceacuícolas patagónicas en Chile (Xu et al. 2009, Unmack et al. 2012, Vera-Escalona 2015).

Por otra parte, es coincidente que las áreas estables ambientalmente también favorecen los asentamientos humanos y la mayor presencia de amenazas para la conservación de los ecosistemas, por lo que no es sorprendente que estas áreas sean prioritarias debido a su alta vulnerabilidad (Fjeldsa, 2007). Sin embargo, la baja conectividad terrestre que existe en Patagonia genera que el grado de conservación que presentan los refugios glaciales patagónicos (RGP) tenga una amplia variabilidad, desde islas sin presencia humana con un 100% de su vegetación intacta (Duque de York y Guamblin) hasta cuencas que presentan un importante cambio de uso de suelo asociado a los centros poblados (e.g. Coyhaique en la cuenca del río Aysén).

El Sistema Nacional de Áreas Protegidas (AP) incluye un 47% del territorio patagónico a través de las categorías de Parque Nacional (PN), Reserva Nacional (RN), y Monumento Natural (MN) (Martínez-Harm & Gajardo 2008). Afortunadamente, a través del Servicio de Biodiversidad y *Áreas Protegidas*, se integrará en un solo sistema integrado las AP del estado (antiguo SNASPE), las áreas privadas y las nuevas figuras de protección (e.g. Isla Madre de Dios, que es un Bien Nacional Protegido, BNP), lo que permitirá que aproximadamente un 60% de la ecorregión patagónica occidental se encuentre bajo alguna categoría de protección.

El caso de los Refugios Glaciales Patagónicos Insulares (RGPI)

En el caso de los RGP insulares, Duque de York es parte de la RN Alacalufe (Región de Magallanes), Isla Guamblin corresponde al PN del mismo nombre, mientras que la Isla de Chiloé se encuentra protegida a través del PN Chiloé, y por el Parque Tantauco, Ahuenco y Tepuhueico (privados) que en conjunto protegen el 20% de la superficie de la isla.

Aunque los RGPI se encuentran totalmente representados en el actual SNASPE, excepto Chiloé, se hace necesario esclarecer el objetivo principal de conservación de estas áreas en el marco regulatorio actual para poder realizar una gestión adecuada de la biodiversidad existente (Espinoza 2010). La RN Alacalufe y el PN Isla Guamblin presentan un alto grado de conservación desde el punto de vista de la vegetación terrestre, y a pesar de que este tipo de ecosistemas son determinantes para la mantención de la biodiversidad dulceacuícola se necesita regular las actividades agropecuarias en los fiordos que constituyen la principal amenaza para estos ecosistemas, por ser el factor detonante del aumento en la intensidad de las invasiones por salmónidos. Los efectos sobre la biota dulceacuícola son conocidos, principalmente en peces, pero el impacto que puede tener en ecosistemas dulceacuícolas insulares de alto valor de conservación, en el corto y largo plazo, es un aspecto aún desconocido y de mucho cuidado, especialmente en áreas estables climáticamente que también podrían ser un refugio climático para los salmónidos. Al contrario, la isla de Chiloé, es una isla que se encuentra altamente impactada por las actividades antrópicas. A pesar del alto grado de amenaza que enfrentan estos ecosistemas de elevada biodiversidad, lo cual está asociado al reemplazo del bosque por plantaciones y praderas agrícolas, la actividad agropecuaria y la explotación de turberas, y su elevada biodiversidad, no existe una estrategia que permita priorizar la conservación de esta área.

