



Universidad de Concepción



FACULTAD DE CIENCIAS  
AMBIENTALES

# EVALUACIÓN DE MÚLTIPLES EFECTOS ANTROPOGÉNICOS SOBRE ENSAMBLES DE PECES DE LA CUENCA DEL RÍO BIOBÍO A ESCALA DE ZONAS DE PROCESOS FUNCIONALES

Habilitación presentada para optar al título de

**Ingeniero Ambiental**

**CRISTÓBAL MANUEL GALDAMES OLIVA**

Profesora Guía: Dra. Evelyn Habit Conejeros.  
Universidad de Concepción

Profesor Co-guía: Dr. Konrad Górski.  
Universidad Austral de Chile

Concepción, Chile  
2021

**“Evaluación de múltiples efectos antropogénicos en ensambles de peces de la cuenca del río Biobío a escala de Zonas de Procesos Funcionales”**

**PROFESOR GUÍA: DRA. EVELYN HABIT CONEJEROS**



**PROFESOR CO- GUÍA: DR. KONRAD GÓRSKI**



**PROFESOR COMISIÓN: DR. PEDRO ARRIAGADA SANHUEZA**



**PROFESOR COMISIÓN: DR. MAURICIO AGUAYO ARIAS**



**CONCEPTO: APROBADO CON DISTINCIÓN MÁXIMA**

Conceptos que se indica en el Título

- ✓ Aprobado por Unanimidad : (En Escala de 4,0 a 4,9)
- ✓ Aprobado con Distinción (En Escala de 5,0 a 5,6)
- ✓ Aprobado con Distinción Máxima ( En Escala de 5,7 a 7,0)

**Concepción, septiembre 2021**



100 AÑOS  
DE  
DESARROLLO  
LIBRE DEL  
ESPIRITU

Por el desarrollo libre del espíritu

## **AGRADECIMIENTOS**

Partir por agradecer a todas las mujeres y hombres, profesores y funcionarios, que conforman la Facultad de Ciencias Ambientales de la Universidad de Concepción, por todo lo entregado estos años de formación. Agradecer en especial a mis profesores guía, la Dra. Evelyn Habit y el Dr. Konrad Górski, por todo su apoyo, disposición y ambiente grato al momento de trabajar en esta investigación. Agradecer también al Dr. Pedro Arriagada, Anaysa Elgueta y Alejandra Zurita que me ayudaron en momentos puntuales del proyecto de tesis, siempre con buena disposición. Por último, agradecer a mi familia y amigos por su compañía y apoyo durante estos años. De esta etapa de mi vida, me quedo con todas las personas conocidas y experiencias vividas dentro y fuera de la universidad.



## ÍNDICE GENERAL

Índice de Tablas.....	IV
Índice de Figuras .....	V
<b>RESUMEN</b> .....	VII
<b>1. ANTECEDENTES Y MARCO TEÓRICO</b> .....	1
1.1 La Síntesis del Ecosistema del Río y Zonas de Procesos Funcionales.....	1
1.2 Impactos antrópicos en los ensamblajes de peces del río Biobío. ....	3
1.2.1 Cambios en el uso de suelo .....	8
1.2.2 Fragmentación y alteración de condiciones hidrológicas .....	9
1.2.3 Contaminación y calidad del agua.....	12
1.2.4 Introducción de especies exóticas.....	14
<b>2. HIPÓTESIS</b> .....	16
<b>3. OBJETIVOS</b> .....	16
3.1 Objetivo general.....	16
3.2 Objetivos específicos.....	16
<b>4. METODOLOGÍA</b> .....	17
4.1 Área de estudio.....	17
4.2 Fuentes de información de los componentes bióticos y abióticos .....	22
4.2.1 Datos de peces .....	22
4.2.2 ZPFs y geomorfología .....	23
4.2.3 Usos de suelo.....	24
4.2.4 Efluentes industriales y domésticos.....	24
4.2.5 Barreras físicas .....	24
4.2.6 Calidad del agua .....	26
4.2.7 Variables Hidrológicas.....	26
4.3 Definición diseño metodológico de análisis .....	28
4.4 Análisis exploratorios descriptivos en los ensamblajes de peces y variables ambientales .....	29
4.5 Forzantes ambientales de los ensamblajes de peces .....	30
<b>5. RESULTADOS</b> .....	32

5.1 Definición diseño metodológico de análisis .....	32
5.2 Análisis descriptivos exploratorios .....	36
5.2.1 Ensamblés de peces .....	36
5.2.2 Variables físicas naturales y antrópicas .....	39
5.2.2.1 Geomorfología .....	40
5.2.2.2 Usos de suelo .....	40
5.2.2.3 Efluentes industriales y domésticos .....	43
5.2.2.4 Barreras físicas .....	45
5.2.2.5 Calidad del agua .....	47
5.2.2.6 Variables hidrológicas .....	49
5.2.2.7 Todas las variables .....	51
5.3 Forzantes ambientales de los ensamblés de peces .....	53
5.3.1 Geomorfología.....	53
5.3.2 Usos de suelo.....	55
5.3.3 Efluentes industriales y domésticos.....	57
5.3.4 Barreras físicas .....	58
5.3.5 Calidad del agua .....	59
5.3.6 Variables hidrológicas .....	61
5.3.7 Todas las variables significativas .....	62
<b>6. DISCUSIÓN .....</b>	<b>65</b>
<b>7. CONCLUSIONES .....</b>	<b>80</b>
<b>8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>82</b>
<b>9. ANEXOS .....</b>	<b>101</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Listado de especies de peces descritas para la cuenca del río Biobío..7	
<b>Tabla 2.</b> Características geomorfológicas de cada ZPF de la cuenca del Biobío. .....	21
<b>Tabla 3.</b> Número de sitios de muestreos de peces disponibles para cada ZPF. .....	22
<b>Tabla 4.</b> Variables ambientales incluidas en el estudio. ....	27
<b>Tabla 5.</b> Número de sitios de muestreos de peces para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C .....	32
<b>Tabla 6.</b> Composición de los ensambles de peces en base a análisis de similitud porcentual (SIMPER).....	37
<b>Tabla 7.</b> Riqueza (S), índice de Margalef (d), índice de Pielou (J') e índice de Shannon (H').....	38
<b>Tabla 8.</b> Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para las variables geomorfológicas.....	53
<b>Tabla 9.</b> Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para los usos de suelo. ....	55
<b>Tabla 10.</b> Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para los efluentes.....	57
<b>Tabla 11.</b> Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para las barreras físicas.....	58
<b>Tabla 12.</b> Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para las variables de calidad del agua.....	59
<b>Tabla 13.</b> Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para las variables hidrológicas.....	61
<b>Tabla 14.</b> Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para todas las variables significativas.....	63

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> El bagre ( <i>Trichomycterus chiltoni</i> ) (a), la carmelita de Concepción ( <i>Percilia irwini</i> ) (b) y el tollo ( <i>Diplomystes nahuelbutaensis</i> ) (c) .....	6
<b>Figura 2.</b> Cuenca del río Biobío junto con sus 9 ZPFs. ....	20
<b>Figura 3.</b> Sitios de muestreo disponibles por cada ZPF presente en la cuenca del Biobío.....	23
<b>Figura 4.</b> Efluentes y barreras físicas contabilizadas para la cuenca del río Biobío .....	25
<b>Figura 5.</b> Análisis de clúster (a) y MDS (b) de los datos de peces asociados a las ZPFs 8 y 9.....	33
<b>Figura 6.</b> Análisis de clúster para la ZPF 8 (a) y MDS (b) de los datos de peces con los nuevos subgrupos .....	34
<b>Figura 7.</b> Tramos y sitios de muestreo de la ZPF 9 y los tres nuevos grupos 8-A, 8-B, 8-C .....	35
<b>Figura 8.</b> Composición de los ensambles de peces para cada uno de los grupos identificados en ambas ZPF .....	38
<b>Figura 9.</b> PCO variables geomorfológicas para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C .....	40
<b>Figura 10.</b> PCO porcentajes de usos de suelos para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C.....	42
<b>Figura 11.</b> PCO efluentes industriales y domésticos para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C .....	44
<b>Figura 12.</b> PCO barreras físicas para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C ....	46
<b>Figura 13.</b> PCO calidad del agua para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C... ..	48
<b>Figura 14.</b> PCO variables hidrológicas para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C .....	50
<b>Figura 15.</b> PCO todas las variables ambientales para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C.....	52
<b>Figura 16.</b> dbRDA DistLM variables geomorfológicas.....	54

**Figura 17.** dbRDA DistLM porcentajes de usos de suelo..... 56  
**Figura 18.** dbRDA DistLM calidad del agua ..... 60  
**Figura 19.** dbRDA DistLM todas las variables ambientales significativas ..... 64





## RESUMEN

En este estudio se analiza como las múltiples variables antropogénicas que operan en la cuenca del río Biobío explican la estructura de los ensamblajes de peces. Para ello, se utilizó como escala de análisis las Zonas de Procesos Funcionales (ZPFs), que corresponden a parches hidrogeomorfológicos homogéneos. La cuenca del río Biobío es un buen modelo de estudio, ya que presenta nueve ZPFs, una alta riqueza de especies y múltiples presiones de origen antrópico (cambios de usos de suelo, efluentes industriales y domésticos, presencia de barreras físicas, alteraciones de calidad del agua y del régimen de caudal, entre otras). Debido a la disponibilidad de datos de peces, los cuales provienen de muestreos preexistentes, se trabajó con las ZPFs dominantes (denominadas ZPFs 8 y 9). Se realizaron análisis de similitud porcentuales (SIMPER) para reconocer los ensamblajes de peces por ZPF y análisis de coordenadas principales (PCO) para analizar las variables ambientales. Para determinar las asociaciones significativas entre la estructura de los ensamblajes de peces y las variables ambientales se utilizaron modelos lineales basados en la distancia (DistLM).

La ZPF 9 presentó un ensamblaje característico, en tanto que en la ZPF 8 los ensamblajes resultaron heterogéneos, pudiendo identificarse tres sub grupos: 8-A (zona media-alta del río Laja y sitios singulares de los ríos Renaico, Malleco y Biobío), 8-B (zona baja del río Laja, río Vergara y cercanías de la confluencia entre los ríos Biobío y Vergara) y 8-C (zona alta del río Laja). Los ensamblajes de la ZPF 9 y el grupo 8-A resultaron muy similares, estando representados por *Percilia irwini*, *Trichomycterus areolatus* y *Oncorhynchus mykiss*. Este ensamblaje se asoció principalmente a variables (forzantes) naturales como la elevación y la presencia de bosque nativo. El grupo 8-C se encuentra compuesto mayoritariamente por *O. mykiss*, y en mucho menor grado, por *T. areolatus*. Este grupo se asoció a una combinación de forzantes naturales como la cantidad de

canales y forzantes antrópicas de efecto directo como la presencia de barreras aguas abajo y arriba. El grupo 8-B, compuesto principalmente por *Basilichthys microlepidotus*, *P. irwini*, *T. areolatus*, *Percichthys trucha* y *Gambusia hoolbroki*, se encuentra influenciado por forzantes antrópicas de efecto directo como lo son la temperatura, conductividad, nitrato y DQO; forzantes antrópicas indirectas como uso de suelo agrícola, plantaciones y urbano; y forzantes naturales como el ancho de valle y ancho de canal. Se evidenció una clara relación de asociación entre las forzantes físicas (naturales y antropogénicas) y la estructura de los ensambles de peces. Dichas asociaciones variaron según la ubicación espacial de cada ensamble dentro del gradiente de elevación en la cuenca. Los resultados demostraron que la posición longitudinal de las ZPFs dentro de la cuenca es relevante, por lo que las ZPFs por sí solas no fueron suficientes para explicar la distribución y estructura de los peces.

Se recomienda realizar un diseño de muestreo específico para los objetivos de la investigación, que abarque un mayor número de ZPFs en distintas zonas de la cuenca. Del mismo modo se propone combinar la dinámica de parches jerárquica (ZPFs) con su posición dentro de la red hídrica, incluyendo el Orden de Stralher de cada ZPF.

## 1. ANTECEDENTES Y MARCO TEÓRICO

### 1.1 La Síntesis del Ecosistema del Río y Zonas de Procesos Funcionales

Uno de los principales retos en la teoría ecológica es el entendimiento de los factores, mecanismos y procesos que influyen en la estructura de las comunidades naturales (Chase, 2007; Tilman, 2004). Los ríos pueden entenderse como la expresión final de un amplio rango de procesos geológicos, geomorfológicos, hidrometeorológicos, ecológicos y biológicos actuando en una variedad de escalas espaciales y temporales (Andreoli et al., 2019). Lejos de ser simples transportadores de agua, los arroyos y ríos son complejos ecosistemas donde la interacción tridimensional de caudal, substrato geológico, relieve, sedimentos y vegetación crean un número de siempre-cambiantes formas fluviales, las cuales proveen un mosaico de parches de hábitats para los organismos acuáticos y ribereños (Stanford et al., 2005). De esta forma, la estructura física de las redes fluviales gobierna el tipo, abundancia y el orden de las comunidades biológicas encontradas dentro de ellas (Thoms et al., 2018).

La interacción entre los componentes físicos y biológicos genera múltiples patrones espaciales que pueden ser analizados a distintas escalas (Thoms et al., 2017). Estas se pueden representar como gradientes continuos aguas abajo (Teoría del río Continuo; Vannote et al., 1980), o como un mosaico de zonas fluviales que difieren en largo, composición física y disposición espacial. Esto último fue lo que propuso Thorp et al. (2008) en su libro *“The Riverine Ecosystem Synthesis”* (“La Síntesis del Ecosistema del Río”). La Síntesis del Ecosistema del Río plantea las redes fluviales como una serie de Zonas de Procesos Funcionales (ZPFs), las cuales poseen atributos físicos intrínsecos (principalmente la geomorfología, patrones hidrológicos, condiciones ribereñas y clima) que influyen las características tanto dentro como a través de las redes fluviales (Thorp et al., 2006, 2008). Estas zonas se ubican en una escala espacial

intermedia entre el valle y el tramo, y ocurren repetidamente a lo largo de la dimensión longitudinal de los ecosistemas fluviales (Thoms et al., 2017).

Las ZPFs se delimitan y nombran en base a características estadísticamente derivadas del canal y del valle circundante, junto con información geológica y de precipitación (Thoms et al., 2018). El acercamiento por medio de ZPFs se desvía de la Teoría del río Continuo, donde se espera que los procesos ecológicos cambien por medio de patrones predecibles y clinales desde las cabeceras hasta las salidas de un canal fluvial (Maasri et al., 2019). Se ha demostrado que las ZPFs dentro de una red hídrica no tienden a seguir una progresión ordenada o clinal de ajustes morfológicos aguas abajo, con ZPFs repitiéndose a medida que bajamos en la red (Elgueta et al., 2019). De esta forma, cambios en el carácter hidrogeomorfológico de las redes fluviales pueden ser diversos y complejos más bien que lineales y predecibles (Thoms et al., 2017). Diferentes tipos de zonas varían espacialmente y temporalmente en la velocidad de sus caudales y en los patrones de sus pulsos, historias y regímenes. Las características del sustrato, la vegetación ribereña y acuática, y la química del agua responden a estas variables relacionadas con el clima como también a otros atributos geomórficos. Estos del mismo modo engendran diferencias en las composiciones de las comunidades bióticas, la complejidad trófica y la naturaleza de la mayoría de los procesos ecosistémicos, como el metabolismo del sistema, la espiral de nutrientes y el intercambio hiporreico (Thorp et al., 2006).

Se ha comprobado que existen relaciones discretas entre ZPFs y comunidades de peces (Elgueta et al., 2019), estando cada ZPF compuesta por una comunidad específica. Esto también se ha comprobado para comunidades específicas de macroinvertebrados y redes tróficas (Maasri et al., 2019; Thoms et al., 2017). Estos resultados se alinean a su vez con investigaciones previas que demostraban asociaciones entre ensambles de peces y la hidrogeomorfología en los sistemas fluviales (Boys & Thoms, 2006; DeLong et al., 2019).

Las ZPFs han sido sugeridas como la escala apropiada para el manejo fluvial, ya que describen las variaciones geomorfológicas y ecológicas de una red fluvial (Thorp et al., 2008). Debido a que la distribución de peces y su abundancia está fuertemente relacionada con las características de su ambiente físico y la escala del microhábitat (Gorman & Karr, 1978), tratar de evaluar el estatus de los ríos a la escala de redes podría fuertemente beneficiarse si las relaciones peces-hábitat se escalan al nivel de las ZPFs (Elgueta et al., 2019). Las ZPFs también pueden ayudar en el desarrollo de diseños de muestreo que incluyan los efectos antropogénicos por medio de comparaciones de sitios perturbados y de referencia dentro de la misma ZPF (Elgueta et al., 2019).

### **1.2 Impactos antrópicos en los ensamblajes de peces del río Biobío**

Los ecosistemas acuáticos son particularmente vulnerables a las alteraciones y perturbaciones de sus hábitats (Dudgeon et al., 2006; Pereira et al., 2010; Winemiller, 2018). Las diversas actividades antrópicas utilizan el recurso acuático como fuente para propósitos domésticos, industriales e irrigación en la cuenca, y en la asimilación de la carga municipal, industrial y residuos de la agricultura (Soldner et al., 2004; Wang et al., 2007), que si bien son servicios ambientales que ofrecen las cuencas hidrográficas, su sobreexplotación sin una adecuada gestión modifica las características físicas y químicas naturales de estos sistemas (Mancilla et al., 2009).

En términos de reflejar la salud de los ecosistemas fluviales, los organismos acuáticos no solamente son afectados por la carga contaminante, sino por las condiciones hidrobiológicas y de hábitat (Arman et al., 2019; Johnson & Ringler, 2014). De esta forma estos organismos pueden ser utilizados para obtener información valiosa acerca de los impactos de las distintas presiones y variables ambientales a las que se ven sometidos (Wu et al., 2020). Los peces ocupan la parte más alta de las redes tróficas de los ríos y el ciclo de vida de un pez es más largo que el de otros organismos (para algunas especies involucrando la

migración y uso de diversos tipos de hábitat a lo largo de la vida), por lo que pueden reflejar de forma general la salud de un ambiente ribereño (Huo et al., 2012; Zhao et al., 2019). Las principales amenazas para la biodiversidad de agua dulce incluyen la sobreexplotación de los recursos, la contaminación de las aguas, modificaciones del flujo, la degradación del hábitat y la invasión de especies exóticas (Dudgeon et al., 2006).

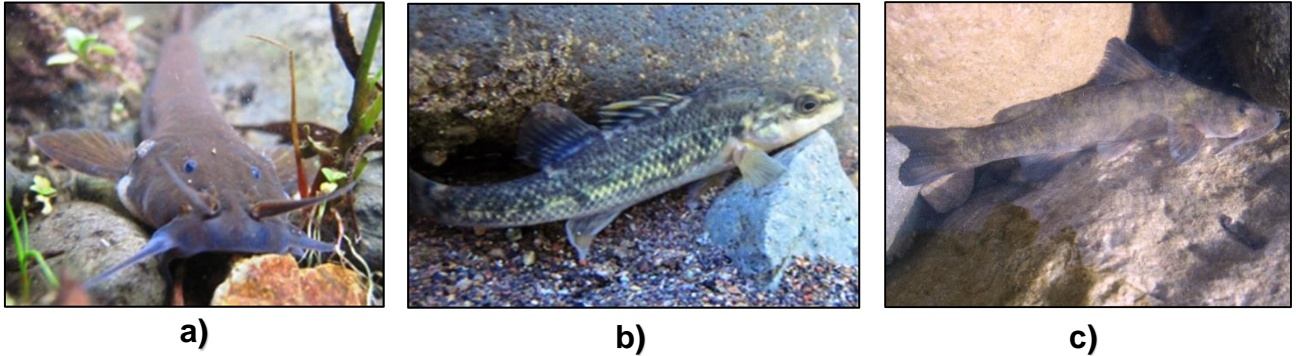
En el caso de Chile, los ecosistemas de agua dulce son de alta prioridad en conservación debido a sus extremadamente altos niveles de fauna endémica (82% de las especies de peces; Vila & Habit, 2015). Del mismo modo, la zona central del país es considerada un *hotspot* de biodiversidad global (Myers et al., 2000). Los peces nativos se caracterizan por tener rasgos ancestrales, como también por lo pequeño de sus tamaños corporales (Vila et al., 1999; Vila et al., 2006). Además, la mayoría de las especies de peces nativos chilenos exhiben bajas tolerancias frente a la degradación de sus hábitats como también estrechas distribuciones geográficas (Habit et al., 2006b). De las 45 especies de peces nativos que existen en Chile, el 78% se encuentran clasificadas en las categorías de mayor preocupación de conservación: “En peligro crítico” (una especie), “En peligro” (23 especies) y “Vulnerable” (12 especies). Este delicado estado de conservación de los peces nativos de aguas continentales, sumado a su alto endemismo e importancia social, ecológica y evolutiva, hacen que deba ser un conjunto de especies de enorme preocupación y cuidado (Habit et al., 2020).