Debido a lo planteado antes, y a la luz de los resultados de este trabajo, se propone que las islas Duque de York y Guamblin sean reevaluadas para poder ser integradas en una categoría más cercana a Reserva Natural Estricta de la IUCN, la cual enfatiza que las visitas, usos e impactos están estrictamente controlados y limitados para la protección de la biodiversidad y, los rasgos geológicos y geomorfológicos (Dudley 2008). Esto constituiría un objetivo importante dentro de las líneas de acción para la Estrategia Nacional de Cambio Climático, que actualmente no incluye el estudio y protección de la biodiversidad en las áreas que teóricamente serán menormente afectadas por las alteraciones del clima. Además, los costos económicos asociados con la conservación de

áreas que han permanecido relativamente intactas tienden a ser menores debido a que no ofrecen oportunidades relevantes para el desarrollo de actividades económicas a gran escala, por su difícil acceso principalmente (Mittermeier et al, 2003).

En relación a la isla de Chiloé, es relevante minimizar todos los estresores no climáticos que permitan la conservación a largo plazo de la biodiversidad dulceacuícola, a través de programas público-privados de restauración de los ecosistemas ribereños. Además, es necesario controlar la pérdida de vegetación nativa en la Cordillera de Piuchue, que es la zona que permaneció deglaciada durante el UMG y que en definitiva permitiría conservar la biodiversidad dulceacuícola y los recursos hídricos. En este caso, se requiere un Área Protegida con Uso Sostenible de los Recursos Naturales que, de acuerdo a los criterios aplicados por la IUCN (Dudley 2008), permitirían conservar ecosistemas, hábitats y el componente cultural asociado, a través de la definición de áreas naturales extensas que cuentan con una gestión sostenible de los recursos en una zona definida, compatible con la conservación de la naturaleza. El sistema de áreas protegidas para Chiloé debiera caracterizarse por conectar longitudinalmente las AP públicas y privadas, a través de la Cordillera de Piuchue, y por estar articuladas con las áreas marinas protegidas que controlen la actividad agropecuaria.

El caso de los Refugios Glaciales Patagónicos Continentales (RGPC)

Las cuencas continentales del Yelcho y Palena están representadas en no más de un 30% de su superficie a través de Parque Nacional Corcovado, PN Queulat, Reserva Nacional Palena, Futaleufú y Rosselot, los BNP de Palena Costa y Bahía Mala, y Santuario de la Naturaleza Parque Pumalín. El área de protección del río Aysén resulta ser insuficiente en comparación a su alto valor de conservación, donde cerca de un 8-10% de su área se encuentra fragmentadamente incluido en las RN Río Simpson, Trapananda y Coyhaique, y a través del BNP Cerro Rosado.

Un sistema de áreas que permita conservar estas tres cuencas debe integrar que existe una demanda creciente por recursos naturales debido a que en las próximas décadas las zonas mayormente productivas del país estarán en Nordpatagonia debido al incremento en la temperatura y precipitaciones en las próximas décadas. Por lo tanto, se hace necesario contar con un Área Protegida con Uso Sostenible de los Recursos Naturales,

que incluya a las AP ya existentes y medidas de control de las amenazas que no son climáticas, como fue señalado anteriormente.

REFERENCIAS

- ALARCÓN, D., & CAVIERES, L. A. (2015). In the Right Place at the Right Time: Habitat Representation in Protected Areas of South American Nothofagus-Dominated Plants after a Dispersal Constrained Climate Change Scenario. *PloS one*, 10(3), e0119952.
- BARBER, B., J. XU, M. PÉREZ-LOSADA, C. JARA, K. CRANDALL (2012) Conflicting Evolutionary Patterns Due to Mitochondrial Introgression and Multilocus Phylogeography of the Patagonian Freshwater Crab *Aegla neuquensis*. PLoS ONE, 7.
- BASELGA, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19, 134–143.
- BASELGA, A., A. JIMÉNEZ-VALVERDE & G. NICCOLINI (2007) A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters*, 3, 642–645.
- BASELGA, A. (2008) Determinants of species richness, endemism and turnover in European longhorn beetles. *Ecography*, 31, 263–271.
- BASELGA, A. (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecol Biogeography* 21:1223–32. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x
- BASUALTO, J. 2009. Origen de los depósitos de boulder emplazados en la plataforma de abrasión marina, Isla Guafo (43°45'S; 75°00'W), X Región de Los Lagos, Chile. Tesis para optar al Título de Geólogo. Universidad de Concepción, Chile. 101 pp
- DI CASTRI F. (1968) Esquisse écologique du Chili. En: Delamare CL & E Rapoport (eds) *Biologie de l'Amérique australe*: 7-52. Editions Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, France.
- HOLLIN J. & SCHILLING D. (1981) Late Wisconsin-Weichselian mountain glaciers and small ice caps. *The last great ice sheets* (eds. G.H. Denton and T.J. Hughes). John Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto. 179–206 pp.
- HEUSSER, C., L. HEUSSER, T. LOWELL (1999) Paleoecology of the southern Chilean Lake District- Isla Grande de Chiloé during middle-Late Llanquihue glaciation and deglaciation. *Geogr. Ann. Ser. A Phys. Geogr.*, 81 A (1999), pp. 231–284

- HULTON NRJ, PURVES RS, MCCULLOCH RD, SUGDEN DE, BENTLEY MJ (2002) The last glacial maximum and deglaciation in southern South America. *Quaternary Science Reviews*, 21, 233–241.
- IWAMURA, T., GUISAN, A., WILSON, K. A., & POSSINGHAM, H. P. (2013). How robust are global conservation priorities to climate change?. *Global Environmental Change*, 23(5), 1277-1284.
- JACOBSEN D., SCHUKTZ R. & ENCALADA A. (1997) Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, 38, 247-261.
- KEPPEL, G., VAN NIEL, K. P., WARDELL-JOHNSON, G. W., YATES, C. J., BYRNE, M., MUCINA, L. & FRANKLIN, S. E. (2012). Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 393-404.
- LAUGENIE C (1982) La region des lacs, Chili meridional, recherches sur l'evolution geomorphologique d'un piemont glaciaire quater-naire andin. Unpublished PhD Thesis, Universite de Bordeaux (1:332), (2:822)
- LEGENDRE, P. (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecol Biogeography* 23:1324–34. doi: 10.1111/geb.12207
- LEPRIEUR, F., P. TEDESCO, B. HUGUENY, O. BEAUCHARD, H. DÜRR, S. BROSSE & T. OBERDORFF (2011) Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters* 14, 325– 334.
- MARTÍNEZ-HARMS, M.J., GAJARDO, R. 2008. Ecosystem value in the Western Patagonia protected areas. *Journal for Nature Conservation* 16: 72-87.
- MARÍN, J., VARAS V, VILA AR, LÓPEZ R, OROZCO-TERWENGEL P, P. CORTI (2013) Refugia in Patagonian fjords and the eastern Andes during the last glacial maximum revealed by huemul (*Hippocamelus bisulcus*) phylogeographical patterns and genetic diversity. *J Biogeogr* 40:2285–2298.
- MARDONES, M., JARA, J., & VARGAS, J. (2007). El patrón hidrográfico de la cuenca del río Blanco: control tectónico y geomorfológico. *Revista de Geografía Norte Grande*, (38), 79-98.
- MISERENDINO, M. L., & PIZZOLON, L. A. (2000). Macroinvertebrates of a fluvial system in Patagonia: altitudinal zonation and functional structure. *Archiv für Hydrobiologie*, 150(1), 55-83.
- MISERENDINO, M. L. (2001). Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: environmental relationships. *Hydrobiologia*, 444(1-3), 147-158.