Los ríos andinos en Chile son un excelente modelo para evaluar relaciones entre ensamblajes biológicos y ZPFs (Elgueta et al., 2019). Estos ríos son relativamente cortos y se caracterizan por una variedad de elevaciones a través de las cuencas que acomodan una diversidad de ZPFs. Drenan de este a oeste y forman un colectivo de cuencas paralelas distribuidas a través de un gradiente longitudinal (Campos, 1985; Marín et al., 2006), que experimentan múltiples estresores tanto naturales como antropogénicos (Aguayo et al., 2009). La cuenca hidrográfica del

Biobío corresponde a una de las cuencas de mayor superficie y caudal de Chile (24.260 km<sup>2</sup> y 960 m<sup>3</sup>/s de promedio anual en su desembocadura respectivamente; Parra et al., 2013). A nivel nacional representa un importante centro de desarrollo económico ligado al sector forestal, agropecuario, industrial (industrias de celulosa, metalúrgicas, químicas, de refinación de petróleo) e hidroeléctrico, constituyendo la principal fuente de suministro de energía a nivel nacional (Parra et al., 2013). Posee además un excepcional mosaico de hábitats y diversidad biológica sustentado en las características ambientales y geográficas que proporciona cada uno de sus ríos tributarios (Habit et al., 2020).

La cuenca del río Biobío alberga una gran diversidad biológica. Esta cuenca tiene el mayor número de especies que se ha descrito para un único sistema fluvial en todo el país (Dyer 2000; Vila et al., 1999), reflejada en el eslabón final de la cadena trófica, con 18 especies nativas de peces, de las cuales 6 se encuentran en peligro de extinción y 7 especies en estado vulnerable. Además en el mismo sistema habitan 5 especies introducidas (Habit et al., 2020). El listado de especies de peces presentes en la cuenca del Biobío se muestra en la Tabla 1.

De las especies que se han descrito casi exclusivamente en este sistema fluvial se cuentan *Trichomycterus chiltoni* (bagre), *Percilia irwini* (carmelita de Concepción) y *Diplomystes nahuelbutaensis* (tollo). Las dos primeras solo se encuentran además en la pequeña cuenca vecina del Río Andalién (la que fue en el pasado un tributario del río Biobío), y el tolo en la cuenca del río Imperial al sur del Biobío (Habit et al., 2020).



**Figura 1.** El bagre (*Trichomycterus chiltoni*) (a), la carmelita de Concepción (*Percilia irwini*) (b) y el tollo (*Diplomystes nahuelbutaensis*) (c).

Fuente: Pablo Reves L. Ministerio del Medio Ambiente.

Las intervenciones antrópicas, a nivel de cuenca hidrográfica, han generado riesgos para la protección y conservación del medio ambiente de estas especies principalmente por medio de: deforestación de laderas; erosión y pérdida de suelo; extracción de áridos; alteración del régimen hidrológico debido a la generación hidroeléctrica y abastecimiento para riego; y las fuentes difusas y puntuales que vierten a cuerpos receptores de la cuenca (Parra et al., 2009, 2013). Treinta por ciento de la cuenca está dedicada a la silvicultura (Grantham et al., 2013) y también el río es la principal fuente de agua potable para gran parte de las comunas aledañas. Posee un total de 326 localidades pobladas de las cuales 17 son ciudades y el resto lo conforman poblados de menor cantidad de habitantes junto con un número importante de 271 localidades rurales. La distribución de la población, urbana y rural, es ambientalmente relevante ya que guarda directa relación con la influencia de la población humana y sus actividades sobre la calidad del agua en el río Biobío y sus afluentes (Ministerio del Medio Ambiente, 2016). Entender como los impactos antrópicos en la cuenca del Biobío alteran los patrones naturales de abundancia y distribución de las comunidades biológicas a través del tiempo es muy importante para su conservación (Habit et al., 2006a).



**Tabla 1.** Listado de especies de peces descritas para la cuenca del río Biobío. Para cada especie se indica su clasificación taxonómica, nombre científico, nombre común, si presenta endemismo y su estado de conservación.

Familia	Especie	Nombre común	Endem.	Estado de cons.
<b>Especies nativas</b>				
Geotriidae	<i>Geotria australis</i> (Gray, 1851)	Lamprea de bolsa	No	Vulnerable
Mordaciidae	<i>Mordacia lapicida</i> (Gray, 1851)	Lamprea	Si	En peligro
Characidae	<i>Cheirodon galusdae</i> (Eigenmann, 1928)	Pocha	Si	Vulnerable
Nematogenyidae	<i>Nematogenys inermis</i> (Guichenot 1848)	Bagre grande	Si	Vulnerable
Trichomycteridae	<i>Bullockia maldonadoi</i> (Eingenmann, 1928)	Bagrecito	Si	En peligro
	<i>Trichomycterus areolatus</i> (Valenciennes, 1840)	Bagre	No	Vulnerable
	<i>Trichomycterus chiltoni</i> (Eingenmann, 1928)	Bagre	Si	En peligro y rara
Diplomystidae	<i>Diplomystes nahuelbutaensis</i> (Arratia, 1987)	Tollo	Si	En peligro
Galaxiidae	<i>Galaxias maculatus</i> (Jenyns, 1842)	Puye	No	Preocupación menor
	<i>Brachygalaxias bullocki</i> (Regan, 1908)	Puye chico	Si	Preocupación menor
	<i>Aplochiton zebra</i> (Jenyns, 1842)	Peladilla	No	En peligro
Atherinopsidae	<i>Basilichthys microlepidotus</i> (Jenyns, 1842)	Pejerrey	Si	Casi amenazado
	<i>Odontesthes mauleanum</i> (Steindachner, 1896)	Cauque	Si	Vulnerable
	<i>Odontesthes brevianalis</i> (Gunther, 1880)	Cauque de estuario	Si	Vulnerable
Percichthyidae	<i>Percichthys trucha</i> (Valenciennes, 1833)	Perca trucha	No	Preocupación menor
	<i>Percichthys melanops</i> (Girard, 1855)	Perca negra	Si	Vulnerable
Perciliidae	<i>Percilia irwini</i> (Eigenmann, 1928)	Carmelita de Concepción	Si	En peligro
Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	Lisa	No	Preocupación menor
<b>Especies introducidas</b>				
Salmonidae	<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)	Trucha arcoíris	-	-
	<i>Salmo trutta</i> (Linnaeus, 1758)	Trucha café	-	-
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i> (Linnaeus, 1758)	Carpa común	-	-
	<i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	Carpín	-	-
Poeciliidae	<i>Gambusia holbrooki</i> (Girard, 1859)	Gambusia	-	-

Fuente: Habit et al., (2020).

### **1.2.1 Cambios en el uso de suelo**

Los cambios en el uso de suelo son una de las amenazas principales para la biodiversidad en el mundo (Cooper et al., 2013) y es un factor determinante para la calidad de los ecosistemas de agua dulce (Cuevas et al., 2014). La vegetación ribereña influye en los ecosistemas acuáticos controlando los ciclos bioquímicos, influyendo en la calidad del agua, la carga orgánica, la carga de sedimentos, regulando la temperatura y actuando como buffers naturales (Fierro et al., 2017a). La disminución de la vegetación ribereña producto de cambios de usos de suelo puede alterar las redes tróficas y puede gatillar la pérdida de especies acuáticas (Fierro et al., 2015, 2016). En efecto, especies sensibles de peces y macroinvertebrados en ecosistemas mediterráneos de agua dulce en Chile han demostrado signos de declinación en sus poblaciones por estas razones (Fierro et al., 2017b; Figueroa et al., 2007). El reemplazo de vegetación nativa para agricultura o urbanización puede llevar también a un incremento de la temperatura, lo que se traduce a su vez en un aumento de la abundancia de especies de aguas cálidas (Dala-Corte et al., 2016), y la conductividad, lo que en adición al aumento de la carga de nutrientes puede llevar a un crecimiento excesivo de la biomasa de algas bentónicas (Miserendino et al., 2008). La deforestación también aumenta los efectos negativos de la agricultura intensiva sobre la calidad del agua (Castillo et al., 2013) y afecta la ictiofauna a través de variables como la alteración del flujo de nitrógeno y fósforo, la temperatura, las fuentes de energía y la sombra (Saalfeld et al., 2012).

Los mayores cambios en el uso de suelo en el Chile Mediterráneo en las últimas décadas se tratan de la transformación de vegetación nativa en praderas/matorrales para agricultura y plantaciones de árboles exóticos (Hernández et al., 2016). Cambios adicionales como la construcción de canales y la extracción de áridos también afectan las partes medias y bajas de las cuencas. Estas perturbaciones pueden alterar la geomorfología y la hidrología de

los ríos a medida que aumenta la exportación de sedimentos finos aguas abajo de las zonas de extracción (Zawiejska et al., 2015). Los sedimentos finos pueden afectar negativamente a la fauna de agua dulce (Wyzga et al., 2009), especialmente hábitats bentónicos utilizados por el bagre nativo chileno (*Trichomycterus areolatus*). Algunos peces pueden ver drásticamente disminuida su abundancia cuando sus sitios de desove se ven afectados por un exceso de sedimentos finos (Brown et al., 1998; Kondolf, 1997; Wyzga et al., 2009). La introducción de sedimentos finos también incrementa la acumulación de partículas y nutrientes (Mueller et al., 2013), lo que puede causar un aumento en el agotamiento del oxígeno debido a la descomposición aeróbica (Schlosser & Kallemeyn, 2000).

En el caso de la cuenca del río Biobío, en las últimas tres décadas alrededor de 300 mil hectáreas han experimentado cambios en el uso del suelo. Los usos del suelo que han sufrido las mayores pérdidas corresponden a la cobertura de nieves, matorrales y bosque nativo adulto (Corporación Nacional Forestal, 2015). En la cuenca del río Biobío, más del 40% de los cambios ocurridos entre 1997 y 2015 fueron producto del avance de las plantaciones forestales sobre terrenos agrícolas, matorrales y bosque nativo. La conjugación de las favorables condiciones edafoclimáticas y una agresiva gestión empresarial, han determinado un masivo establecimiento de plantaciones, constituidas principalmente por las especies introducidas *Pinus radiata* y *Eucalyptus globulus* (Figueroa et al., 2020).

### **1.2.2 Fragmentación y alteración de condiciones hidrológicas**

Las represas y embalses son vistos como una de las mayores causas de la pérdida y fragmentación de los hábitats de los ecosistemas fluviales (Nilsson et al., 2005). La cuenca del río Biobío es una cuenca altamente fragmentada por las centrales hidroeléctricas, lo que modifica el funcionamiento de procesos ecohidrológicos fundamentales, afectando la hidrología, los sedimentos, los

regímenes de temperatura, la morfología del canal, el ciclo de nutrientes, las interacciones con las llanuras aluviales y por consecuencia, impactando la biota fluvial (Díaz et al., 2019).

Las centrales de embalse funcionan en base a variaciones frecuentes y rápidas de caudal asociadas a los *peaks* de demanda de energía, las cuales pueden ser a lo largo del día o instantáneas. Este proceso se conoce como “*hydropeaking*” (operación de punta) y estas variaciones se traducen en alteraciones artificiales en el nivel del agua, velocidad del flujo, tensión de arrastre, la morfología fluvial y la calidad del agua (Carrion et al., 2017). Centrales de pasada funcionan bajo el principio de “*run of river*” (operación base), sin el almacenado de agua en su operación, las cuales por medio de obstrucciones del canal (principalmente por medio de presas) ayudan a regular los niveles de agua. Esto permite que una proporción del flujo sea desviada a un canal secundario y hacia una turbina, antes que sea devuelta al flujo principal aguas abajo (Anderson et al., 2014).

Las alteraciones en la magnitud y frecuencia de los caudales generada por la operación de las centrales provocan cambios en la disponibilidad y complejidad de hábitats, como también pérdida de la conectividad hidrológica, lo que a su vez desencadena sucesivas alteraciones en los patrones de historia de vida de las especies provocando reducciones en la supervivencia de individuos, poblaciones, comunidades y especies de biota acuática (Naiman et al., 2008.). Los ambientes lénticos aguas arriba de estas estructuras forman barreras ecológicas entre las regiones de fauna ribereñas (Abell et al., 2008), especialmente para las larvas y huevos de peces (Mu et al., 2014). Las cotas de aguas que han sido aumentadas en estas zonas reducen la variabilidad del flujo, la velocidad, la turbulencia e inducen la deposición de sedimentos finos (Csiki & Rhoads, 2010; Mueller et al., 2011). Las represas aguas abajo también obstruyen a los peces de migraciones de largas distancias, previniendo que estos completen su ciclo de vida e impactando la supervivencia de la población

(Pelicice et al., 2015). Barreras en las migraciones pueden restringir el acceso a hábitats críticos necesitados para la alimentación, el resguardo de depredadores, protección y desove (Gibson et al., 2005). Se ha demostrado también que pueden limitar el flujo de genes entre las poblaciones de aguas abajo y aguas arriba resultando en una baja diversidad genética y un incremento de la vulnerabilidad de estas poblaciones a los eventos extremos (Knaepkens et al., 2004; Link & Habit, 2015; McClure et al., 2008; Raeymaekers et al., 2009). La mayoría de los peces nativos chilenos no emprenden migraciones extensivas entre hábitats críticos claramente separados, aun así, el movimiento de los individuos y la información genética que cargan son extremadamente importantes para la viabilidad de la población (Wilkes et al., 2019). Esto fue recientemente reconocido para la especie endémica *Percilia irwini* (Valenzuela-Aguayo et al., 2019; Vivancos et al., 2020).

Las centrales hidroeléctricas alteran la magnitud y la intensidad de los pulsos estacionales de crecidas mientras que aumentan los pulsos diarios resultando en un estrés para los organismos acuáticos (Brittain & Saltveit, 1989). Se ha demostrado también que el cambio en el ancho y la velocidad de la corriente son factores que afectan la estructura de las comunidades de peces (Wu et al., 2020). A menudo se presenta una disminución de la riqueza y abundancia de especies de peces aguas abajo de plantas hidroeléctricas debido a las fluctuaciones en los niveles de canal (García et al., 2011; Habit et al., 2007). Por ejemplo, se ha demostrado que el *hydropeaking* incrementa la frecuencia de varamiento (Nagrodski et al., 2012) y reduce la abundancia de peces (Freeman et al., 2001).

La mayoría de las instalaciones hidroeléctricas y de extracción de aguas se encuentran concentradas en el Chile Mediterráneo (Lacy et al., 2017). La cuenca del río Biobío está clasificada como uno de los más grandes sistemas de ríos afectados por la fragmentación y el cambio en el régimen de caudales (Nilsson et al., 2005). Algunas centrales como las ubicadas en el curso principal del río

Biobío (Ralco, Pangue y Angostura) generan fuertes fluctuaciones diarias de caudal del río y en estos tramos la ictiofauna de hábitats de rápidos y pozas, típicos de ríos de montaña, ha sido reemplazada por peces característicos de ambientes de lagos (Habit et al., 2020). Se espera que la fragmentación de los sistemas fluviales andinos del país aumente severamente en el futuro, afectando la conectividad y funciones ecológicas, así como la resiliencia hacia otros estresores antropogénicos (Díaz et al., 2019). Se prevé también que las especies con la mayor distribución a través de las redes fluviales o las que se encuentren concentradas en las partes altas de los ríos sean las más afectadas por el futuro desarrollo hidroeléctrico en Chile, debido a que el potencial está principalmente concentrado en la zona de la cordillera de los Andes y el Valle Central (Laborde et al., 2020).

Otro uso relevante de la cuenca corresponde al de riego, con un caudal total cercano a los 220 m<sup>3</sup>/s y con una capacidad de riego de aproximadamente 220.000 ha. (Parra et al., 2009, 2013), lo cual incrementa las alteraciones de caudal estacionales generadas por la operación de los embalses (García et al., 2011). Los canales de riego extraen agua llevándolas incluso a otras cuencas (por ejemplo, el canal Laja-Duiguillín), reduciendo así la disponibilidad de hábitats para varias especies. El uso doméstico también representa uno de los más importantes donde los caudales de captación se cuantifican en 46.000.000 m<sup>3</sup>/año (Figueroa et al., 2020).

### **1.2.3 Contaminación y calidad del agua**

Las fuentes de contaminación pueden ser difusas o puntuales. Las fuentes de contaminación difusas están asociadas principalmente a escapes de nutrientes provenientes de la agricultura, los cuales pueden causar eutrofización en los cursos fluviales (Alfaro & Salazar, 2005; Fierro et al., 2012; Figueroa et al., 2003). En ecosistemas de agua dulce, la contaminación resultante por la agricultura puede incrementar la biomasa de algas y clorofila-a (Von Schiller et al., 2008).

También el nitrógeno total se correlaciona negativamente con el crecimiento y reproducción de las poblaciones de peces y, en consecuencia, causa cambios en las abundancias y distribuciones de las comunidades (Wang et al., 2016). En lo que respecta a las fuentes puntuales, las industrias de fabricación de papel y celulosa han sido apuntadas como las principales fuentes de polución en la cuenca del Biobío (Chamorro et al., 2013; Chiang et al., 2010; Gaete et al., 2000; Hernández et al., 2013; Karrasch et al., 2006; Orrego et al., 2006; Saavedra et al., 2014). Estas se encuentran localizadas desde Negrete hasta la desembocadura con tres plantas de celulosa: CMPC Pacífico, CMPC Santa Fe, CMPC Laja (Parra et al., 2009, 2013). El impacto de estas fuentes es particularmente alto cuando se ocupan compuestos clorados en el blanqueo de la celulosa, debido a que liberan un amplio rango de compuestos organoclorados hacia los ríos (por ejemplo, clorofenoles, bifenilos policlorados, dioxinas, furanos, etc.; Chiang et al., 2010; Karrasch et al., 2006). Los contaminantes pueden matar a los peces, afectar su fisiología reproductiva (van den Heuvel & Ellis, 2002) e incluso inducir proporciones de sexos más masculinamente dominados entre los embriones de peces (Larsson & Forlin, 2002). También se ha demostrado que las comunidades de peces presentan respuestas significativas a la presencia de iones cloro y flúor, y a cambios en el pH de las aguas (Wu et al., 2020). El exceso de nitrógeno y fósforo en estos efluentes también puede aumentar los procesos de eutrofización lo que lleva a condiciones anóxicas (Poole et al., 1977). Otros importantes efluentes industriales se derivan de la refinación de petróleo (ENAP Refinerías Biobío) y la producción de azúcar (IANSÁ S.A.; Parra et al., 2013). A pesar de las inversiones en actualización de sistemas de tratamientos, las fuentes puntuales industriales siguen siendo los mayores aportantes de contaminantes (aproximadamente 10 veces más que el aporte de tipo urbano en términos de la demanda química de oxígeno; Ministerio del Medio Ambiente, 2016).

En relación a los efluentes de las plantas de tratamiento de aguas residuales urbanas, si bien todas las ciudades dentro de la cuenca han implementado plantas de tratamiento de residuos (Parra et al., 2013), los tratamientos secundarios de estas no eliminan algunos compuestos xenobióticos los cuales son liberados a los ríos (Dai et al., 2014; Kwon & Rodríguez, 2014). Estos efluentes a su vez crean un patrón de decaimiento en la calidad del agua (altos niveles de coliformes fecales, nutrientes, demanda química de oxígeno e hidrocarburos) desde las partes altas a las partes bajas de los ríos (Parra et al., 2004).

#### **1.2.4 Introducción de especies exóticas**

La zona centro sur de Chile es la zona mediterránea con mayor cambio en su ictiofauna debido a la presencia de especies introducidas (Marr, 2010). Entre estas especies el grupo más exitoso en Chile, y también probablemente el que genera mayores impactos ecológicos, es el de los salmónidos (Arismendi et al., 2014; Soto et al., 2006). En el caso del Biobío, entre las especies de peces introducidas se cuentan *Oncorhynchus mykiss* (trucha arcoíris), *Salmo trutta* (trucha café), *Cyprinus carpio* (carpa común), *Carassius carassius* (carpín) y *Gambusia holbrooki* (gambusia). La presencia de las especies introducidas puede afectar a los peces nativos por medio de la depredación (Arismendi et al., 2012; Ibarra et al., 2011), segregación interactiva (Penaluna et al., 2009), solapamiento de microhábitats (Vargas et al., 2010) y cambios en las distribuciones locales (Arismendi et al., 2009; Habit et al., 2010). La coexistencia de estas con las especies nativas generalmente resulta en una disminución de la abundancia de las últimas (Copp et al., 2005; Rosenthal, 1980). Por ejemplo, peces de la familia Galaxiidae nativos se ven afectados por la interferencia trófica de los salmónidos, que además impactan a los peces locales por la toma de hábitats y los cambios de distribución (Habit et al., 2015; Vargas et al., 2010; Vargas et al., 2015). La gambusia por otro lado es una especie que se encuentra



restringida a aguas cálidas, y al igual que los salmónidos, su presencia tiene efectos negativos en la fauna nativa. Se ha demostrado que las gambusias ocupan los mismos tipos de hábitats que *Galaxias maculatus* (puye; Habit et al., 2010) y a su presencia en el Biobío se le atribuye la desaparición de *Brachygalaxias bullocki* de la cuenca (Habit et al., 2006b).

En lo que se refiere a su distribución en la cuenca, según lo expuesto por Habit et al. (2020), las truchas arcoíris se distribuyen desde los lagos de cabecera hasta el sector de Nacimiento junto con las zonas altas del río Laja; las truchas cafés se encuentran restringidas a las zonas altas de la cuenca; y las gambusias y carpas se encuentran actualmente desde la zona baja de la cuenca hasta Nacimiento. La especie que ha incrementado más su distribución en el río en los últimos años es la gambusia. Carpas y gambusias son especies características de malas condiciones ambientales, muy tolerantes y fuertemente impactantes a los ecosistemas que invaden. Por ello, el incremento de su distribución es un indicador importante de degradación de la ictiofauna del río Biobío (Habit et al., 2020).

## 2. HIPÓTESIS

Se ha comprobado previamente la existencia de relaciones específicas entre ensambles de peces y ZPFs, con cada ZPF difiriendo una de otra en su composición de peces. Junto con el hecho de que la cuenca del río Biobío se encuentra altamente intervenida (centrales hidroeléctricas, efluentes industriales y domésticos, cambios uso de suelo, etc.), se espera que se cumplan los siguientes enunciados:

- La composición de los ensambles de peces difiera en cada ZPF de la cuenca del río Biobío.
- La actividad antropogénica genere múltiples estresores, los cuales explican la composición y estructura de los ensambles de peces de la cuenca del río Biobío.



## 3. OBJETIVOS

### 3.1 Objetivo general

Evaluar los efectos de las actividades antropogénicas sobre los ensambles de peces a escala de Zonas de Procesos Funcionales (ZPFs) en la cuenca del río Biobío.

### 3.2 Objetivos específicos

- Caracterizar los ensambles de peces en ZPFs de la cuenca del río Biobío.
- Cuantificar variables antropogénicas a escala de ZPFs en el río Biobío.
- Determinar la relación de las actividades antropogénicas con los ensambles de peces del río Biobío a escala de ZPFs.

## 4. METODOLOGÍA

### 4.1 Área de estudio

La cuenca del río Biobío es la tercera más grande del país después de las cuencas de los ríos Loa y Baker. Esta tiene un área de captación de 24.260 km<sup>2</sup> y está ubicada entre 36° y 39° latitud sur. El 72% de la superficie de la cuenca está ubicada dentro de la región del Biobío, mientras el restante 28% se encuentra en la región de la Araucanía. La cuenca hidrográfica contiene sub cuencas sometidas a la influencia de distintos ambientes y factores geográficos, por lo tanto, la dinámica del sistema es muy variable desde el inicio de su curso hasta su desembocadura. Tiene su origen en la cordillera de los Andes (1500 metros sobre el nivel del mar) y fluye de este a oeste por 380 km antes de confluir con el océano pacífico (Valdovinos & Parra, 2006).

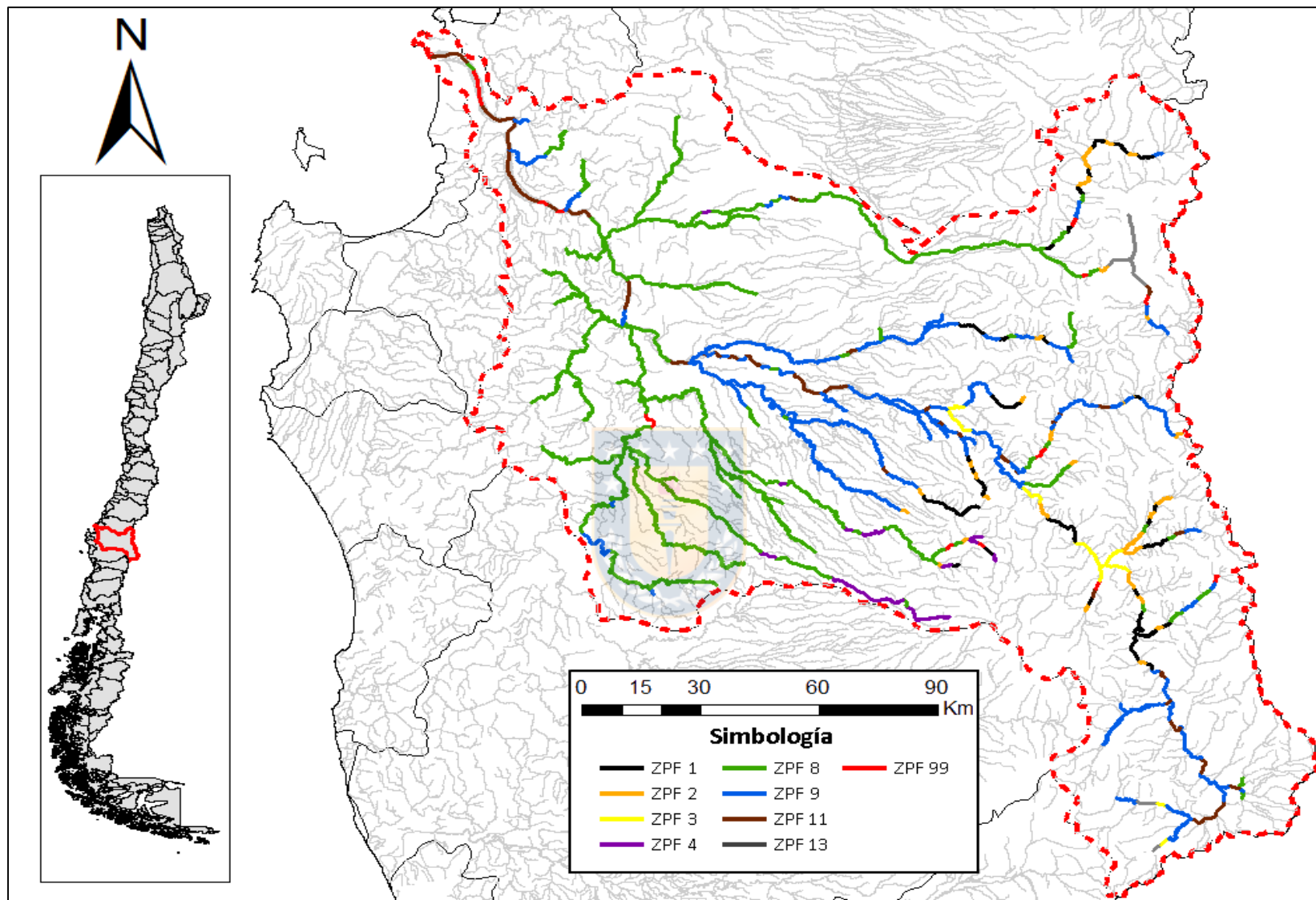
Se caracteriza por un clima templado con influencias mediterráneas y una media de precipitaciones que varía desde los 1200 hasta los 4000 mm. El régimen hidrológico de la hoya en el alto Biobío es más bien nival, pero ya en el curso medio al recibir aportes pluviales pasa a régimen mixto (Valdovinos & Parra, 2006). La red fluvial es considerada altamente vulnerable al cambio climático debido a los aumentos de temperaturas proyectados y la disminución de las precipitaciones en las próximas décadas (Panel Intergubernamental para el Cambio Climático, 2015). En términos de calidad de agua, el río exhibe aguas oligotróficas, caracterizadas por bajas concentraciones de nutrientes (fósforo y nitrógeno), bajas concentraciones de sólidos suspendidos, conductividad menor que 120  $\mu$ S y según su pH son consideradas aguas neutras a ligeramente alcalinas (Parra et al., 1993).

En lo que respecta a su geomorfología, según Habit et al. en preparación, la cuenca del río Biobío presenta 9 ZPFs (Tabla 2), distribuidas desde aguas arriba a aguas abajo sin seguir un patrón longitudinal ordenado (Figura 2). Según la modalidad del cálculo de estas ZPFs, cada una de estas se encuentra

conformada por sub tramos de 2,5 km en promedio. En las zonas más altas de la red hídrica se encuentran las ZPF 1 y 2 (806 y 893 m.s.n.m en promedio respectivamente), que corresponden a ríos angostos (32 y 38 m de ancho), parcialmente confinados, con altas pendientes laterales (20,13 y 20,05) y aguas abajo (9,73 y 8,54), que también presentan alta sinuosidad (1,21 y 1,18). La ZPF 3 se encuentra asociada a las zonas inundadas por los embalses Angostura, Ralco y Pangue. Posee canales anchos (507,5 m), confinados, con altas pendientes hacia abajo (12,2) y poco sinuosos (1,1). La ZPF 4 tiene la particularidad que se encuentra principalmente en las zonas altas de los ríos Malleco y Renaico (481,6 m.s.n.m en promedio), con altas pendientes laterales (17,93) y aguas abajo (12,6), canales angostos (28,32 m), confinados y con alta sinuosidad (1,2). Las ZPF 8 y 9 son las más abundantes en toda la red (1085 y 676 km respectivamente). La ZPF 8 se encuentra asociada a la zona media-baja de la cuenca (244,1 m.s.n.m en promedio), principalmente a tributarios como el río Laja, Vergara, Malleco y Renaico. Posee bajas pendientes (8,33 de pendientes laterales y 5,6 de pendiente aguas abajo), canales parcialmente confinados conformados por secuencias intrusivas y volcánicas, y alta sinuosidad (1,3). La ZPF 9 por su parte se encuentra en la zona media-alta del curso principal y los tributarios asociados a este, como es el río Quilme, Lirquén, Huequecura, entre otros (492,5 m.s.n.m en promedio). Al igual que la ZPF 8 posee bajas pendientes (8,54 de pendientes laterales y 4,26 de pendiente aguas abajo) y alta sinuosidad (1,26). A diferencia de esta, posee ríos no confinados y parcialmente confinados conformados por secuencias sedimentarias. La ZPF 11 se encuentra en la red asociada a zonas cercanas a la desembocadura y distribuida uniformemente en las mismas zonas que la ZPF 9 pero con menor densidad (366,6 m.s.n.m en promedio). Se caracteriza por bajas pendientes (6,415 de pendientes laterales y 3,84 de pendiente hacia aguas abajo), canales anchos (620,6 m) y baja sinuosidad (1,11). La ZPF 13, de forma parecida a lo que sucede con la ZPF 3, se encuentra asociada exclusivamente a cuerpos de agua como lo

son la laguna del Laja, y los lagos Galletúe e Icalma. Poseen bajas pendientes laterales (5,23), alto ancho de canal (1888 m), canales confinados y baja sinuosidad (1,02). Por último, la ZPF 99 es una amalgamación de todos los subgrupos restantes que representan al < 1% de los grupos.





**Figura 2.** Cuenca del río Biobío junto con sus 9 ZPFs. Se aprecia que las ZPFs dominantes son las 9 y 8.

Fuente: Elaboración propia.

**Tabla 2.** Características geomorfológicas de cada ZPF de la cuenca del Biobío. Cada una fue promediada en base a las variables utilizadas en el cálculo de las ZPFs.

ZPF	Elevación (m.s.n.m)	Pendiente abajo	Pendientes laterales	Ancho de canal (m)	Ancho de valle (m)	Secuencias geológicas	Confinamiento	Sinuosidad cauce	Ubicación	Total de Km
1	806,89	9,73	20,13	32,15	231,04	Volcano-sedimentarias	Parcialmente confinado	1,21	Zonas altas de la cuenca del Biobío.	146,35
2	893,5	8,54	20,05	38,01	212,3	Volcánicas y volcano-sedimentarias	Parcialmente confinado	1,18	Zonas altas de la cuenca del Biobío.	98,32
3	619,133	12,2	15,845	507,15	739,6	Volcano-sedimentarias	Confinado	1,1	Zonas de embalses Angostura, Pangué y Ralco.	69,86
4	481,6	12,6	17,935	28,32	212,2	Volcánicas	Confinado	1,2	Zonas medias-altas de ríos Malleco y Renaico.	69,04
8	244,1	5,6	8,33	78,02	1169	Intrusivas y volcánicas	Parcialmente confinado	1,3	Tributarios de la zona baja de la cuenca del Biobío, principalmente río Laja, Guaqui, Vergara, Malleco y Renaico.	1085,21
9	492,5	4,26	8,54	50,52	858,9	Sedimentarias	No confinado y parcialmente confinado	1,27	Zonas medias-altas del curso principal de la cuenca del Biobío y tributarios como Duqueco, Bureo, Mulchén, Lirquén, Quilme, Huequecura y Queuco.	676,59
11	366,6	3,84	6,415	620,6	2138	Sedimentarias	Parcialmente confinado	1,11	Curso principal de la cuenca del Biobío, incluyendo desembocadura y zonas medias-altas.	163,33
13	1343	0	5,23	1888	2955	Volcano-sedimentarias	Confinado	1,02	Laguna del Laja, y lagos Galletué e Icalma.	80,98
99	514,6	3,6	10,325	510	1974	Intrusivas, sedimentarias y volcánicas	Parcialmente confinado	1,13	Distribuido uniformemente en la cuenca, principalmente en zonas altas.	60,21

Fuente: Elaboración propia.

## 4.2 Fuentes de información de los componentes bióticos y abióticos

Se trabajó con distintas bases de datos asociados a la cuenca del río Biobío, en las que se cuenta información de peces, ZPFs, usos de suelo, efluentes industriales y domésticos, barreras físicas, calidad del agua y variables hidrológicas. El listado de variables se presenta en la Tabla 4.

### 4.2.1 Datos de peces

Para el caso de las bases de datos de peces, se utilizaron datos obtenidos de distintos muestreos realizados por el Centro EULA, que abarcan los años 1996, 2006 y desde el 2016 hasta 2020. Entre las artes de pesca utilizadas en la obtención de estos datos, la más utilizada fue la pesca eléctrica, pero se cuentan también el uso de red de arrastre, espinel y red agallera.

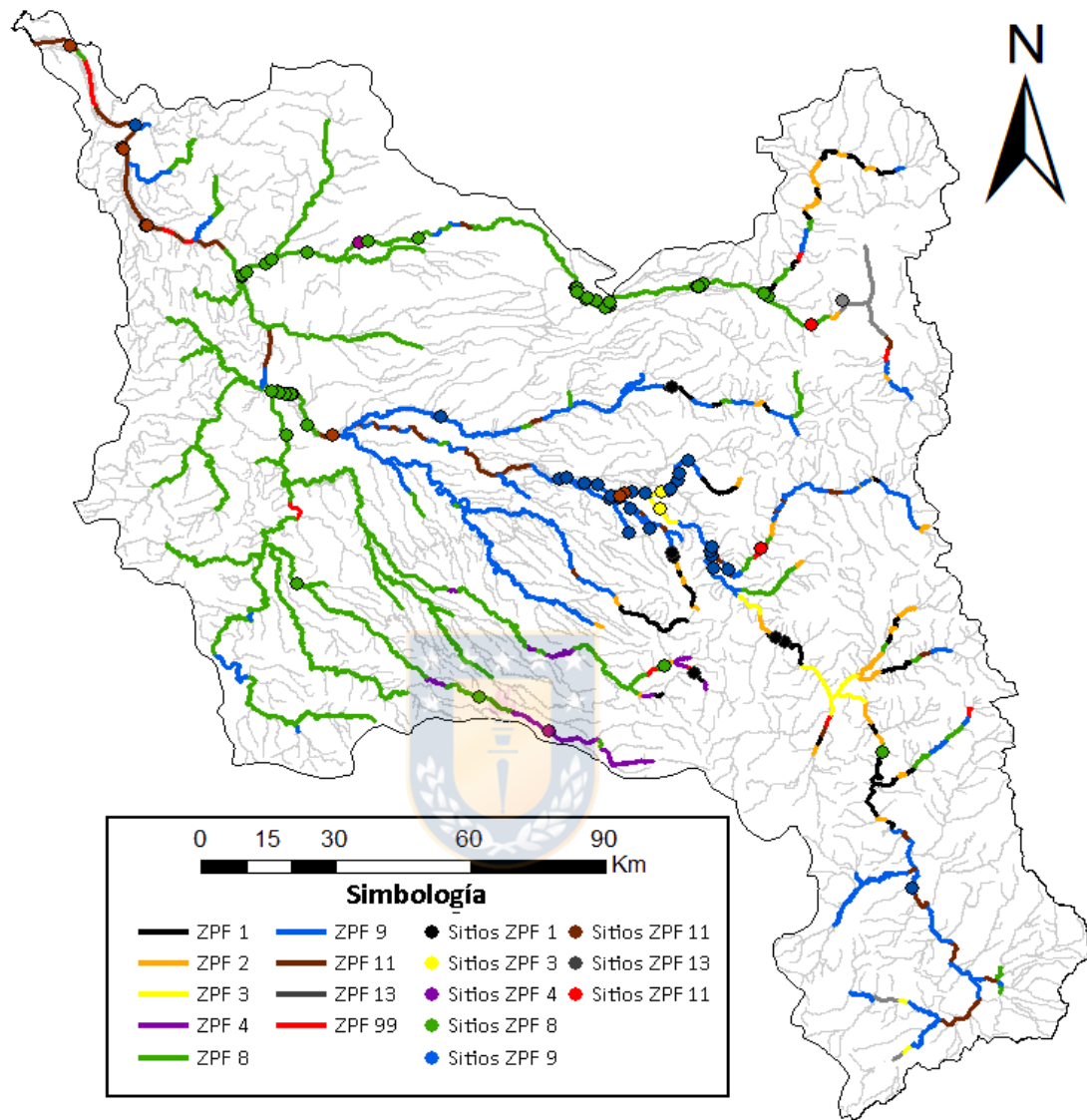
La cantidad de sitios de muestreo por ZPF se muestra a continuación en la Tabla 3. En la Figura 3 se muestra la distribución espacial de los sitios en la cuenca del Biobío. Los sitios abarcan desde zonas cercanas a la desembocadura, pasando por los principales tributarios del curso principal (ej. río Laja, Vergara, Duqueco, Quilme, Huequecura, entre otros), hasta las zonas altas cordilleranas de la cuenca del Biobío. No se presentaban sitios para la ZPF 2.

**Tabla 3.** Número de sitios de muestreos de peces disponibles para cada ZPF.

ZPF	Sitios
1	4
3	2
4	2
8	37
9	25
11	8

Fuente: Elaboración propia.





**Figura 3.** Sitios de muestreo disponibles por cada ZPF presente en la cuenca del Biobío.

Fuente: Elaboración propia.

#### 4.2.2 ZPFs y geomorfología

En el caso de las ZPFs, estas se encontraban calculadas previamente, proviniendo del proyecto Fondecyt “*Chilean river ecosystems: Human pressures and resilience*”. Se utilizaron las mismas variables geomorfológicas usadas en el

cálculo de estas ZPFs, las cuales se encuentran asociadas a los tramos de 2,5 km con los cuales están conformadas estas últimas. Las variables geomorfológicas utilizadas se presentan en la Tabla 4.

#### **4.2.3 Usos de suelo**

En el caso de los usos de suelo, se utilizaron los últimos catastros realizados por la Corporación Nacional Forestal (CONAF) para cada región: 2015 para la VIII región, y 2014 para la IX región. El cálculo se realizó con ArcGIS versión 10.4 (ESRI, 2015), por medio de la aplicación de buffers de 2 km a cada sitio de muestreo, los cuales luego se utilizaron para cortar los *shapefiles* de usos de suelo. Finalmente se calcularon las áreas para cada clasificación de cada nuevo *shapefile* resultante del corte. Los porcentajes de usos de suelo utilizados se presentan en la Tabla 4.

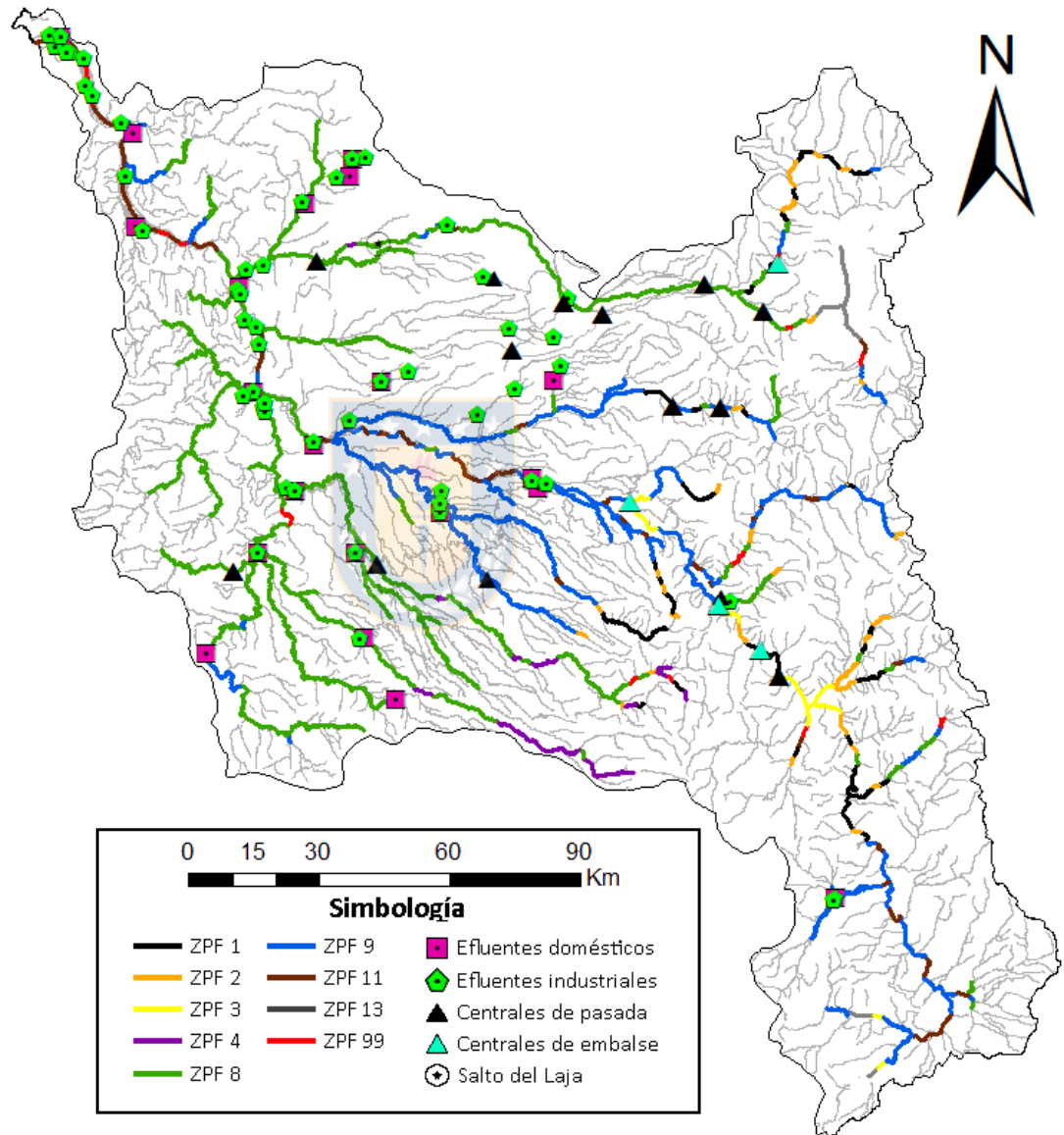
#### **4.2.4 Efluentes industriales y domésticos**

Los efluentes industriales y domésticos fueron recopilados desde la Superintendencia de Servicios Sanitarios (SISS). Como variables, se utilizó la distancia en kilómetros hacia los efluentes industriales y domésticos aguas arriba más cercanos, y también la razón entre el número de efluentes domésticos e industriales aguas arriba dividido por el largo total de la red hídrica aguas arriba en kilómetros. La ubicación de los efluentes en la cuenca se presenta en la Figura 4.