- MORENO, P. I., DENTON, G. H., MORENO, H., LOWELL, T. V., PUTNAM, A. E., & KAPLAN, M. R. (2015). Radiocarbon chronology of the last glacial maximum and its termination in northwestern Patagonia. *Quaternary Science Reviews*, 122, 233-249.
- NEKOLA J. (1999) Paleoreugia and neoreugia: the influence of colonization history on community pattern and process. *Ecology*, 80, 2459-2473.
- OYANEDEL A., VALDOVINOS C., SANDOVAL N., MOYA C., KIESSLING G., SALVO J. & OLMOS V. (2011) The Southernmost Freshwater Anomurans of the World: Geographic Distribution and New Records of Patagonian Aeglids (Decapoda: Aeglididae). *Journal of Crustacean Biology*, 31(3), 396-400
- OYANEDEL J, VEGA-RETTOR C., SCOTT S., HINOJOSA L. & RAMOS-JILIBERTO R. (2008) Finding patterns of distribution for freshwater phytoplankton, zooplankton and fish, by means of parsimony analysis of endemism. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81, 185-203.
- PÉREZ-LOSADA, M. A. R. C. O. S., XU, J. I. A. W. U., JARA, C. G., & CRANDALL, K. A. (2011). Comparing phylogeographic patterns across the Patagonian Andes in two freshwater crabs of the genus *Aegla* (Decapoda: Aeglididae). *Phylogeography and Population Genetics in Crustacea*, 19, 291-303.
- RUZZANTE DE, WALDE SJ, GOSSE JC ET AL. (2008) Climate control on ancestral population dynamics: insight from Patagonian fish phylogeography. *Molecular Ecology*, 17, 2234–2244.
- RUZZANTE DE, WALDE SJ, CUSSAC VE ET AL. (2006) Phylogeography of the Percichthyidae (Pisces) in Patagonia: roles of orogeny, glaciation, and volcanism. *Molecular Ecology*, 15, 2949 –2968.
- SÈRSIC, A, COSACOV A, COCUCCI AA, JOHNSON L, POZNER R, ET AL. (2011) Emerging phylogeographical patterns of plants and terrestrial vertebrates from Patagonia. *Biol J Linn Soc* 103: 475–494. doi: 10.1111/j.1095-8312.2011.01656.x
- UNMACK PJ, BARRIGA JP, BATTINI MA, HABIT EM, JOHNSON JB (2012) Phylogeography of the catfish *Hatcheria macraei* reveals a negligible role of drainage divides in structuring populations. *Molecular Ecology* 21, 942–959.
- VALDOVINOS, C., G. KIESSLING, M. MARDONES, C. MOYA, A. OYANEDEL, V. OLMOS AND O. PARRA (2009) Biological signals of the postglacial geomorphological fluvial evolution in the Aysén river basin (Chilean Patagonia). *Revista Chilena de Historia Natural*.
- VALDOVINOS, C. (2006) Estado de conocimiento de los gastrópodos dulceacuícolas de Chile. *Gayana (Zoología)*, 70, 100-113.

- VERA A. & CAMOUSSEIGHT A. (2006) Estado de conocimiento de los plec6pteros de Chile. *Gayana (Zoología)*, 70, 57-64.
- XU, J., PEREZ-LOSADA M, JARA CG, CRANDALL KA (2009) Pleistocene glaciation leaves deep signature on the freshwater crab *Aegla alacalufi* in Chilean Patagonia. *Molecular Ecology*, 18, 904–918.
- ZEMPLAK TS, HABIT EM, WALDE SJ ET AL. (2008) Across the southern Andes on fin: glacial refugia, drainage reversals and a secondary contact zone revealed by the phylogeographical signal of *Galaxias platei* in Patagonia. *Molecular Ecology*, 17, 5049–5061



CONCLUSIONES

De acuerdo a los resultados presentados en esta tesis, fue posible evidenciar que los patrones de variación en la diversidad de macroinvertebrados bentónicos se deben principalmente a que gran parte de las especies han permanecido aisladas en múltiples refugios luego del retroceso de los glaciares del UMG. En primer lugar, al deconstruir la diversidad beta en sus dos componentes fue posible determinar que el reemplazo espacial de especies (β_{SIM-C}) explica mayormente las diferencias encontradas en la composición de especies a través de las cuencas estudiadas. Por otro lado, la disimilitud derivada del anidamiento (β_{NES-C}) no resulta ser un componente de gran relevancia para la diversidad beta, a pesar de que existe un patrón anidado significativo entre las cuencas estudiadas.