#### **4.2.5 Barreras físicas**

Para las barreras físicas, se utilizaron las mismas contabilizadas por Díaz et al. (2019) para el escenario 2018. Se consideró como barreras físicas aquellas que obstruían completamente la sección transversal del río (el ancho de la barrera era igual al ancho del canal) como también aquellas barreras hidroeléctricas con una capacidad de generación mayor a 3 MW. Se utilizó como variables la distancia en kilómetros hacia la barrera aguas abajo y arriba más cercana, y

también la razón entre el número de barreras aguas arriba o aguas abajo, dividida por el largo total de la red hídrica en kilómetros aguas arriba o abajo según correspondiese. La ubicación de las barreras físicas en la cuenca se presenta en la Figura 4.



**Figura 4.** Efluentes y barreras físicas contabilizadas para la cuenca del río Biobío.

Fuente: Elaboración propia.

#### 4.2.6 Calidad del agua

Para calidad del agua, se utilizaron los datos *in-situ* de calidad del agua tomados en los distintos muestreos de peces, y también datos del monitoreo de calidad del agua asociados a la Norma Secundaria de Calidad Ambiental del Río Biobío (D.S. N°9/2015 del Ministerio del Medio Ambiente) realizados por el centro EULA, que datan desde el año 1994 hasta el 2019. La información de calidad del agua *in-situ* se complementó con la información de los monitoreos de la norma secundaria, los cuales están asociados a distintas áreas de vigilancia en el río Biobío. Las variables de calidad del agua utilizadas se presentan en la Tabla 4.

#### 4.2.7 Variables Hidrológicas

En el caso de las variables hidrológicas, se trabajó con los caudales instantáneos diarios obtenidos de la red hidrométrica de la Dirección General de Aguas (DGA) y con estos se calcularon distintos índices hidrológicos a corto y largo plazo. Se utilizó la metodología de transposición de caudales para obtener los valores para cada sitio de muestreo, de esta forma también obteniendo valores para sitios en zonas sin estaciones fluviométricas. La fórmula de la transposición de caudales se muestra a continuación:

$$Q_{\text{sitio muestreo}} = Q_{\text{estación fluviométrica}} * \frac{\text{Área drenaje sitio muestreo}}{\text{Área drenaje estación fluviométrica}}$$

Los índices hidrológicos utilizados finalmente se presentan en la Tabla 4 a continuación.

**Tabla 4.** Variables ambientales incluidas en el estudio. La clasificación de escala en la tabla hace referencia a la escala temporal o espacial dependiendo de la variable. El guion en la tabla significa que la variable es adimensional.

<b>Dominio</b>	<b>Variable</b>	<b>Unidad</b>	<b>Escala</b>
Geomorfología	Elevación	m	Cuenca
	Geología	-	Cuenca
	Precipitación promedio anual	mm	Cuenca
	Pendiente izquierda del valle	-	Valle
	Pendiente derecha del valle	-	Valle
	Pendiente hacia abajo del valle	-	Valle
	Ancho promedio del fondo del valle	m	Valle
	Ancho promedio del valle	m	Valle
	Razón de valle (entre el ancho valle y el ancho del fondo del valle)	m	Valle
	Confinamiento	-	Valle
	Sinuosidad del cauce	-	Canal
	Sinuosidad de la banda del canal	m	Canal
	Longitud banda de canal	m	Canal
	Ancho de canal	m	Canal
	Clase de forma de canal	-	Canal
	Cantidad de canales	-	Canal
	Uso de suelo	% Agrícola	-
% Plantaciones		-	Sitio
% Urbano		-	Sitio
% Bosque Nativo		-	Sitio
Efluentes industriales y domésticos	Distancia al efluente industrial aguas arriba más cercano	-	Cuenca
	Distancia al efluente doméstico aguas arriba más cercano	-	Cuenca
	Razón número de efluentes industriales por largo aguas arriba	-	Cuenca
	Razón número de efluentes domésticos por largo aguas arriba	-	Cuenca
Barreras físicas	Distancia a la barrera aguas arriba más cercana	-	Cuenca
	Distancia a la barrera aguas abajo más cercana	-	Cuenca
	Razón número de barreras por largo aguas arriba	-	Cuenca
	Razón número de barreras por largo aguas abajo	-	Cuenca
Calidad del agua	Temperatura	°C	In situ y á. de vigilancia
	pH	-	In situ y á. de vigilancia
	Conductividad	µS/cm	In situ y á. de vigilancia
	O <sub>2</sub>	mg/L	In situ y á. de vigilancia
	P total	mg/L	Á. de vigilancia
	N total	mg/L	Á. de vigilancia
	Nitrito	mg/L	Á. de vigilancia
	Nitrato	mg/L	Á. de vigilancia
	Ortofosfato	mg/L	Á. de vigilancia
	DQO	mg/L	Á. de vigilancia
AOX	mg/L	Á. de vigilancia	
Hidrología	Fluctuaciones de caudal sub diarias	-	Sub diario
	Tasa promedio de incremento de caudal	m <sup>3</sup> /s*hr	Sub diario

Tasa promedio de descenso de caudal	m <sup>3</sup> /s*hr	Sub diario
Coeficiente de variación en términos de incremento de caudal diario	-	Sub diario
Coeficiente de variación en términos de descenso de caudal diario	-	Sub diario
Caudal mínimo en 24 hrs.	m <sup>3</sup> /s	Sub diario
Caudal máximo en 24 hrs.	m <sup>3</sup> /s	Sub diario
Caudal delta diario	m <sup>3</sup> /s	Sub diario
Desviación estándar del caudal diario	m <sup>3</sup> /s	Sub diario
Reversión negativa	-	Sub diario
Reversión positiva	-	Sub diario
Promedio de caudal diario	m <sup>3</sup> /s	Diario
Mediana de caudal diario	m <sup>3</sup> /s	Diario
Asimetría de caudal diario	-	Diario
Rangos de caudales diarios (10/90th)	-	Diario
Rangos de caudales diarios (25/75th)	-	Diario
<i>Spreads</i> de caudales diarios (10/90th)	-	Diario
<i>Spreads</i> de caudales diarios (25/75th)	-	Diario
Caudal máximo anual de 1/3/7/30/90 días	m <sup>3</sup> /s	Largo plazo
Caudal mínimo anual de 1/3/7/30/90 días	m <sup>3</sup> /s	Largo plazo

Fuente: Elaboración propia.

### 4.3 Definición diseño metodológico de análisis

Sobre la base de la cantidad de sitios de muestreo de peces disponibles, se trabajó solo con las ZPFs 8 y 9, ya que en las demás ZPFs la información era muy escasa (Tabla 3).

El análisis estadístico en los ensambles de peces fue basado en la abundancia, cuyos datos fueron estandarizados y se les aplicó una transformación por raíz cuadrada. La estandarización fue utilizada para reducir el sesgo de los esfuerzos y artes de pesca, y la transformación por raíz cuadrada para reducir el peso de las especies más dominantes dentro del análisis estadístico. El índice de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957) fue utilizado como la medida de disimilitud para el cálculo de la matriz de semejanza debido a que es recomendado para datos biológicos.

Se utilizó un ordenamiento de escalamiento multidimensional (MDS) para representar el comportamiento de la nube de datos. En el caso de que los ensambles de peces no respondan de la forma esperada, se utilizarán análisis

de clúster para generar nuevas subdivisiones dentro de las ZPFs y realizar los análisis estadísticos en base a estas últimas.

#### **4.4 Análisis exploratorios descriptivos en los ensambles de peces y variables ambientales**

Se realizaron análisis descriptivos previos tanto para los ensambles de peces como para las variables ambientales utilizadas. En ambos casos se realizaron análisis permutacionales de varianza (PERMANOVA; Anderson, 2017) para determinar la diferenciación entre los distintos ensambles de peces y entre sus distintas características ambientales.

Para el caso de los peces, se utilizaron análisis de similitud porcentual (SIMPER), ya que estos permiten obtener la composición y determinar las especies con la mayor contribución a la diferencia entre los grupos (Clarke & Warwick, 2006). En adición, se calcularon parámetros comunitarios en los que se cuentan el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ; Shannon & Beaver, 1949), el índice de riqueza de Margalef ( $d$ ; Margalef, 1958) y el índice de igualdad de especies de Pielou ( $J'$ ; Pielou, 1969).

Para las distintas variables ambientales, se realizaron análisis de coordenadas principales (PCO) para representar el comportamiento de la nube de datos asociados a los distintos tipos de variables. Estos se realizaron en base a una normalización previa de los datos, y matrices de resemananzas bajo distancia euclidiana, ya que este índice de disimilitud es recomendado para variables continuas (Clarke & Warwick, 2006). La única excepción fueron las variables geomorfológicas, cuyo PCO fue realizado bajo el índice de Gower sin normalización previa, ya que este índice es recomendado para cuando se incluyen variables categóricas o semi-continuas (Legendre & Legendre, 2012).

#### 4.5 Forzantes ambientales de los ensamblajes de peces

Para determinar las principales variables ambientales que explican la variabilidad en los ensamblajes de peces se realizó un análisis usando modelación lineal basada en la distancia (DistLM) con selección de variables tipo paso a paso (*stepwise*), usando un criterio de selección de  $R^2$  ajustado y corriendo con 9999 permutaciones (Anderson, 2001; McArdle & Anderson, 2001). DistLM es un análisis de regresión multivariada que usa permutación para probar la fuerza y significancia de las relaciones entre variables predictoras (ej. porcentajes de usos de suelo, número de efluentes, número de barreras, etc.) y variables ecológicas (estructura de los ensamblajes a un nivel de organización dado). En base a los resultados de los *marginal test* asociados a los DistLM, se calcularon razones de significancia para cada variable. La razón de significancia representa la proporción de variables significativas en relación al número total de variables utilizadas. Para la ordenación y visualización de los modelos obtenidos por medio del DistLM se utilizaron análisis de redundancia basados en la distancia (dbRDA).

Previo a la realización de estos análisis, se comprobaron las correlaciones que podrían existir entre las múltiples variables ambientales. Como criterio se utilizó que si existían variables que tuvieran un valor de correlación mayor a 0.9, se eliminaría una de ellas y se mantendría la otra. También a cada variable ambiental se le aplicó previamente una transformación para corregir las dispersiones sesgadas evidenciadas a través de los gráficos de Draftsman. Entre estas se cuentan la raíz cuadrada, raíz cuarta,  $\log(x+1)$  y valor absoluto (para el caso de datos con solo valores negativos). En el Anexo 1 se muestran finalmente las variables utilizadas junto con las correlaciones y transformaciones aplicadas.

Para el caso de las variables de calidad del agua, existían sitios de muestreo que no poseían datos de calidad *in-situ* ni datos asociados a las áreas de vigilancia de la Norma Secundaria de Calidad Ambiental del Río Biobío (D.S. N°9/2015 del



Ministerio del Medio Ambiente). En estos casos se procedió a realizar un relleno de datos basados en la herramienta MISSING en PRIMER, la cual por medio del algoritmo de esperanza-máxima probabilidad (EM: *expectation maximum likelihood algorithm*) asume un modelo de distribución multi-normal para los datos.

Los análisis estadísticos se realizaron con PRIMER v6 con su extensión PERMANOVA+ (Anderson et al., 2008).



## 5. RESULTADOS

### 5.1 Definición diseño metodológico de análisis

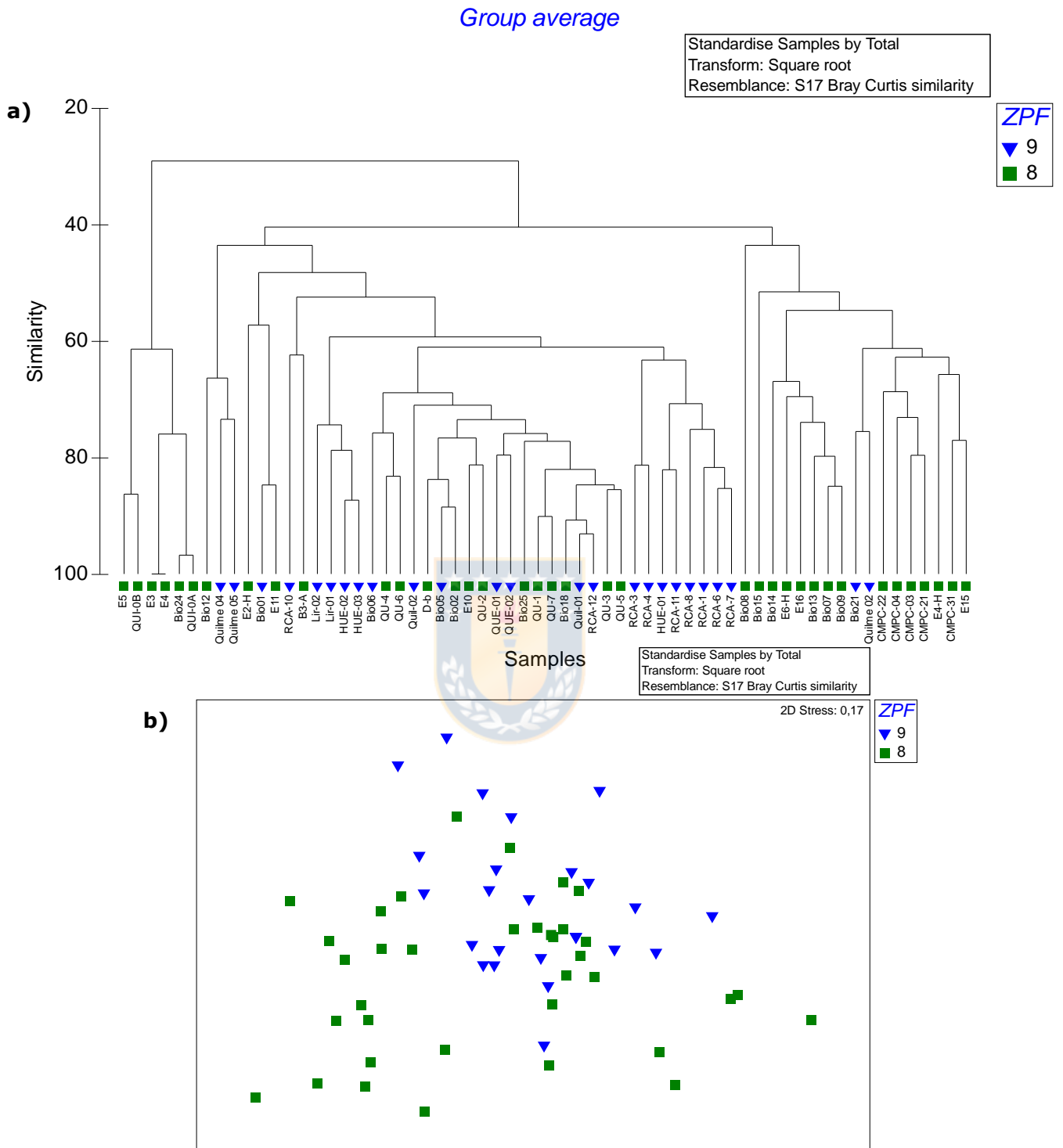
El comportamiento de la nube de datos de peces de la ZPF 8 en el análisis de clúster y en el MDS (Figura 5) resultó muy similar al de la ZPF 9. Los ensambles de peces no respondieron exactamente a las ZPFs, sino más bien se agruparon de manera diferente. Debido a esto se decidió subdividir el grupo de datos de la ZPF 8. Para ello se realizó un análisis de clúster solo para la ZPF 8 en el cual la subdivisión se hizo al 45% de similitud (Figura 6), obteniéndose así 3 nuevos grupos asociados. De esta forma finalmente se trabajó con la ZPF 9, y la ZPF 8 subdivida en tres grupos: 8-A, 8-B y 8-C. La cantidad de sitios de muestreo para cada uno de estos grupos se muestra en la Tabla 5.

La localización de los sitios de muestreo en la cuenca con estas nuevas clasificaciones se muestra en la Figura 7. Los sitios de la ZPF 9 están asociados a la zona media-alta del río Biobío junto con tributarios como el río Lirquén, Quilme, Huequecura, Queuco y Duqueco. Los sitios del grupo 8-A están concentrados principalmente en las cercanías de la central hidroeléctrica Quilleco en el río Laja, junto con sitios singulares en el río Malleco, Renaico y Biobío. Los sitios del grupo 8-B se encuentran en las zonas bajas del río Laja, en zonas cercanas a la confluencia entre el río Biobío y Vergara, y zonas del río Vergara y Malleco. Los sitios del grupo 8-C se encuentran exclusivamente en las zonas altas del río Laja.

**Tabla 5.** Número de sitios de muestreos de peces para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C.

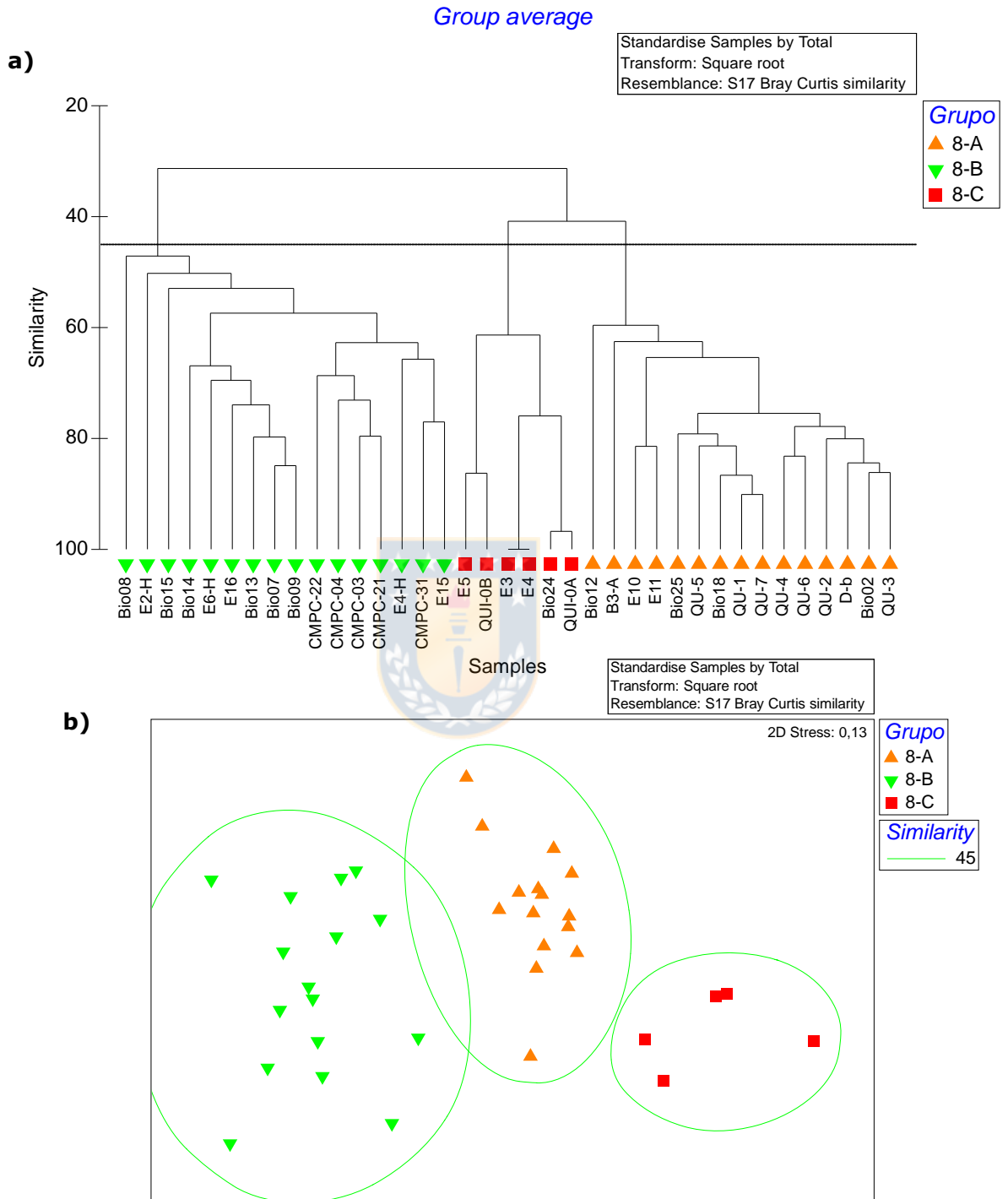
<b>Grupo</b>	<b>Sitios</b>
ZPF 9	25
8-A	16
8-B	15
8-C	6

Fuente: Elaboración propia.



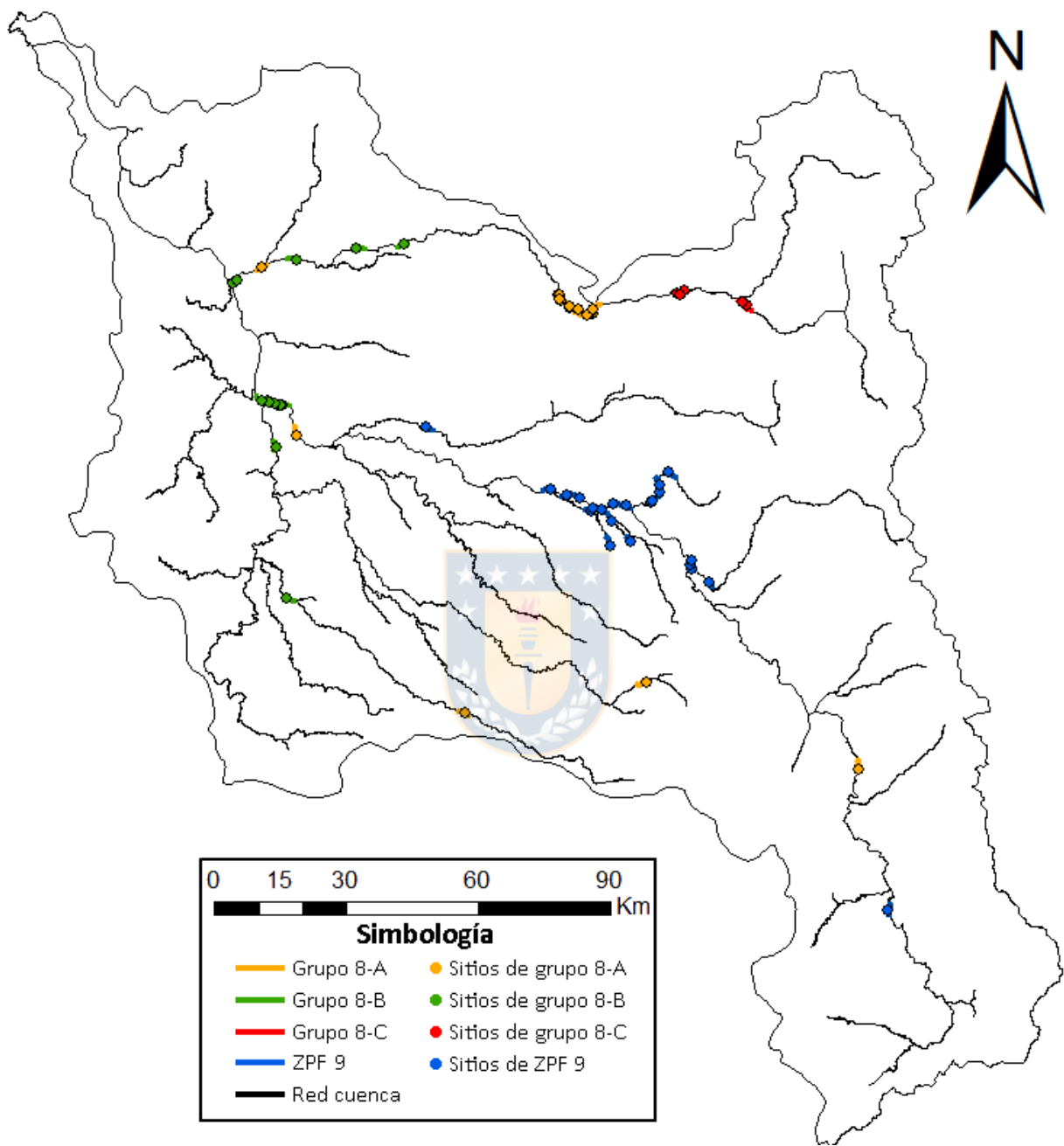
**Figura 5.** Análisis de clúster (a) y MDS (b) de los datos de peces asociados a las ZPFs 8 y 9. Se observa que datos de la ZPF 8 (verdes) se comportan parecidos a los de la ZPF 9 (azul).

Fuente: Elaboración propia.



**Figura 6.** Análisis de clúster para la ZPF 8 (a) y MDS (b) de los datos de peces con los nuevos subgrupos. El corte para el clúster se realizó al 45% de similitud dando 3 grupos: 8-A, 8-B y 8-C.

Fuente: Elaboración propia.



**Figura 7.** Tramos y sitios de muestreo de la ZPF 9 y los tres nuevos grupos 8-A, 8-B, 8-C.

Fuente: Elaboración propia.

## 5.2 Análisis descriptivos exploratorios

### 5.2.1 Ensamblajes de peces

Un total de doce especies nativas y cinco especies introducidas se contabilizaron en total para los cuatro grupos (Anexo 2). Se observaron diferencias significativas entre los cuatro grupos en base a su composición de ensamblajes de peces (PERMANOVA, Pseudo F= 19,008; p= 0,0001). Los resultados del análisis SIMPER realizado en términos de los ensamblajes de peces para estos grupos se muestran en la Tabla 6 y la Figura 8. Las especies nativas *Percilia irwini* (carmelita de Concepción) y *Trichomycterus areolatus* (bagre) junto con la especie exótica *Oncorhynchus mykiss* (trucha arcoíris) son abundantes para la ZPF 9 y el grupo 8-A. Para la ZPF 9 además se cuenta la especie introducida *Salmo trutta* (trucha café). Las especies nativas *Basilichthys microlepidotus* (pejerrey), *P. irwini*, *T. areolatus* y *Percichthys trucha* (perca trucha), junto con la especie introducida *Gambusia hoolbroki* (gambusia), dominan el grupo 8-B. Por último, el grupo 8-C se encuentra dominado por *O. mykiss*, y en menor grado, por *T. areolatus*.

En términos de abundancia, riqueza y diversidad (Tabla 7), el grupo 8-B presentó la mayor diversidad ( $H'=1,488$ ) y riqueza ( $d=1,345$ ) de especies. Por el contrario, el grupo 8-C presentó la menor diversidad ( $H'=0,399$ ) y riqueza ( $d=0,382$ ) de todos los grupos. La ZPF 9 y los grupos 8-A y 8-B presentaron valores de índice de Pielou ( $J'$ ) similares ( $J'=0,692$ ,  $0,674$  y  $0,706$  respectivamente), lo que significa que la proporción de abundancia de las distintas especies dentro de estos grupos tendió a ser similar.

**Tabla 6.** Composición de los ensambles de peces en base a análisis de similitud porcentual (SIMPER).

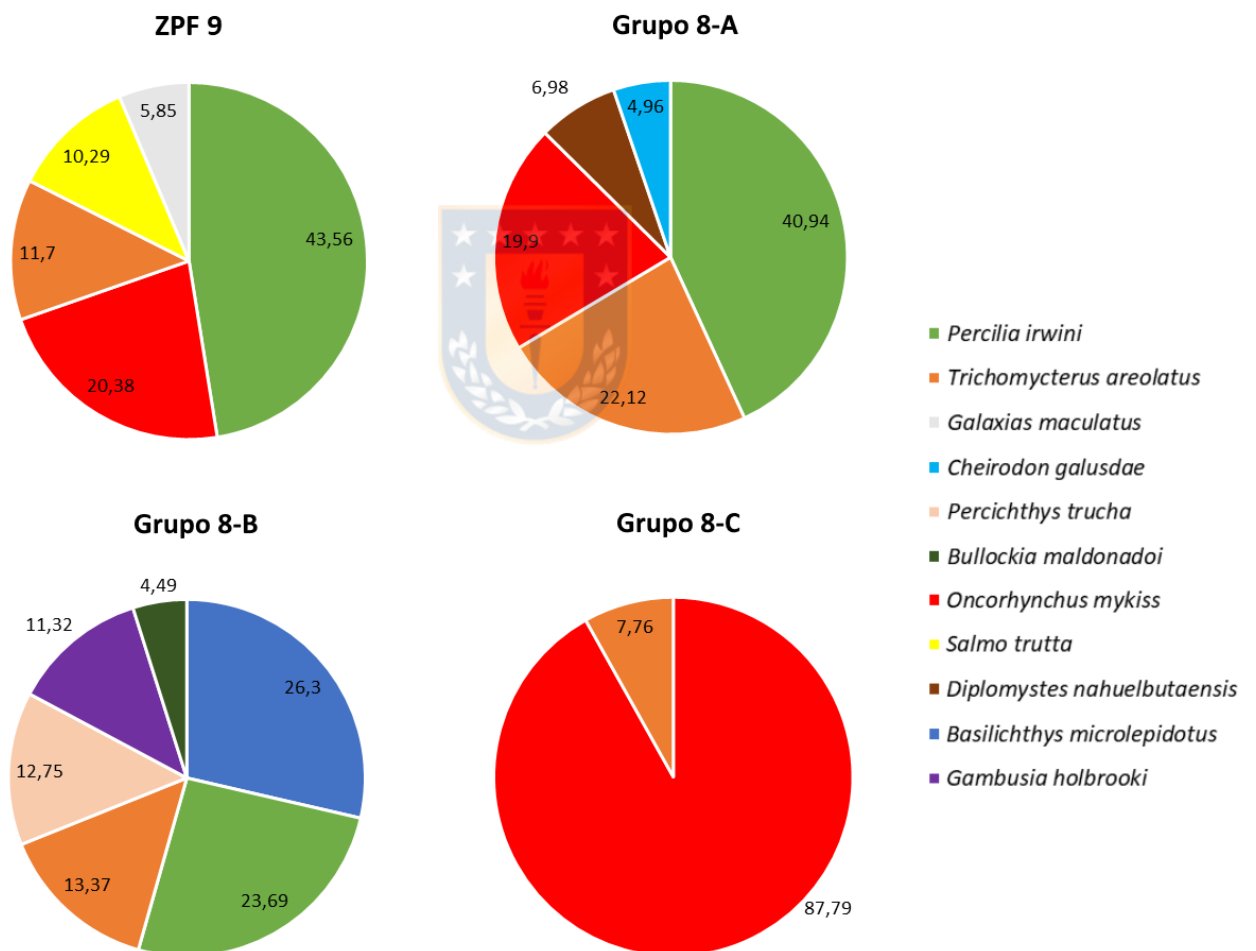
<b>Grupo</b>	<b>Especie</b>	<b>Av. Abund</b>	<b>Av.Sim</b>	<b>Sim/SD</b>	<b>Cont. %</b>	<b>Cum. %</b>
ZPF 9 Promedio similitud 56,49	<i>Percilia irwini</i>	6,18	24,61	2,43	43,6	43,6
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	3,91	11,52	1,23	20,3	63,9
	<i>Trichomycterus areolatus</i>	2,47	6,61	1,24	11,7	75,6
	<i>Salmo trutta</i>	2,26	5,82	0,95	10,3	85,9
	<i>Galaxias maculatus</i>	1,75	3,30	0,60	5,9	91,8
8-A Promedio similitud 67,13	<i>Percilia irwini</i>	6,40	27,48	3,29	40,9	40,9
	<i>Trichomycterus areolatus</i>	4,04	14,85	2,41	22,1	63,1
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	3,99	13,36	1,37	19,9	82,9
	<i>Diplomystes nahuelbutaensis</i>	1,57	4,68	1,08	6,9	89,9
	<i>Cheirodon galusdae</i>	1,68	3,33	0,76	4,9	94,9
8-B Promedio similitud 59,38	<i>Basilichthys microlepidotus</i>	4,83	15,62	2,28	26,3	26,3
	<i>Percilia irwini</i>	4,64	14,07	1,95	23,7	49,9
	<i>Trichomycterus areolatus</i>	2,96	7,94	1,29	13,4	63,4
	<i>Percichthys trucha</i>	2,66	7,57	2,19	12,8	76,1
	<i>Gambusia holbrooki</i>	2,78	6,72	1,07	11,3	87,4
8-C Promedio similitud 71,87	<i>Bullockia maldonadoi</i>	1,77	2,67	0,69	4,5	91,9
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	8,93	63,09	4,22	87,8	87,8
	<i>Trichomycterus areolatus</i>	2,64	5,58	0,54	7,8	95,5

Fuente: Elaboración propia.

**Tabla 7.** Riqueza (S), índice de Margalef (d), índice de Pielou (J') e índice de Shannon (H'). Cada índice fue promediado de los obtenidos para cada sitio de muestreo. Para cada uno se presenta la desviación estándar al lado del valor.

Grupo	S	d	J'	H'(loge)
ZPF 9	6,08 ± 1,9	1,028 ± 0,32	0,692 ± 0,18	1,228 ± 0,61
8-A	5,53 ± 1,2	0,888 ± 0,2	0,674 ± 0,11	1,139 ± 0,59
8-B	8,56 ± 2,1	1,345 ± 0,33	0,706 ± 0,1	1,488 ± 0,71
8-C	2,67 ± 1,5	0,382 ± 0,3	0,557 ± 0,32	0,399 ± 0,25

Fuente: Elaboración propia.



**Figura 8.** Composición de los ensambles de peces para cada uno de los grupos identificados en ambas ZPF. Porcentajes basados en análisis de similitud porcentual (SIMPER).

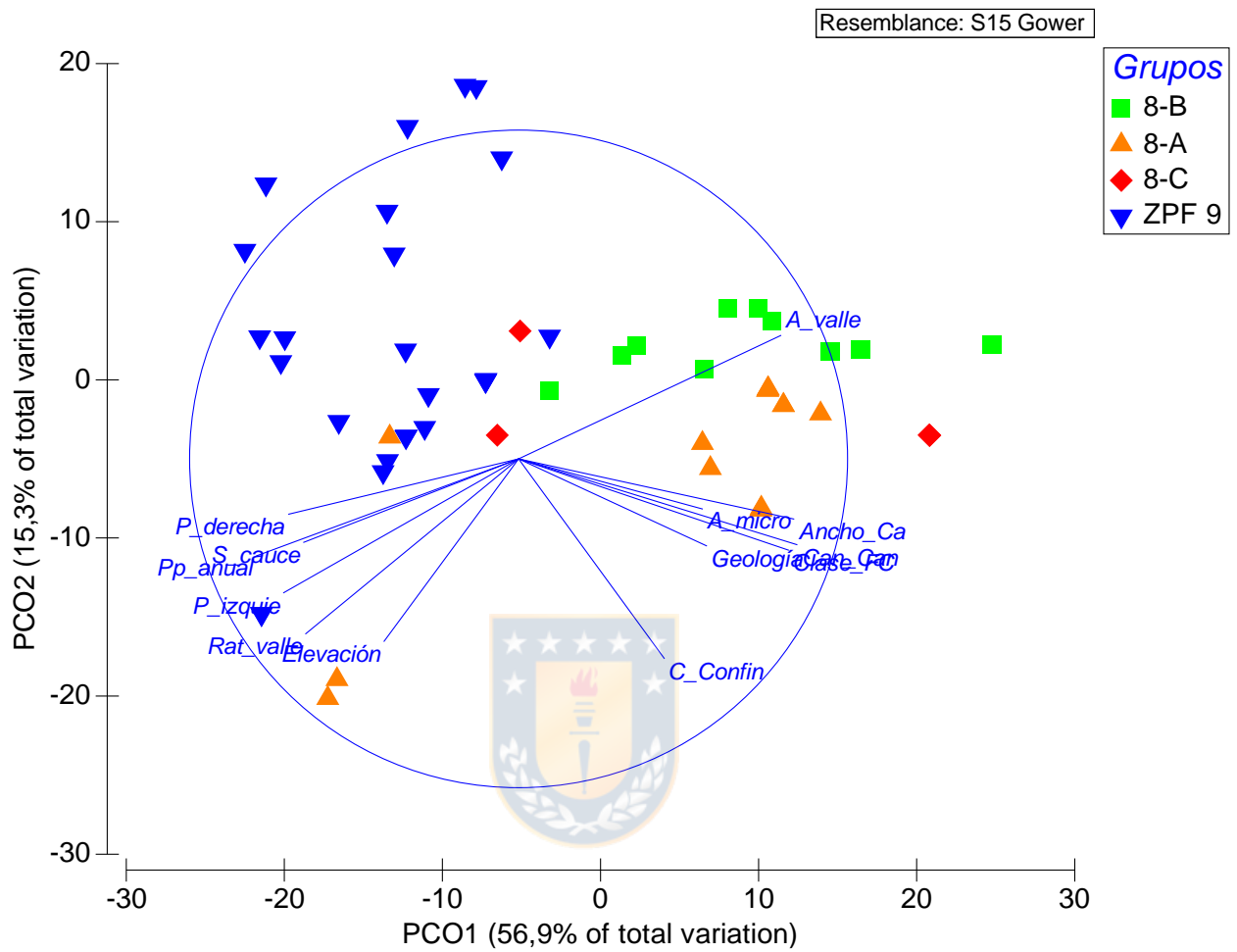
Fuente: Elaboración propia.



## **5.2.2 Variables físicas naturales y antrópicas**

### **5.2.2.1 Geomorfología**

Se observaron diferencias significativas entre las variables geomorfológicas que definen los tramos asociados a los cuatro grupos (PERMANOVA, Pseudo F= 17,027; p= 0,0001). Los sitios de cada grupo tendieron a comportarse de forma homogénea frente a sus características geomorfológicas, a excepción de los sitios del grupo 8-C (Figura 9). El grupo 8-A se caracterizó por mayor ancho de valle, ancho de canal y mayor número de canales. Los sitios que se separan de este grupo corresponden a sitios de las zonas altas de los ríos Malleco, Renaico y Biobío, por lo que presentan características de ríos de alta montaña. El grupo 8-B posee las mismas características que el grupo 8-A pero con un ancho de fondo de valle mayor. La ZPF 9 se caracterizó por mayores elevaciones, pendientes laterales, precipitaciones, sinuosidad y razón de valle. Los sitios que se separan de esta ZPF corresponden a sitios de lo alto del Huequecura. El grupo 8-C poseía sitios con características similares tanto a la ZPF 9 como a los grupos 8-A y 8-B.



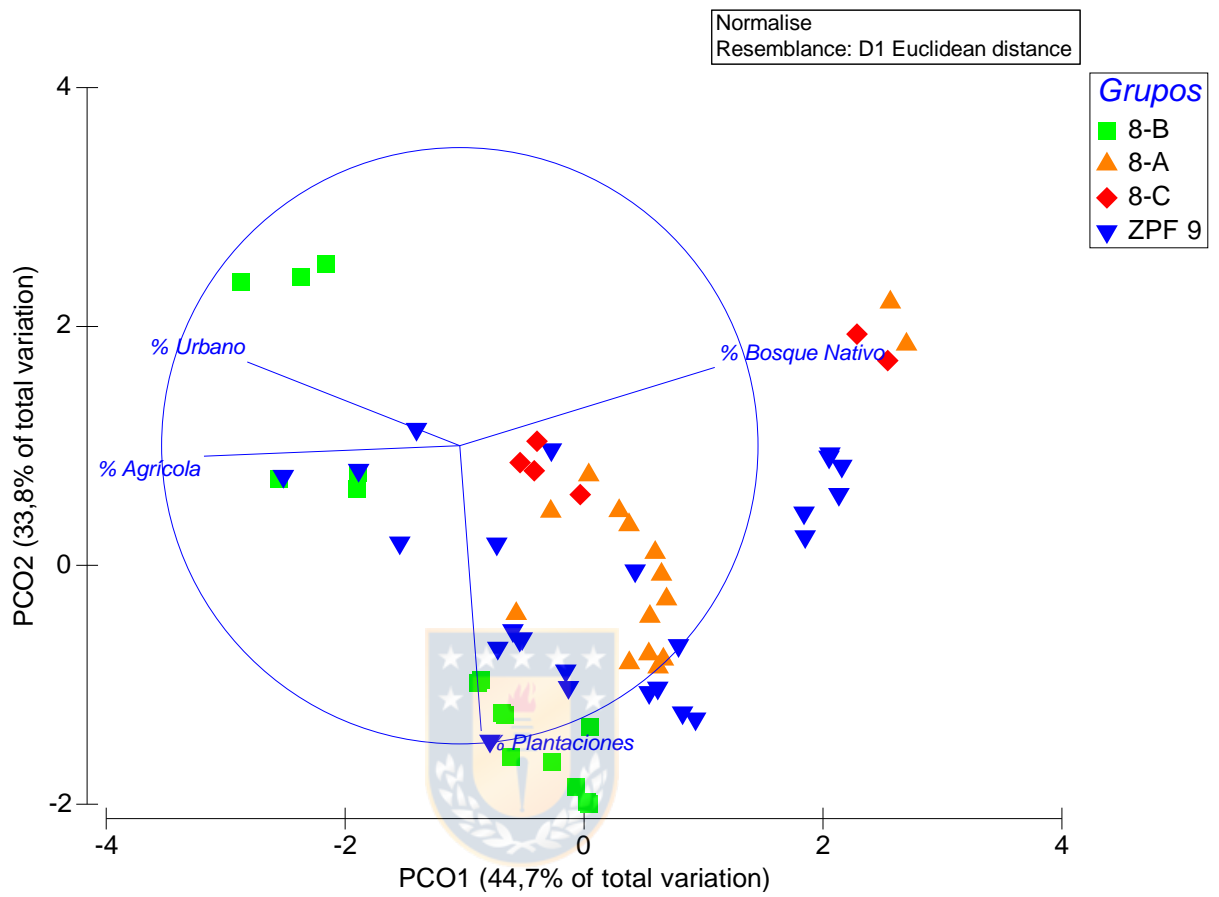
**Figura 9.** PCO variables geomorfológicas para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C. Ambos ejes explican el 72,2% de la varianza.