Los mecanismos que conducen a este patrón se relacionan con el aislamiento que han experimentado las especies luego de la deglaciación, como resultado de que un gran número de extensas islas habrían sido fragmentadas una vez que el nivel del mar incrementó, reduciendo también el área de drenaje en la parte baja de las cuencas continentales producto de las transgresiones marinas. Las poblaciones habrían quedado aisladas en las múltiples islas formadas, con escasas posibilidades de recolonizar debido a los requerimientos de hábitat de las especies. Este aislamiento habría potenciado el reemplazo espacial de especies (β_{sim-c}) y hapotipos (β_{sim-g}) especialmente entre las cuencas localizadas hacia el oeste del territorio debido a la fragmentación de los rangos distribucionales de prácticamente todas las especies y a la presencia de endemismos. Por otro lado, el aislamiento de las poblaciones habría impedido el anidamiento a través de dos vías. La primera, es que en NordPatagonia estaría ocurriendo recolonización de las cuencas a partir de áreas refugiales, existiendo una gran cantidad de especies que se encuentran ampliamente distribuidas pero también un alto reemplazo de especies; la segunda es que en Patagonia Austral (sur de Campos de Hielo) la fragmentación de las poblaciones se mantiene debido a que la recolonización postglacial se encuentra limitada por el régimen térmico.

Comparando la composición de especies a través de las cuencas, fue posible identificar distintas áreas que habrían funcionado como refugios durante las glaciaciones. A partir del análisis de endemismos fue posible identificar tres áreas refugiales, a las cuales se sumaron otras dos islas debido a la presencia de especies no voladores. Posteriormente, siguiendo las predicciones de Nekkola acerca de la similitud entre las cuencas, y su relación con la distancia geográfica, fue posible discriminar parcialmente entre

paleorefugios y neorefugios. Por otra parte, utilizando la diversidad genética, fue posible reforzar esta identificación y sumar otras dos cuencas continentales a la lista de refugios glaciales debido a su elevada diversidad genética.

Los refugios glaciales insulares correspondieron a las Islas Chiloé, Guamblin y Duque de York. Esta área presenta una menor diversidad alfa respecto al continente producto de una disminución de 12 especies por cada 100 km. (una tasa superior a lo observado en el caso de la latitud). Sin embargo, existen especies que son endémicas (plecópteros y efemerópteros), y una elevada proporción de especies no voladoras (*Samastacus* y *Aegla*), registrándose las mayores proporciones en Isla Guamblin (16,6%), Duque de York (10%) y Chiloé (9,5%). La proporción de especies no voladoras, indicadoras de paleorefugios, disminuye hacia el continente lo cual se relacionaría con el sentido Este-Oeste de la dinámica glacial, al contrario de lo que ocurre con las especies voladoras cuya variación está relacionada con la latitud. Además, se encontró una relación inversa entre la distancia y la similitud para Chiloé y positiva para Duque de York, lo que no concuerda totalmente con las predicciones de Nekola (1999) para los paleorefugios. No obstante, este hecho estaría indicando que Chiloé además de ser un paleorefugio habría actuado también como un importante centro de dispersión, y que D. de York sería un paleorefugio que alberga parte de la composición de especies de nordpatagonia que antecedió el UMG dado que tiene mayor similitud con las cuencas de dicha área.

Los refugios glaciales continentales (Yelcho, Palena, Aysén y Baker), abarcarían hábitats de paleo y neorefugio. Son áreas que presentan una alta diversidad alfa pero un bajo número de especies endémicas (principalmente plecópteros). También existe una alta proporción de especies voladoras, que va desde 100 (Baker, Cisnes, Tierra del Fuego) a 95,7% en la cuenca del río Aysén, siendo marcadamente mayor a lo encontrado en los paleorefugios insulares. Este tipo de refugios, a diferencia de los refugios insulares, presenta menores valores de diversidad beta a nivel comunitario (B_{sor}) y genético (B_{sor-g}), debido a la disminución en el reemplazo espacial de especies (B_{sim}) y haplotipos de *A. alacalufi* (B_{sim-g}), respectivamente. En particular, B_{sim} y B_{sim-g} están asociados al aislamiento de las especies y poblaciones, por lo que su disminución oeste-este, al igual que las relaciones inversas encontradas entre la similitud y la distancia geográfica para estas tres cuencas, estaría indicando que en nordpatagonia existe una mayor proporción de especies vágiles que han recolonizado el área postglacialmente, sin descartar que estas cuencas también hayan actuado como importantes centros de dispersión, o paleorefugios, para algunas especies voladoras.