Fuente: Elaboración propia.

### 5.2.2.2 Usos de suelo

Se observaron diferencias significativas entre los grupos en base a sus porcentajes de usos de suelo (PERMANOVA, Pseudo F= 4,8936,  $p= 0,0001$ ). Los distintos sitios de cada grupo se comportaron parcialmente de forma homogénea frente a los porcentajes de uso de suelo (Figura 10). El grupo 8-B se caracterizó por sitios con altos porcentajes de uso plantaciones y otros sitios que presentaban mayores porcentajes de uso urbano (zona baja del río Laja y Vergara) y agrícola (confluencia del río Biobío con el Vergara). Si bien la ZPF 9 y los grupos 8-A y 8-C también poseen influencia del uso de suelo plantaciones, estas tienen mayores porcentajes del uso bosque nativo. Los sitios que se separaban de estos grupos lo hacen por poseer mayor porcentaje de uso de suelo bosque nativo junto con menor uso agrícola/plantación/urbano, o viceversa.





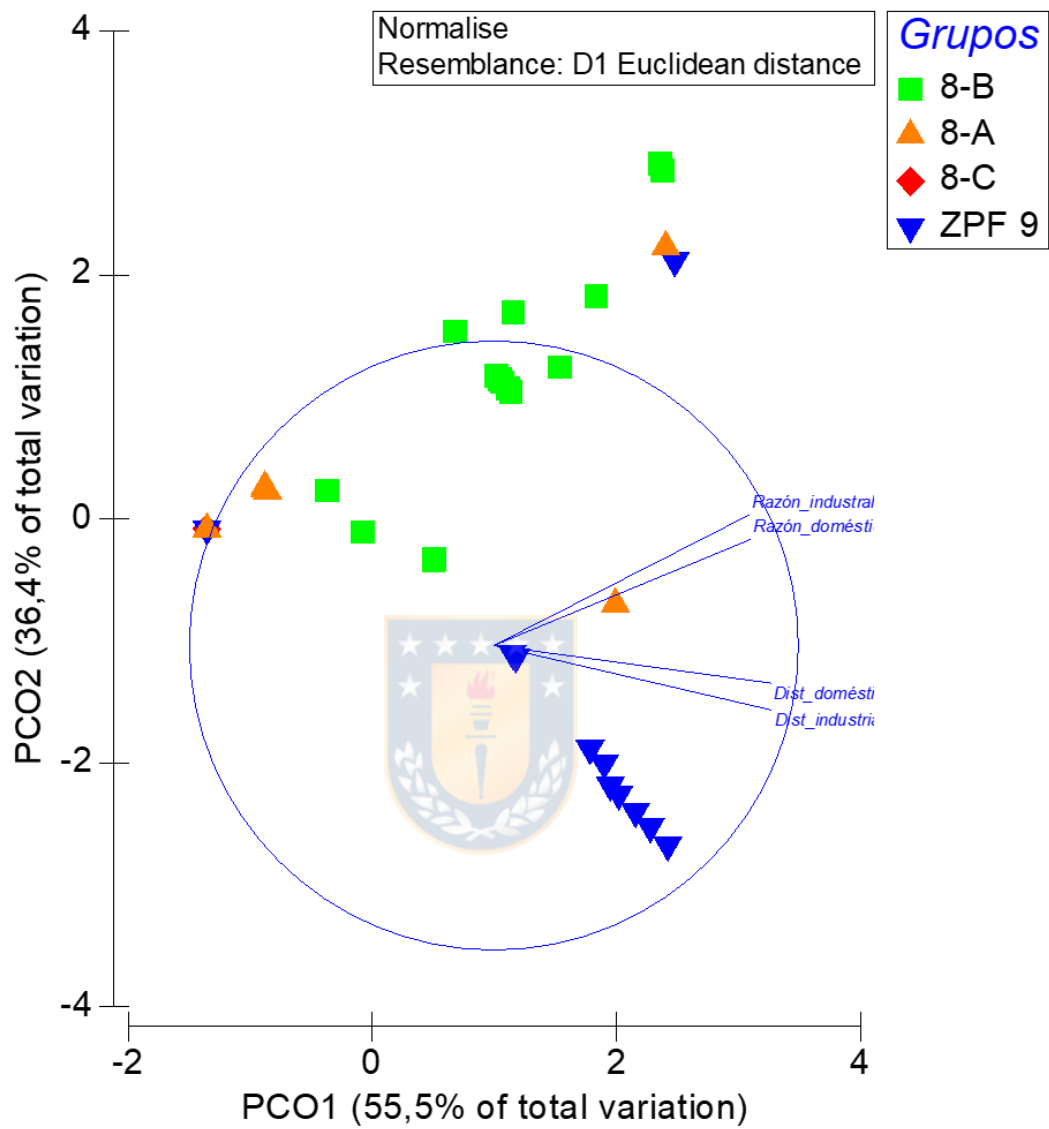
**Figura 10.** PCO porcentajes de usos de suelos para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C. Ambos ejes explican el 78,5% de la varianza.

Fuente: Elaboración propia.

### 5.2.2.3 Efluentes industriales y domésticos

Se observaron diferencias significativas entre los grupos en base a los efluentes presentes (PERMANOVA, Pseudo F= 8,6605; p= 0,001). Varios sitios no presentan efluentes aguas arriba, principalmente sitios de los grupos 8-A y 8-C (zona media-alta de laja) y tributarios pertenecientes a la ZPF 9 (Huequecura, Lirquén, Quilme y Queuco). Los grupos con sitios que si presentan efluentes tendieron a comportarse de forma homogénea (Figura 11). El grupo 8-B presentó mayor razón de número de efluentes (tanto industriales como domésticos) por largo de la red hídrica aguas arriba. De estos, los sitios del río Laja cercanos a la confluencia con el río Biobío y los del Biobío cercanos a la confluencia con el río Vergara presentaron los mayores valores. En cambio, los sitios del río Biobío de la ZPF 9 presentaron mayores distancias a los efluentes más cercanos.



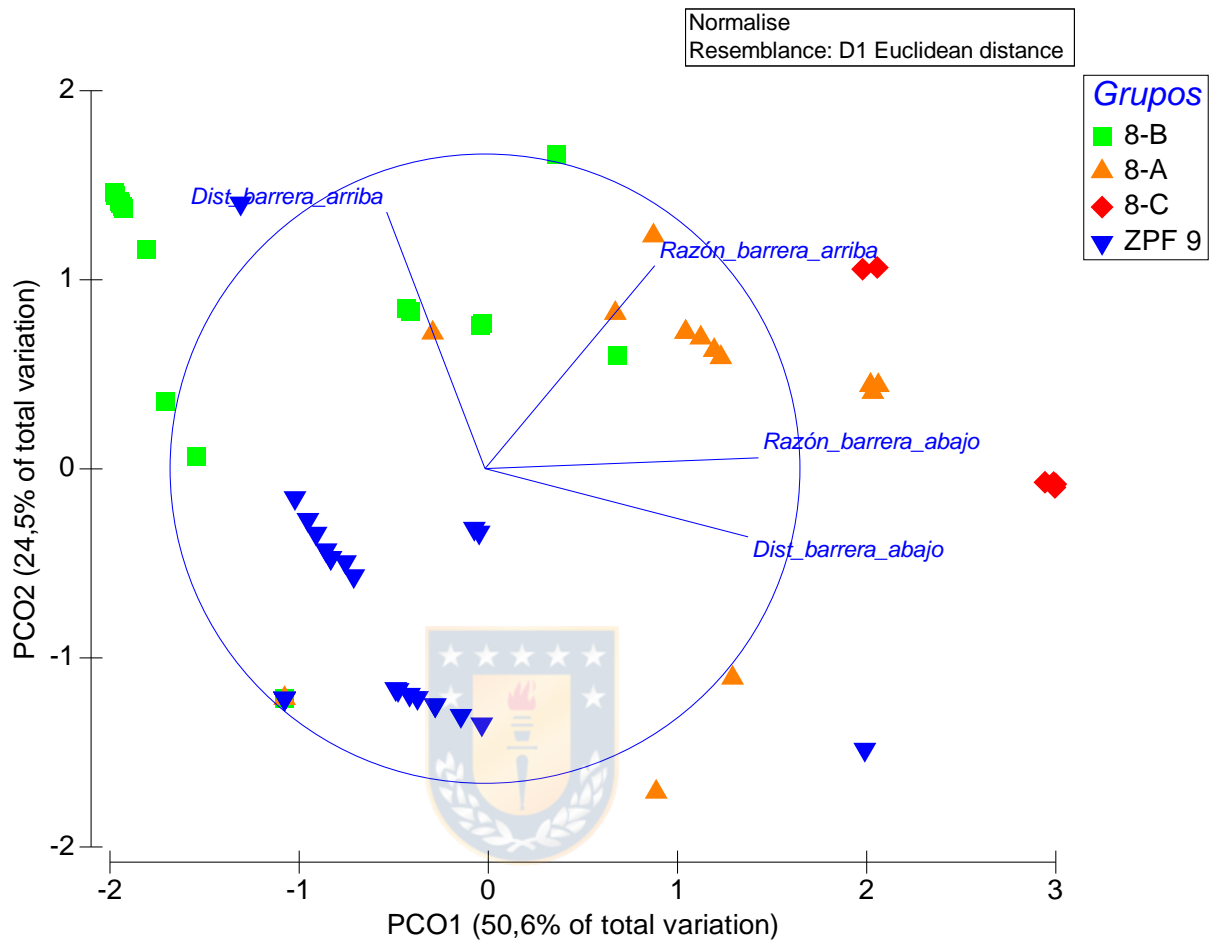


**Figura 11.** PCO efluentes industriales y domésticos para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C. Los dos ejes explican el 91,9% de la varianza.

Fuente: Elaboración propia.

#### **5.2.2.4 Barreras físicas**

Se observaron diferencias significativas entre los grupos en base a las barreras físicas presentes (PERMANOVA, Pseudo F= 19,43; p= 0,0001). De forma similar a los efluentes, existen sitios sin presencia de barreras físicas tanto aguas abajo como aguas arriba (sitios del Malleco, Lirquén y Quilme). Los grupos con sitios que presentaron influencia de las barreras se comportaron parcialmente de forma homogénea (Figura 12). Los grupos 8-A y 8-C presentaron mayor razón de número de barreras por largo tanto para aguas arriba como para aguas abajo. Los sitios del grupo 8-A que se separan corresponden a sitios de la zona alta del río Renaico y Biobío, que presentaban influencia de barreras aguas abajo, pero no aguas arriba. Por otro lado, sitios del curso principal de la cuenca asociados al grupo 8-B presentan mayores valores de distancia hacia la barrera aguas arriba más cercana. Sitios de la zona baja de Laja tienden a tener cierta influencia de la razón de número de barreras por largo aguas arriba. Los sitios de la ZPF 9 poseen las menores distancias hacia las barreras más cercanas, pero sus razones de barreras poseen valores muy bajos, esto debido a los altos largos de red hídrica tanto aguas arriba como aguas abajo.



**Figura 12.** PCO barreras físicas para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C. Los dos ejes explican el 75,1% de la varianza.

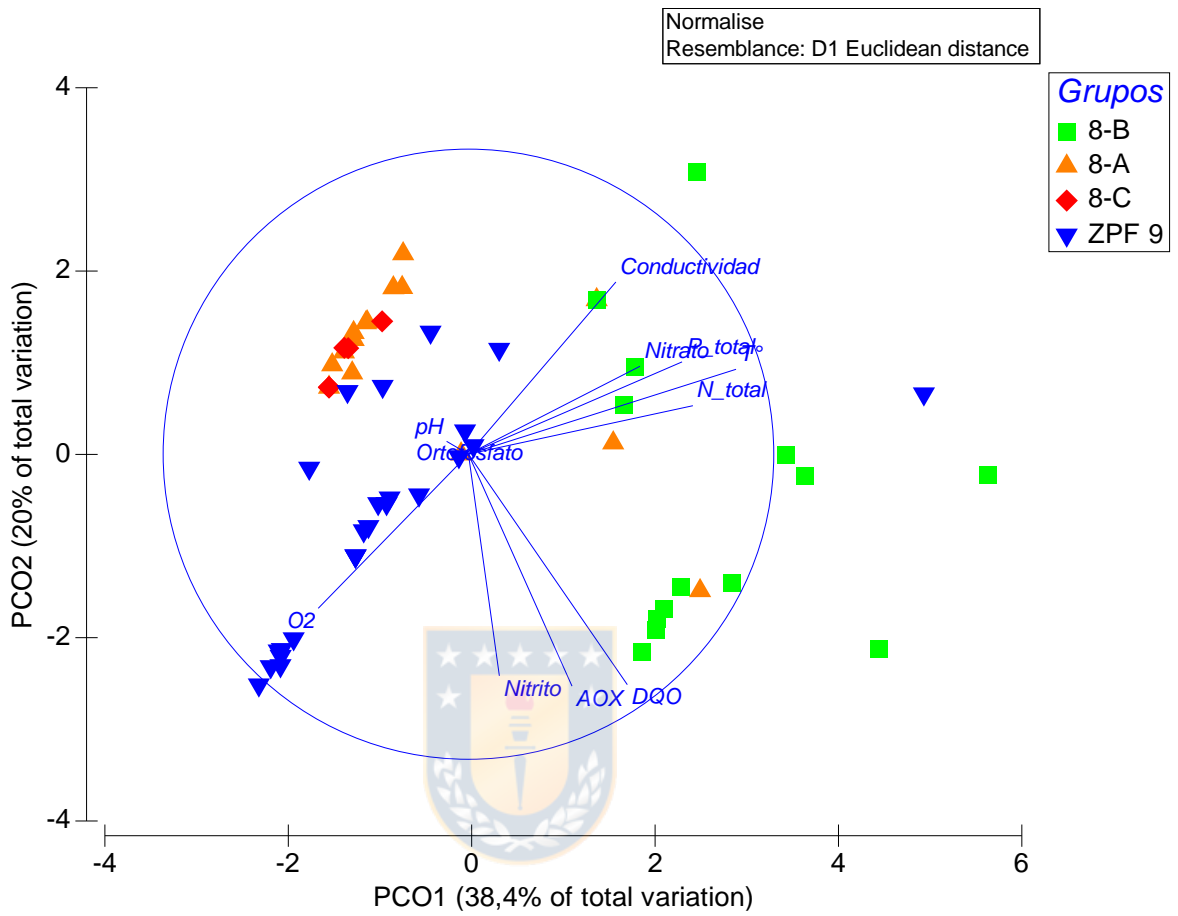
Fuente: Elaboración propia.



### 5.2.2.5 Calidad del agua

Se observaron diferencias significativas entre los grupos en base a su calidad del agua (PERMANOVA, Pseudo F= 9,3915; p= 0,0001). En el caso de los grupos 8-A y 8-C, el comportamiento de los sitios frente a la calidad del agua tendió a ser muy homogéneo (Figura 13). Los mayores valores de oxígeno disuelto en sitios asociados a los tributarios de la ZPF 9 tienden a hacer cierta separación en este grupo. También se cuenta como excepción el sitio singular del río Duqueco, que presentó altos valores de nitrógeno total, fósforo total y nitrato. En el caso del grupo 8-B, se ve que existe una división. Unos sitios presentan mayores valores de DQO, AOX y nitrito (asociados a la confluencia entre el río Biobío y Vergara), y sitios que poseen mayores valores de conductividad, temperatura, nitrógeno total, fósforo total y nitrato (asociados al río Laja).





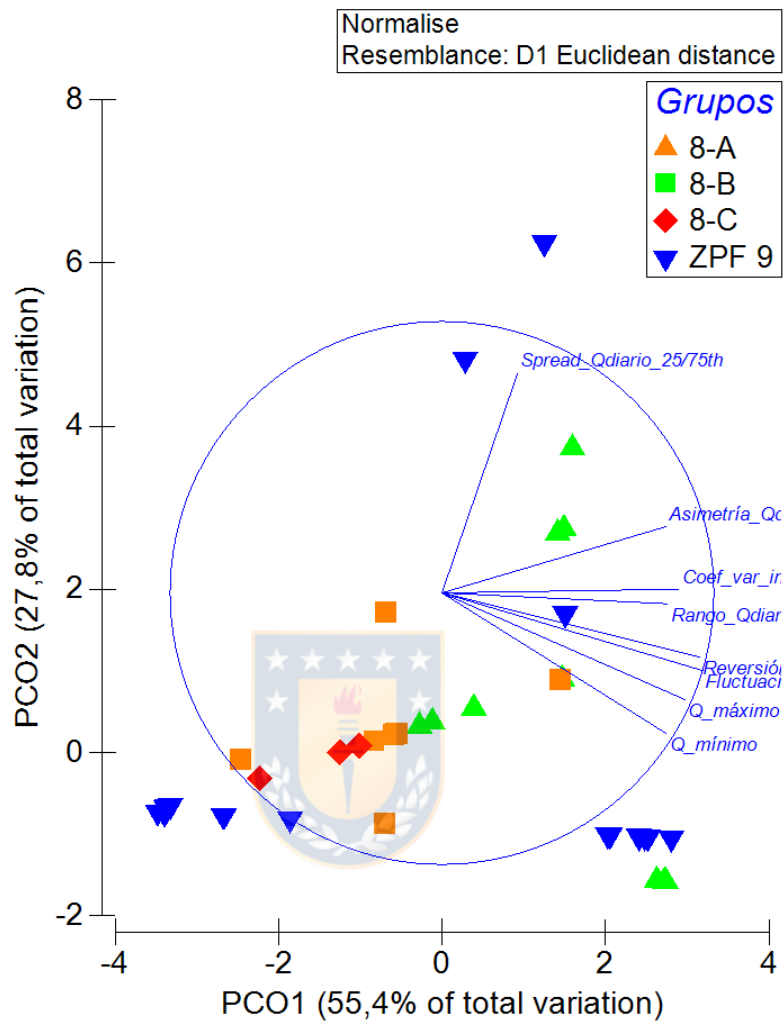
**Figura 13.** PCO calidad del agua para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C. Los ejes explican el 58,4% de la varianza.

Fuente: Elaboración propia.

### 5.2.2.6 Variables hidrológicas

Se observaron diferencias significativas entre los grupos en base a su hidrología (PERMANOVA, Pseudo F= 4,2283; p= 0,0003). El PCO de las variables hidrológicas mostró una gran correlación entre las variables. Los grupos 8-A y 8-C tendieron a comportarse de forma homogénea, siendo la ZPF 9 y el grupo 8-B los más heterogéneos (Figura 14). Sitios bajo regulación de caudal asociados a la ZPF 9 y el grupo 8-B en el río Biobío tendieron a presentar altos valores de variables como caudal mínimo, caudal máximo, fluctuaciones sub diarias, reversión positiva y rango de caudales diarios. Sitios del río Laja del grupo 8-B también presentaron altos valores de reversión positiva y rango de caudales, pero en menor medida que los grupos mencionados anteriormente. Los demás sitios correspondientes a los tributarios de la ZPF 9 y sitios de los grupos 8-A y 8-C no tienden a presentar altos valores de ninguna de estas variables.



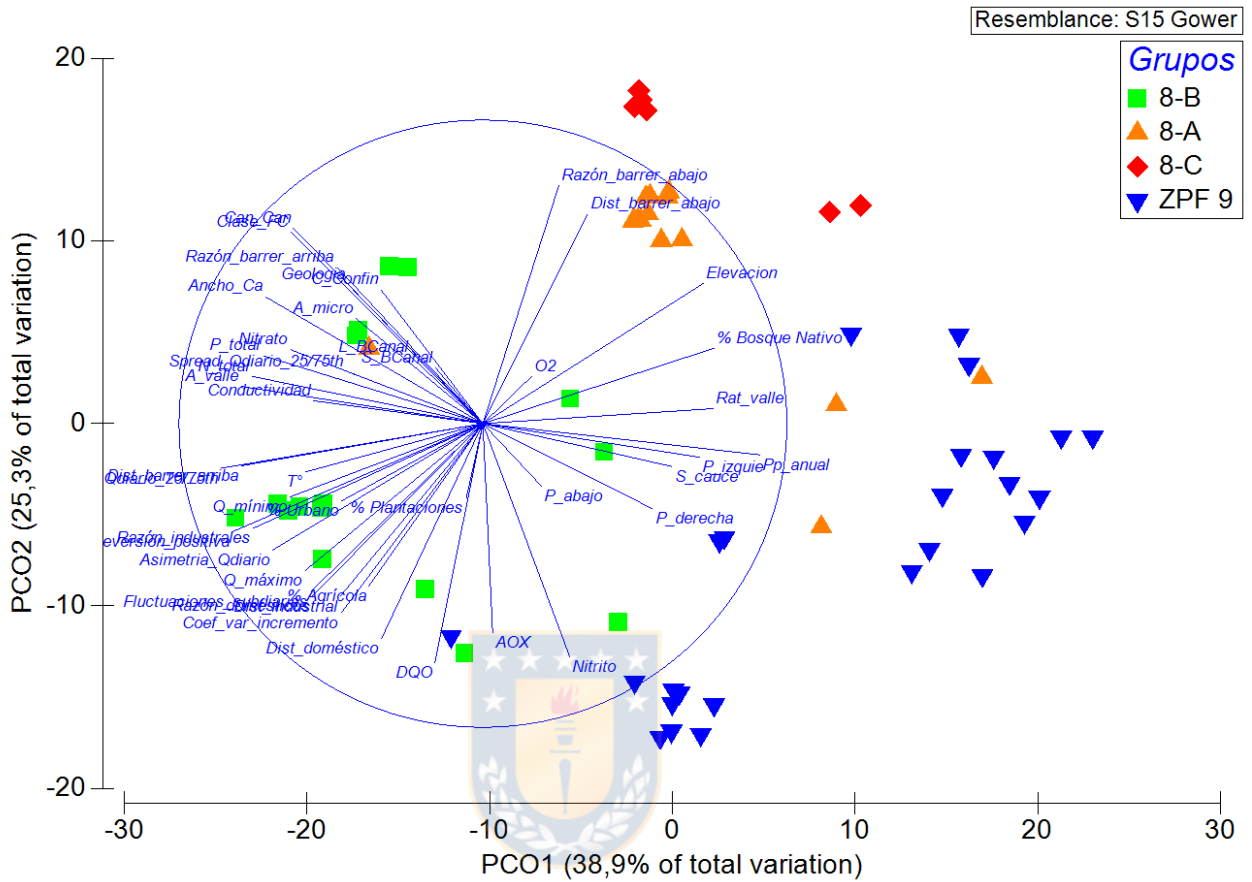


**Figura 14.** PCO variables hidrológicas para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C. Los dos ejes explican el 83,2% de la varianza.

Fuente: Elaboración propia.

### 5.2.2.7 Todas las variables

Si se consideran todas las variables en conjunto (Figura 15), finalmente los grupos 8-A y 8-C, asociados principalmente a la zona media-alta del río Laja, se caracterizan por la razón de número de barreras por largo aguas abajo, la distancia hacia la barrera aguas abajo más cercana y la elevación. Los sitios asociados a tributarios de la ZPF 9 como el río Quilme, Lirquén, Queuco y Huequecura se caracterizan principalmente por la elevación, el porcentaje de uso de suelo bosque nativo, la razón de valle, las pendientes laterales, la sinuosidad y las precipitaciones anuales. En cambio, los sitios del curso principal del río Biobío de la ZPF 9 presentan influencia de variables hidrológicas como las fluctuaciones de caudal sub diarias, el nitrito y AOX. Los sitios asociados al río Laja del grupo 8-B se caracterizan por la cantidad de canales, el ancho de canal, el ancho de valle, la razón de número de barreras aguas arriba, el nitrato, nitrógeno total, fósforo total y la conductividad. Sitios del Biobío del grupo 8-B se caracterizan por los porcentajes de uso de suelo urbano, agrícola y plantaciones, la distancia hacia la barrera aguas arriba más cercana, la temperatura, la razón de efluentes industriales por largo aguas arriba, la reversión positiva y las fluctuaciones sub diarias.



**Figura 15.** PCO todas las variables ambientales para la ZPF 9 y los grupos 8-A, 8-B y 8-C. Los dos ejes explican el 64,2% de la varianza.

Fuente: Elaboración propia.

## 5.3 Forzantes ambientales de los ensambles de peces

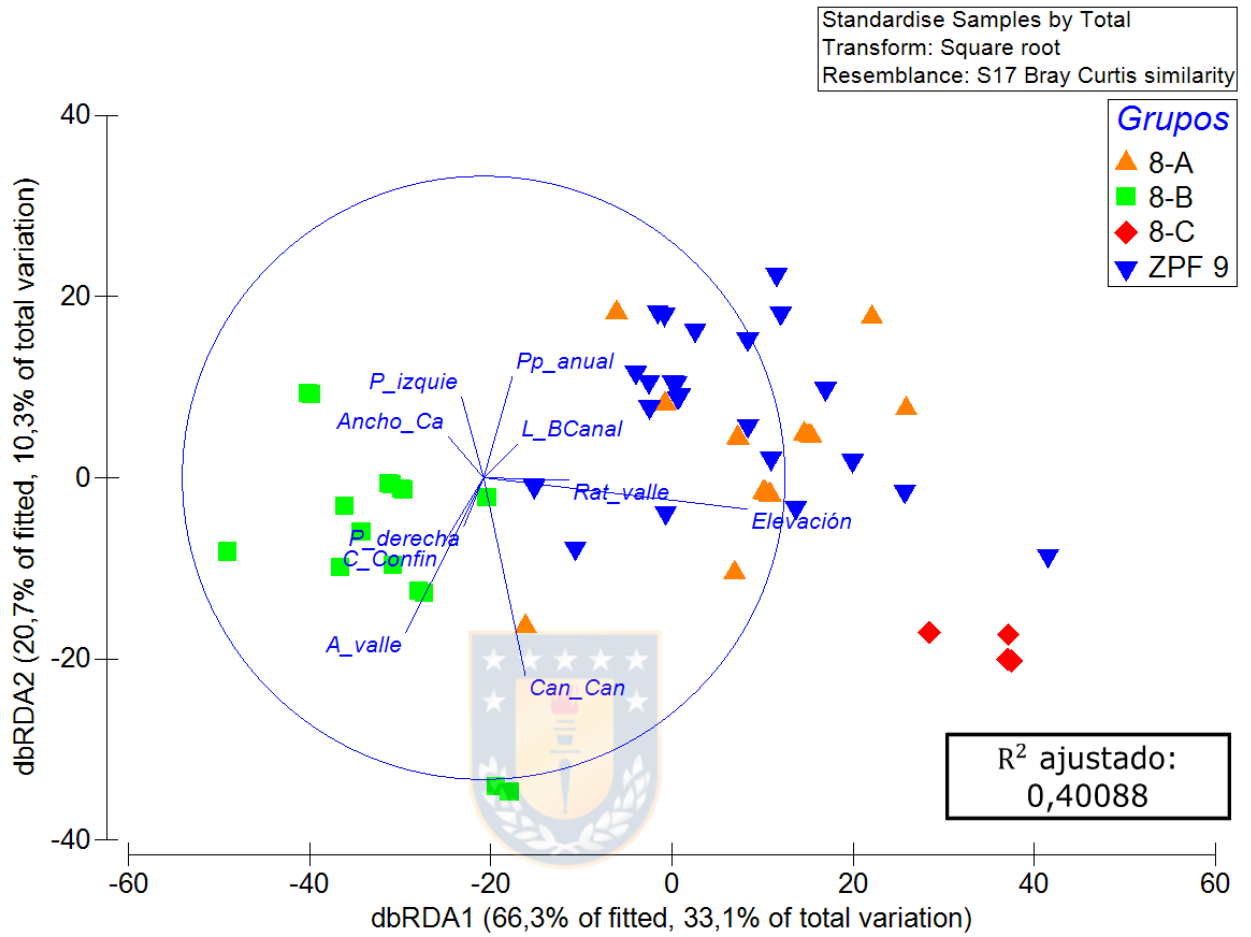
### 5.3.1 Geomorfología

Nueve de las quince variables geomorfológicas resultaron significativas en los test marginales (Tabla 8; razón de significancia=0,6). De estas, la elevación es la que explicó mayor proporción de varianza por sí sola (30%) seguida de la precipitación anual (15%) y la razón de valle (10%). Observando el dbRDA (Figura 16), los distintos ensambles de peces dentro de cada grupo tendieron a asociarse de la misma forma. Los ensambles de la ZPF 9 y el grupo 8-A se asocian principalmente a la elevación, la razón de valle y las precipitaciones anuales. El grupo 8-C, en adición a la elevación, presenta influencia de la cantidad de canales. En cambio, los ensambles del grupo 8-B se ven influenciados principalmente por variables como el ancho de fondo de valle y canal, las pendientes laterales y el confinamiento.

**Tabla 8.** Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para las variables geomorfológicas.

Variables	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
<i>Significativas</i>				
Elevación	28506	25,305	0,0001	0,29664
Pp_anual	14463	10,63	0,0001	0,15051
Rat_valle	9775,8	6,795	0,0002	0,10173
A_valle	8657,5	5,9407	0,0004	9,01E-02
P_izquie	6400,7	4,2817	0,004	6,66E-02
Can_Can	4924,3	3,2407	0,0149	5,12E-02
Clase_FC	4264,8	2,7865	0,0304	4,44E-02
Ancho_Ca	4008,4	2,6117	0,0363	4,17E-02
S_BCanal	3775,7	2,4538	0,044	3,93E-02
<i>No significativas</i>				
P_derecha	3210,2	2,0736	0,0823	3,34E-02
A_micro	3053	1,9688	0,0959	3,18E-02
S_cauce	2599	1,6679	0,1485	2,70E-02
C_Confin	2354,6	1,5071	0,1807	2,45E-02
Geología	1779,2	1,1318	0,3297	1,85E-02
L_BCanal	782,54	0,49261	0,7631	8,14E-03
P_abajo	357,97	0,22434	0,9322	3,7251E-03

Fuente: Elaboración propia.



**Figura 16.** dbRDA DistLM variables geomorfológicas. Los dos ejes explican el 43,4% de la varianza.

Fuente: Elaboración propia.



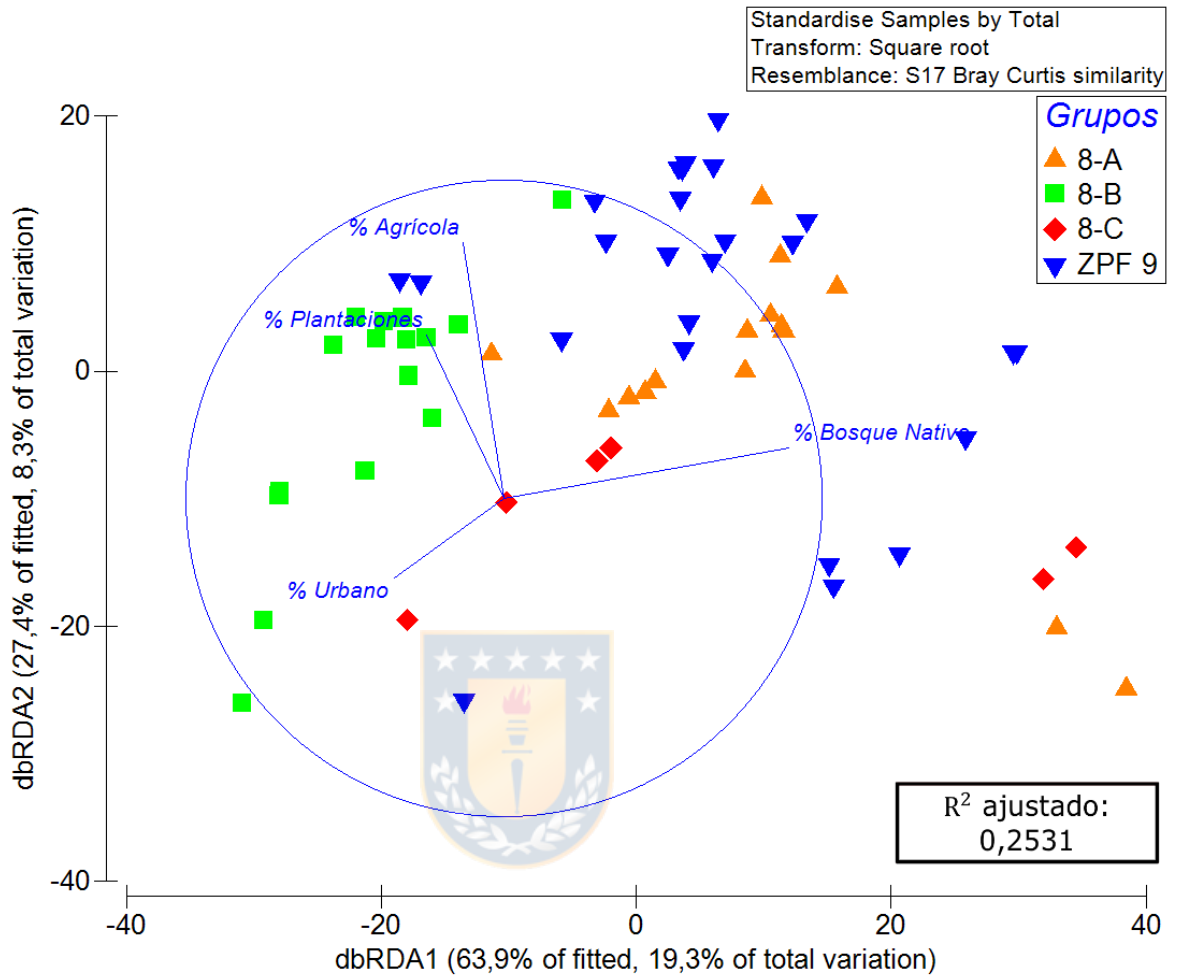
### 5.3.2 Usos de suelo

Los cuatro porcentajes de usos de suelo fueron significativos en los test marginales (Tabla 9; razón de significancia=1). De los cuatro, el porcentaje de uso de suelo bosque nativo aportó mayor proporción de varianza por sí solo (18%). Observando el dbRDA (Figura 17), la asociación de los peces con los usos de suelo dentro de cada grupo fue parcialmente similar, con ensamblajes que se separan de sus grupos debido a la influencia de los muy altos porcentajes de bosque nativo que presentan al estar en zonas de mayores elevaciones. Se muestra que existe cierta asociación de los usos de suelo agrícola y de plantaciones tanto en los ensamblajes de peces de la ZPF 9, como en los grupos 8-A y 8-B. La diferencia la marca, en el caso del grupo 8-B, el uso urbano, y en el caso de la ZPF 9 y el grupo 8-A, el uso bosque nativo. El grupo de peces 8-C se ve asociado principalmente a el uso bosque nativo.

**Tabla 9.** Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para los usos de suelo.

<b>Variables</b>	<b>SS(trace)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>	<b>Prop.</b>
<i>Significativas</i>				
% Bosque_nativo	17508	13,367	0,0001	0,18219
% Agrícola	8098,9	5,5222	0,0009	8,43E-02
% Urbano	7574,6	5,1341	0,0017	7,88E-02
% Plantaciones	4800,4	3,1549	0,0166	5,00E-02

Fuente: Elaboración propia.



**Figura 17.** dbRDA DistLM porcentajes de usos de suelo. Los dos ejes explican el 27,6% de la varianza.

Fuente: Elaboración propia.

### 5.3.3 Efluentes industriales y domésticos

Todas las variables asociadas a los efluentes fueron significativas en los test marginales (Tabla 10; razón de significancia=1). La razón de número de efluentes industriales por largo de la red hídrica aguas arriba aportó la mayor proporción de varianza por sí sola (22%), seguido por la distancia al efluente industrial más cercano (18%) y la razón de número de efluentes domésticos por largo aguas arriba (18%). Destaca que la influencia de los efluentes industriales es mayor que la de los efluentes domésticos.

El modelo DISTLM para los efluentes no resultó significativo, por lo que no se muestra la representación gráfica de este (dbRDA). Todas estas variables estaban muy correlacionadas, por lo que al considerarlas juntas en un modelo, ninguna combinación de estas explicó más varianza que cada una por sí sola en los test marginales.

**Tabla 10.** Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para los efluentes.

<b>Variab</b> les	<b>SS(trace)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>	<b>Prop.</b>
<i>Significativas</i>				
Razón_industriales	21630	17,428	0,0001	0,22509
Dist_industriales	16951	12,85	0,0001	0,17639
Razón_domésticos	16787	12,7	0,0001	0,17469
Dist_domésticos	11489	8,1474	0,0001	0,11956

Fuente: Elaboración propia.

### 5.3.4 Barreras físicas

Todas las variables asociadas a las barreras físicas fueron significativas en los test marginales (Tabla 11; razón de significancia=1). La razón de número de barreras aguas abajo en relación al total de la red hídrica aguas abajo, junto con la distancia a la barrera aguas abajo más cercana aportaron la mayor proporción de varianza por sí solas (18% y 17% respectivamente). Vale decir, las barreras ubicadas aguas abajo muestran mayor influencia que las aguas arriba del sitio de muestreo.

Al igual que para los efluentes y por las mismas razones, el modelo DISTLM para las barreras no resultó significativo, por lo que no se muestra la representación gráfica de este (dbRDA).

**Tabla 11.** Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para las barreras físicas.

<b>Variables</b>	<b>SS(trace)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>	<b>Prop.</b>
<i>Significativas</i>				
Razón_barrer_abajo	16835	12,744	0,0001	0,17519
Dist_barrer_abajo	16267	12,226	0,0001	0,16927
Dist_barrer_arriba	11197	7,913	0,0001	0,11652
Razón_barrer_arriba	4044	2,6359	0,0327	4,21E-02

Fuente: Elaboración propia.

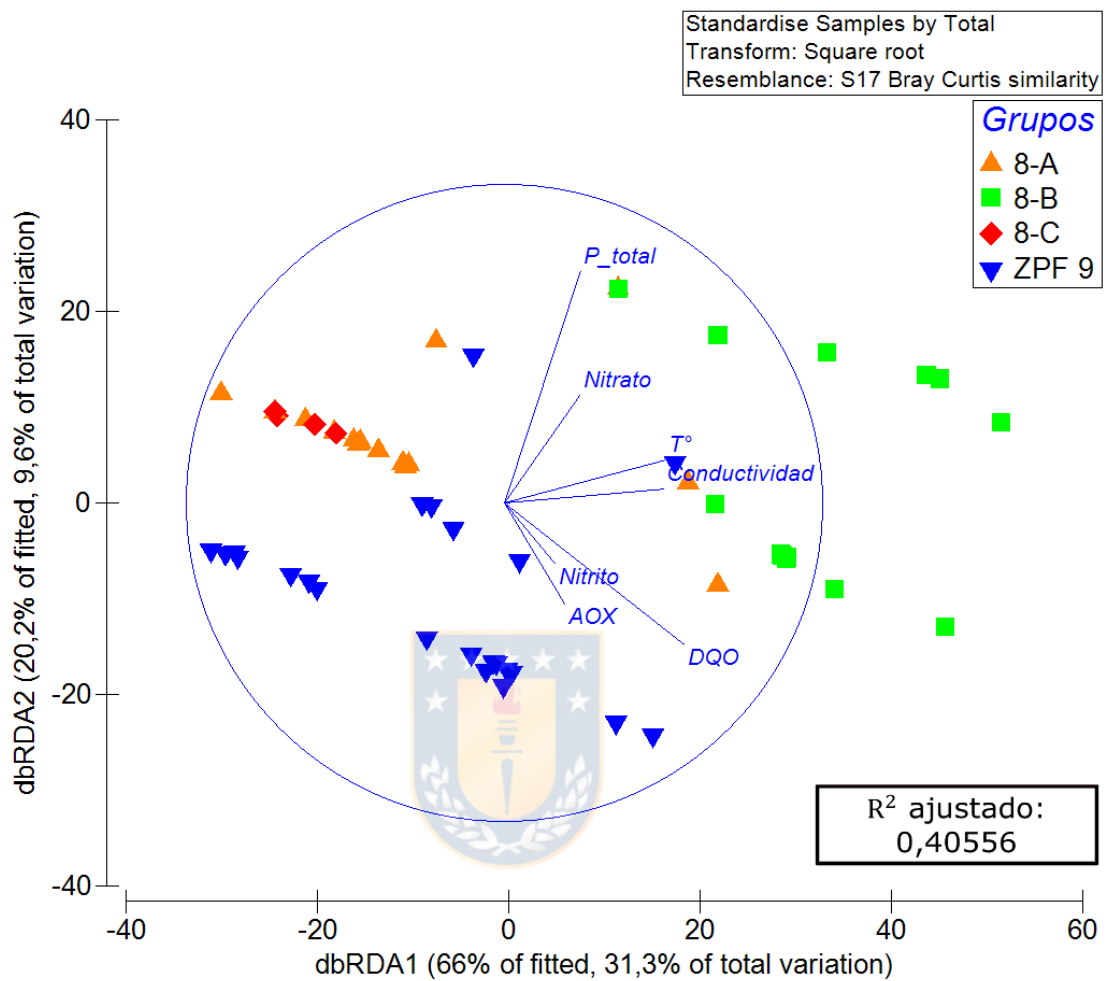
### 5.3.5 Calidad del agua

Diez de las once variables de calidad del agua resultaron significativas en los test marginales (Tabla 12; razón de significancia=0,91). De estas, los nutrientes como el fósforo total (21%) y nitrógeno total (19%), la temperatura (18%) y el DQO (17%) fueron las que explicaron mayor proporción de varianza por sí solas. Observando el dbRDA (Figura 18) se evidencia que las variables de calidad del agua están asociadas principalmente como forzantes en los peces del grupo 8-B (ubicado en la zona baja de la cuenca). La temperatura y conductividad actúan como forzantes en todos ensambles de este grupo. En relación a las demás variables, existe una división. Los ensambles de los sitios cercanos a la confluencia entre el río Biobío y Vergara, en adición a la temperatura y conductividad, están más asociadas con la DQO y AOX (los sitios del grupo 8-B que se encuentran más abajo en el eje dbRDA2). Los ensambles de la zona baja del río Laja y río Vergara se asocian en cambio con el fósforo total y nitrato (los sitios del grupo 8-B que se encuentran más arriba en el eje dbRDA2)

**Tabla 12.** Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para las variables de calidad del agua.

Variables	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
<i>Significativas</i>				
P_total	19816	15,587	0,0001	0,20621
N_total	18151	13,972	0,0001	0,18888
T°	17509	13,368	0,0001	0,18221
DQO	16417	12,362	0,0001	0,17084
Nitrato	14048	10,273	0,0001	0,14619
AOX	12575	9,0333	0,0001	0,13085
Conductividad	10809	7,6042	0,0002	0,11248
Ortofosfato	8294,2	5,6679	0,0012	8,63E-02
O2	5123,2	3,379	0,0121	5,33E-02
Nitrito	4272,9	2,7921	0,0299	4,45E-02
<i>No significativas</i>				
pH	484,84	0,30426	0,8850	5,05E-03

Fuente: Elaboración propia.