A pesar de que este trabajo utiliza solamente cuatro grupos de macroinvertebrados, es el primer estudio de alta cobertura espacial que intenta utilizar los patrones espaciales de la biodiversidad dulceacuícola para comprender cómo la historia climática afectó a la ecorregión patagónica desde el punto de vista de los ecosistemas dulceacuícolas, y a la vez entregar herramientas que contribuyan a la gestión de la biodiversidad en un escenario de cambio climático. La protección de los refugios glaciales, especialmente, los paleorefugios que serían de los de mayor estabilidad climática de acuerdo a las proyecciones, pueden proveer de una oportunidad para que muchas especies logren persistir a través del rápido calentamiento global.



ANEXO I

Áreas protegidas de la Patagonia Chilena



Tabla I. Listado de las Áreas Protegidas (AP) de la ecorregión patagónica, contempladas en el Sistema de Áreas protegidas de Chile (SNASP). Las AP están organizadas por región y comuna que se encarga de su administración. Se indica el nombre, el año de creación, y la superficie para cada AP. También se indica el porcentaje (%) de cada cuenca, isla, archipiélagos, o áreas geográficas que se encuentran protegidas a través de las AP. También se mencionan algunas iniciativas privadas de conservación, las cuales aparecen bajo la categoría de Área Protegida Privada (APP). La información de cada AP fue recopilada a partir de Praus et al. (2011), sitio web de CONAF, Parques para Chile, y el proyecto GEF Áreas protegidas de Chile.

Región	Nombre AP	Categoría	Año creación	Nombre AP	Superficie AP (km ²)	Cuencas/Islands protegidas	Sup. Cuencas protegidas (%)	Sup. Total cuencas/islands (km ²)
Los Lagos	Hualaihué	PN	1988	Hornopirén	482	Puelo	5	3094
						Puelo-Yelcho Costa	20	5765
	Cochamó	APP	2012	Parque Tagua Tagua	30	Puelo	1	3094
	Hualaihué, Chaitén	SN	2005	Parque Pumalín	2887	Yelcho	10	4084
						Puelo-Yelcho Costa	40	5765
	Chaitén	BNP	2005	Río Ventisquero	14	Yelcho-Palena Costa	1	2709
	Futaleufú	RF	1965	Lago Palena	414	Palena	10	7732
		RN	1998	Futaleufú	121	Yelcho	5	4084
	Ancud	PN	1982	Chiloé	431		5	
	Chonchi	APP	1987	Tepuhueico	200		2	
						I. Chiloé		8394
	Quellón	APP	2005	Tantauco	1150		14	
		BNP	2010	Islas Quilán	18		<1	
	Chaitén	PN	2005	Corcovado	2940	Yelcho	10	4084
						Palena	15	7732
					Yelcho-Palena Costa	70	2709	
	BNP	2005	Valle El Frío	60	Yelcho-Palena Costa	3	2709	
Cisnes	RF	1968	Lago Rosselot	127	Palena	5	7732	
	PN	1983	Queulat	1541	Palena	12	7732	
					Cisnes	5	5144	
	BNP	2006	Palena Costa	807	Palena	25	7732	

		BNP	2007	Lago Copa	116	Cisnes	5	5144
	Cisnes	PN	1983	Isla Magdalena	1576	Palena-Cisnes Costa	25	9055
		BNP	2005	Bahía Mala	73	Palena-Cisnes Costa	1	9055
		RF	1948	Las Guaitecas	10980	Arch. Chonos	57	19421
	Aysén	PN	1967	Isla Guamblin	106	Arch. Chonos	1	19421
	Lago Verde	RF	1969	Lago Las Torres	165	Cisnes	5	5144
		RF	1969	Lago Carlota	181		5	5144
		RN	1992	Trapananda	23		1	
		RF	1948	Coyhaique	22		1	
	Coyhaique	RF	1970	Cerro Castillo	1382	Aysen	15	11456
		BNP	2008	Cerro Rosado	18		2	
		MN	1982	Dos Lagunas	2		<1	
		RF	1970	Cerro Castillo	1382	Baker	1	20945
		RN	1992	Río Simpson	416		5	
		MN	1982	Cinco Hermanas	2	Aysen	0	11456
		BNP	2006	Laguna Vera	32		1	
		PN	1959	Laguna San Rafael	17420	Baker	35	20945
						Aysén-Baker Costa	80	33395
	Aysén	BNP	2007	Nalcayec	229	Aysén-Baker Costa	1	
		BNP	2008	Ventisquero Montt	101	Bravo	2	4531
		BNP	2009	Laguna Caiquenes	85		1	
		BNP	2009	Río Azul	120		2	
		BNP	2006	Río Mosco	103	Pascua	1	7590
		BNP	2006	Santa Lucía	93		1	
	Chile Chico/Cochrane	RN	1998	Lago Jeinimeni	1610		10	
	Cochrane	RN	1967	L. Cochrane o Tamango	84		2	
	Río Ibañez	SN	2004	Capilla de Mármol	0,5	Baker	<1	20945
	Cochrane	BNP	2011	Cerro San Lorenzo	194		1	
						Pascua	30	7590
	Tortel-Natales	PN	1969	Bernardo O'Higgins	35259	Archipiélago Guayeco	30	14900
						Campos de Hielo Costa	40	52815
	Tortel	RF	1983	Katalalixar	6745	Arch. Guayeco	50	14900

Natales/R. Verde/P. Arenas	RF	1969	Alacalufe	23139	Campos de Hielo Costa	45	52815
					Arch. Magallánicos Norte	40	70981
Natales	BNP	2007	Madre de Dios	1237		10	
	BNP	2007	Isla Diego Ramírez	0,8		<1	
Cabo de Hornos	BNP	2008	Islas San Idelfonso	0,4		<1	
	PN	1945	Cabo de Hornos	631	Arch. Magallánicos Sur	2	30823
	BNP	2006	Isla Rupert	0,5		<1	
Punta Arenas	BNP	2005	Isla Carlos III	65		<1	
	BNP	2006	Cabo Froward	99		<1	
Cabo de Hornos	PN	1965	Alberto De Agostini	14600		47	
Torres del Paine	PN	1959	Torres del Paine	2273		31	
Natales/Pta. Arenas	BNP	2007	Río Serrano Milodón	0,4	Serrano andino-costero	<1	7350
Natales	BNP	1968	Cueva del Milodón	1,9		<1	
	RN	1932	Magallanes	209		1	
	RF	1977	Laguna Parrillar	184		1	
Punta Arenas	MN	1966	Los Pingüinos	1,0	Magallanes Costa	<1	24594
	BNP	2009	Humedal Tres Puentes	0,2		<1	
	BNP	2006	Batchelor	241		<1	
San Gregorio	PN	1970	Pali Aike	50		<1	
	BNP	2006	Omora	4	Isla Navarino	<1	2453
Cabo de Hornos	BNP	2006	Río Róbalo-Navarino	52		2	
	BNP	2009	Río Paralelo	153		1	
Timaukel	PP		Karukinka	2720		12	22593
Punta Arenas	BNP	2004	Punta Sedger	0,1	Tierra del Fuego	<1	
Porvenir	MN	1982	Laguna de Los Cisnes	0,3		<1	