**Figura 18.** dbRDA DistLM calidad del agua. Los dos ejes explican el 40,9% de la varianza.

Fuente: Elaboración propia.

### 5.3.6 Variables hidrológicas

Nueve de las once variables hidrológicas resultaron significativas en los test marginales (Tabla 13; razón de significancia=0,818). De estas, el caudal mínimo (11%), el caudal máximo (11%) y las fluctuaciones sub diarias (10%) explicaron la mayor proporción de la varianza por sí solas. Para las variables hidrológicas existía mucha correlación entre las variables, por lo que en la Tabla 13 también se están viendo representadas estas otras variables que fueron eliminadas por la alta correlación (Ver Anexo 1).

Por las mismas razones que para los efluentes y barreras, el modelo DISTLM para las variables hidrológicas no resultó significativo, por lo que no se muestra la representación gráfica de este (dbRDA).

**Tabla 13.** Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para las variables hidrológicas.

<b>Variables</b>	<b>SS(trace)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>	<b>Prop.</b>
<i>Significativas</i>				
Q_mínimo_24hr	10975	7,7363	0,0001	0,11421
Q_máximo_24hr	10256	7,169	0,0002	0,10673
Fluctuaciones_subdiarias	9580,3	6,6441	0,0004	0,10012
Rango_Qdiario_25/75th	9020,5	6,2157	0,0007	9,39,E-02
Reversión_positiva	8413,2	5,757	0,001	8,76,E-02
Asimetría_Qdiario	8068,7	5,4997	0,0006	8,40,E-02
Coef_var_incremento	5520,7	3,6571	0,0078	5,74,E-02
<i>No significativas</i>				
Spread_Qdiario_25/75th	2691	1,7286	0,1395	2,80,E-02

Fuente: Elaboración propia.

### 5.3.7 Todas las variables significativas

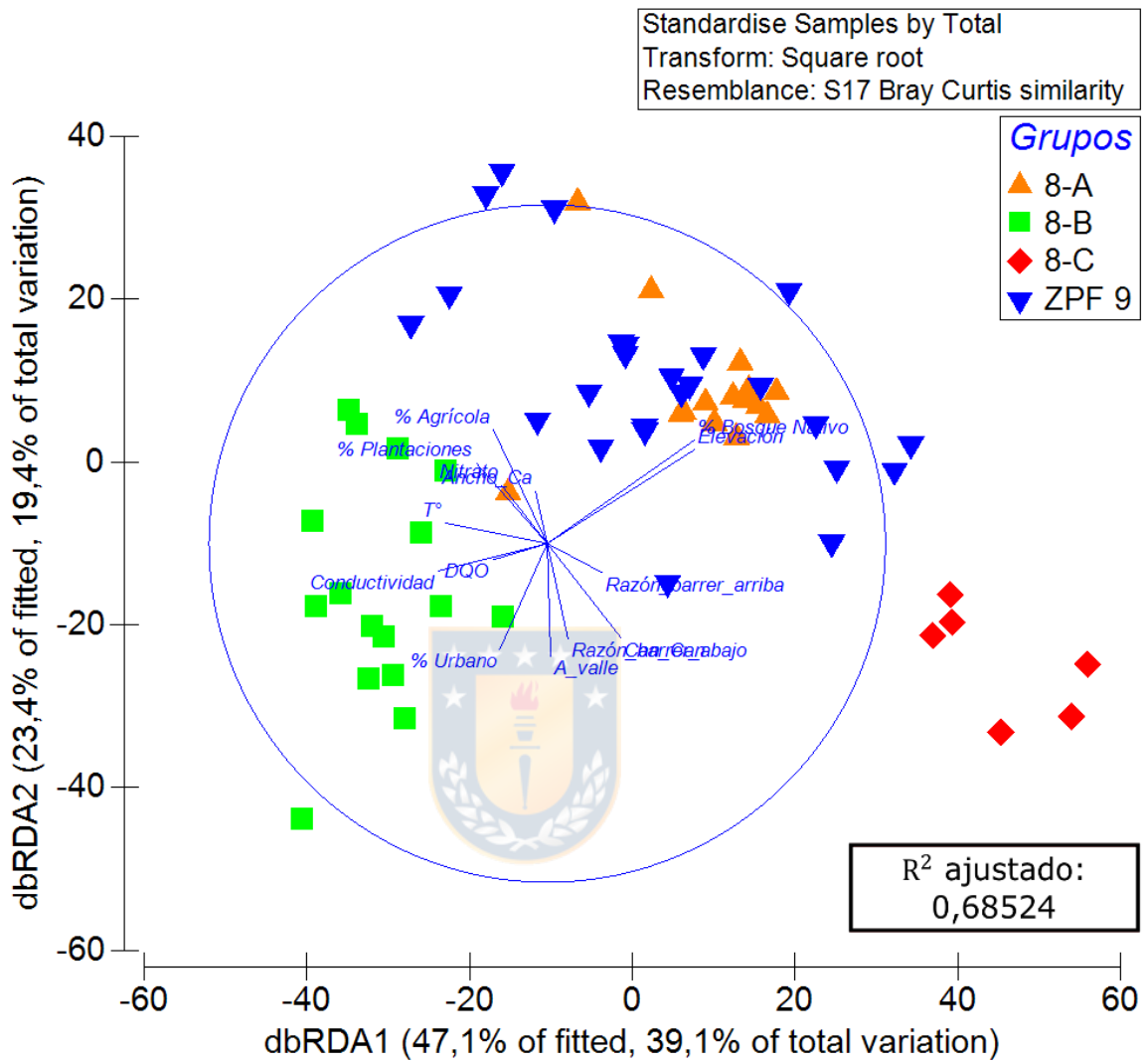
Al considerar todas las variables ambientales significativas (Tabla 14), la elevación es la que explica mayor proporción de varianza por sí sola (30%), seguida por la razón de número de efluentes industriales en relación a la red hídrica aguas arriba (23%), el fósforo total (21%), el nitrógeno total (19%), la temperatura (18%) y el porcentaje de bosque nativo (16%). Es decir, existe un conjunto combinado de variables naturales y antrópicas explicando la estructura de los ensambles de peces. Observando el dbRDA (Figura 19), la asociación de los ensambles de peces con las forzantes tendió a ser similar dentro de los grupos. Se evidenció además una clara separación entre los ensambles de peces en base a su ubicación en la cuenca. Las principales forzantes para los peces de los grupos de la ZPF 9 (ubicada en la zona media-alta del río Biobío y sus tributarios) y el grupo 8-A (ubicado en la zona media-alta del río Laja, junto con sitios singulares en el río Malleco, Renaico y Biobío) son la elevación y el uso de suelo bosque nativo, las cuales además se presentan muy correlacionadas. Para el grupo 8-C (ubicado en la zona alta del río Laja) se tienen forzantes antrópicas asociadas a la razón de barreras aguas abajo y aguas arriba, y una forzante natural en la forma de la cantidad de canales. En el caso del grupo 8-B (asociado a la zona baja del río Laja, Vergara y las cercanías de la confluencia del río Biobío y el Vergara) también existe una combinación de forzantes antrópicas y naturales. Las principales forzantes antrópicas corresponden a los usos de suelo agrícola, plantaciones y urbano, la conductividad, DQO, temperatura, y nitrato. Como forzantes naturales para este grupo se tienen los anchos de valle y canal.



**Tabla 14.** Resultados de los test marginales (Marginal Tests) del modelo lineal basado en la distancia (DistLM) para todas las variables significativas.

<b>Variables</b>	<b>SS(trace)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>	<b>Prop.</b>
Elevación	28506	25,305	0,0001	0,29664
Razón_industriales	21630	17,428	0,0001	0,22509
P_total	19816	15,587	0,0001	0,20621
N_total	18151	13,972	0,0001	0,18888
T°	17509	13,368	0,0001	0,18221
% Bosque Nativo	17508	13,367	0,0001	0,18219
Dist_Industrial	16951	12,85	0,0001	0,17639
Razón_barrer_abajo	16835	12,744	0,0001	0,17519
Razón_domésticos	16787	12,7	0,0001	0,17469
DQO	16417	12,362	0,0001	0,17084
Dist_barrer_abajo	16267	12,226	0,0001	0,16927
Pp_anual	14463	10,63	0,0001	0,15051
Nitrato	14048	10,273	0,0001	0,14619
AOX	12575	9,0333	0,0001	0,13085
Dist_doméstico	11489	8,1474	0,0001	0,11956
Dist_barrer_arriba	11197	7,913	0,0001	0,11652
Q_mínimo_24hr	10975	7,7363	0,0002	0,11421
Conductividad	10809	7,6042	0,0002	0,11248
Q_máximo_24hr	10256	7,169	0,0002	0,10673
Rat_valle	9775,8	6,795	0,0003	0,10173
Fluctuaciones_subdiarias	9580,3	6,6441	0,0002	9,97E-02
Rango_Qdiario_25/75th	9020,5	6,2157	0,0003	9,39E-02
A_valle	8657,5	5,9407	0,0005	9,01E-02
Reversión_positiva	8413,2	5,757	0,0007	8,76E-02
Ortofosfato	8294,2	5,6679	0,0007	8,63E-02
% Agrícola	8098,9	5,5222	0,0011	8,43E-02
Asimetría_Qdiario	8068,7	5,4997	0,0007	8,40E-02
% Urbano	7408,4	5,012	0,0016	7,71E-02
P_izquie	6400,7	4,2817	0,0029	6,66E-02
Coef_var_incremento	5520,7	3,6571	0,0086	5,74E-02
O2	5123,2	3,379	0,0136	5,33E-02
Can_Can	4924,3	3,2407	0,0135	5,12E-02
% Plantaciones	4800,4	3,1549	0,0174	5,00E-02
Nitrito	4272,9	2,7921	0,0284	4,45E-02
Clase_FC	4264,8	2,7865	0,0323	4,44E-02
Razón_barrer_arriba	4044	2,6359	0,0348	4,21E-02
Ancho_Ca	4008,4	2,6117	0,0375	4,17E-02
S_BCanal	3775,7	2,4538	0,0455	3,93E-02

Fuente: Elaboración propia.



**Figura 19.** dbRDA DistLM con todas las variables ambientales significativas.

Los dos ejes explican el 58,5% de la varianza.

Fuente: Elaboración propia.

## 6. DISCUSIÓN

Como se observa en los resultados, la composición y estructura de los ensambles de peces varió según la ubicación espacial de estos en la cuenca, identificándose incluso tres subgrupos dentro de una misma ZPF (ZPF 8). De la misma forma, las asociaciones entre las distintas forzantes ambientales y los ensambles de los distintos grupos estudiados resultaron muy complejas, donde entre las variables más importantes se cuentan tanto forzantes naturales (elevación, uso de suelo bosque nativo, ancho de canal y valle) como forzantes antrópicas (usos de suelo urbano, agrícola, plantaciones, barreras físicas aguas abajo y arriba, y temperatura, conductividad, DQO y nitrato). A continuación, se discutirán distintos aspectos relacionados con estos hallazgos.

### Ensamblés de peces de las ZPFs estudiadas

La disponibilidad de datos de peces resultó limitada debido a que provienen de datos de monitoreos preexistentes obtenidos con objetivos distintos a los del presente estudio. Debido a esto solo se trabajó con las ZPFs 8 y 9. Elgueta et al. (2019) comprobaron previamente la existencia de relaciones específicas entre ensambles de peces y ZPFs, existiendo una relación entre estas y la adaptación y uso de hábitat de las especies presentes en la cuenca. En el caso del presente estudio, se evidenció que los ensambles de peces presentaron una respuesta parcial a la escala de ZPF. Una parte de los ensambles de la ZPF 8 se comportaron de forma similar a los ensambles de la ZPF 9, no habiendo una clara distinción entre las composiciones ícticas entre estas dos zonas. Se decidió subdividir la ZPF 8 en tres subgrupos: 8-A, 8-B y 8-C. En relación a las ZPFs de Elgueta et al. (2019), el grupo 8-A coincidió con la ZPF *Central Valley Cobble Dominated* del río Laja; el grupo 8-B con la ZPF *Central Valley Gravel Dominated* en el río Laja, Biobío y Vergara; y el grupo 8-C con la ZPF *Sub-Andean* en el sector del río Laja.

Con base en estos nuevos grupos, la especie *Trichomycterus areolatus* (bagre) fue abundante y formó parte de la composición de los ensambles de los cuatro grupos. Algo similar ocurrió con la especie *Percilia irwini* (carmelita de Concepción), solo estando ausente del grupo 8-C. Especies como *T. areolatus* presentan una alta capacidad de colonización (Habit et al., 2006b), y *P. irwini* puede ser encontrada en alta abundancia en la zona media de la cuenca (García et al., 2011). *P. irwini* está descrita como una especie que se desplaza por largos tramos de ríos sin barreras (Vivancos et al., 2020), lo que podría explicar su amplia distribución y abundancia en los grupos estudiados. La ZPF 9 y los grupos 8-A y 8-C presentaron alta abundancia de la especie introducida *Oncorhynchus mykiss* (trucha arcoíris), y en el caso de la ZPF 9, también de *Salmo trutta* (trucha café). Estas especies son características de ríos con alta turbulencia y bien oxigenados, cualidades ligadas a ríos de mayores elevaciones (Habit et al., 2015). En lo que respecta a las especies nativas, en adición a *T. areolatus* y *P. irwini*, se cuentan *Galaxias maculatus* (puye) en el caso de la ZPF 9, y *Diplomystes nahuelbutaensis* (tollo) y *Cheirodon galusdae* (pocha) para el grupo 8-A. La mayor presencia de *G. maculatus* observada en la ZPF 9 puede estar ligada a la existencia de los tres embalses presentes en esta zona, hábitats propicios para estas especies que ocupan la columna de agua (Habit et al., 2020). El grupo 8-B presentó mayor diversidad y abundancia de especies nativas como *Basilichthys microlepidotus* (pejerrey), *Percichthys trucha* (perca trucha) y *Bullockia maldonadoi* (bagrecito), especies que habitan tanto la columna de agua como hábitats bentónicos. En el caso de especies introducidas, se presentó una alta abundancia de la especie *Gambusia holbrooki* (gambusia) para este grupo. Todos estos resultados de composición de peces se corresponden con las encontradas por Elgueta et al. (2019) para sus ZPFs. Se evidenció que el grupo 8-A es el grupo de peces de la ZPF 8 que se encuentra actuando de forma similar a los ensambles de la ZPF 9 en términos de composición. Esto se debe

principalmente a la alta abundancia de la combinación de *P. irwini*, *T. areolatus* y *O. mykiss* en ambos grupos.

La presencia de las distintas especies introducidas es consistente con lo expuesto por Habit et al. (2020) en relación a la alta presencia de *O. mykiss* y *S. trutta* en las zonas altas y el aumento de la distribución de *G. holbrooki* en las zonas bajas de la cuenca. Los impactos que estas especies pueden estar teniendo en estas zonas se manifiestan por medio de la depredación y competencia, lo cual puede llevar al declive de la abundancia, distribución y a la extinción local de las demás especies nativas presentes (Arismendi et al., 2014; Elgueta et al., 2013; Habit et al., 2006b, 2010, 2015; Rahel, 2000). Una modificación de la ecología trófica natural de las especies nativas hacia nichos tróficos subóptimos puede causar disminución en su tasa de crecimiento (Young et al., 2009) y declives poblacionales (Habit et al., 2010; Soto et al., 2006). La presencia de estas especies, en adición a la pérdida de especies nativas, podría resultar en cambios en la composición funcional de los ensamblajes de peces, lo que puede llevar a un proceso de homogeneización taxonómica a través del tiempo y a la eventual dominancia de un pequeño número de especies introducidas en estas zonas (Marr et al., 2010, 2013; Rahel, 2002). Esto último es lo que podríamos estar observando en el grupo 8-C, que se encuentra ampliamente dominado por *O. mykiss*.

Con respecto a los parámetros comunitarios, el grupo 8-B presentó mayor diversidad y riqueza de especies, seguido de la ZPF 9 y el grupo 8-A. En los ríos andinos tanto la riqueza específica como la abundancia tienden a aumentar desde las zonas de cabecera o ritrales a las zonas bajas o potamales (Campos, 1985; Campos et al., 1993; Duarte et al., 1971; Habit et al., 2006a; Ruiz, 1996). Si bien solo se trabajó con dos de las nueve ZPFs disponibles, se propone que de haber considerado más ZPFs, este patrón se seguiría mostrando para otras ZPFs de zonas bajas y altas.

### Características ambientales relevantes dentro de cada ZPF y subgrupos

La ZPF 9 (asociada a la zona media-alta del río Biobío y sus tributarios como el río Duqueco, Quilme, Lirquén, Huequecura y Queuco) se caracterizó por una geomorfología con mayores elevaciones, precipitaciones anuales, pendientes, razón de valle y sinuosidad, junto con menores anchos de valle y canal. Estas características son típicas de ríos de ritrón, lo que genera ríos más turbulentos y con mayor energía (Figueroa et al., 2020). La ZPF 9 se caracterizó por altos valores de uso de suelo plantaciones y bosque nativo. Esto sumado a la casi nula influencia de efluentes industriales y domésticos aguas arriba (presentando las mayores distancias a los efluentes domésticos más cercanos), se traduce en una mejor calidad del agua con altos valores de oxígeno disuelto. Si bien esta ZPF tiene influencia de barreras físicas asociadas a las centrales de embalse Angostura, Ralco y Pangue, no presentó valores altos de razón de número de barreras por largo aguas abajo y arriba. En el caso de la hidrología, para este grupo existe una división. Sitios del río Biobío se ven afectados por el régimen *hydropеaking* causado por la operación de los embalses (reflejado en los altos valores de variables como las fluctuaciones de caudal sub diarias, reversión positiva y rango de caudal). En cambio, sitios de los tributarios como el Quilme, Lirquén, Queuco y Huequecura poseen régimen natural.

El grupo 8-A (asociado a la zona media-alta del río Laja, junto con sitios singulares del Renaico, Malleco y Biobío), a diferencia de la ZPF 9, estuvo asociado a una geomorfología con menores elevaciones y pendientes, pero mayores anchos de valle, ancho de canal y número de canales. Al igual que la ZPF 9 este grupo posee altos valores de uso de suelo de plantaciones y bosque nativo y poca influencia de efluentes industriales y domésticos, lo cual da por consiguiente una buena calidad del agua. Este grupo presenta alta influencia de barreras físicas, siendo más relevante la razón de número de barreras por largo aguas abajo. Esto se corresponde en parte debido a que el río Laja se encuentra

altamente intervenido por centrales hidroeléctricas de pasada (Parra et al., 2020). Asociado a esto último es que este río se encuentra bajo régimen *run of river*, a diferencia de la ZPF 9 que tiene un régimen de caudal modificado por *hydropeaking* (Elgueta et al., 2020). A pesar de esto, este grupo no presenta altos valores de variables que reflejen amplias variaciones de caudal.

El grupo 8-B (asociado a las zonas bajas del río Laja, Vergara y Malleco, y a las cercanías de la confluencia del río Biobío con el Vergara) al pertenecer a la misma ZPF que el grupo 8-A presentó una geomorfología similar, separándose de este último por tener mayores anchos de fondo de valle. Este grupo se caracterizó por mayores porcentajes de usos de suelo agrícola, urbano y plantaciones, y muy poco uso de suelo bosque nativo. Esto se correlaciona con los altos cambios de uso de suelo ocurridos en la zona baja de la cuenca en los últimos 30 años (Aguayo & Félez, 2020). En esta zona se concentra un alto número de efluentes (reflejada en las variables razón de número de efluentes domésticos e industriales aguas arriba), lo cual sumado a los cambios de uso de suelo, se traduce en una peor calidad del agua. En términos de esto último existió una división. Los sitios del Laja presentaron valores altos de conductividad, nitrógeno total, fósforo total y nitrato. En cambio, los sitios del río Biobío presentaron valores altos de nitrito, AOX y DQO. Altos niveles de nitrógeno y fósforo total en ríos se asocian con el uso de fertilizantes asociado a suelo agrícola (Gergel et al., 2002; Jones et al., 2001), los cuales llegan a los ríos principalmente con ayuda de las precipitaciones (Nangia et al., 2010). Valores altos de AOX (halógenos orgánicos adsorbibles) y DQO (demanda química de oxígeno) están muy relacionados con efluentes industriales (Area et al., 2010). En términos de barreras, los sitios correspondientes a la zona baja del Laja presentaron cierta influencia de barreras aguas arriba (reflejada en la razón de número de barreras por largo aguas arribas). En lo que respecta a su hidrología, existe otra división. El primer subgrupo corresponde a sitios asociados a la zona baja del río Biobío (específicamente cerca de la confluencia con el río Vergara),

que a pesar de la distancia aun parecieran verse afectados por el *hydropeaking* de los embalses ubicados aguas arriba (reflejado en variables como fluctuaciones sub diarias, reversión positiva y rango de caudales). El segundo subgrupo se encuentra bajo régimen *run-of-river* (sitios del Laja) o natural (Vergara o Malleco). Los sitios del Laja tienden a presentar altos valores de reversión positiva y rango de caudal, pero en menor magnitud que los mencionados para el curso principal de la cuenca de la ZPF 9.

Por último, el grupo 8-C (asociado a las zonas altas del río Laja) presentó una geomorfología similar a los grupos 8-A y 8-B al pertenecer a la misma ZPF. Debido a su ubicación en la zona alta del Laja posee alta presencia de uso de suelo bosque nativo, lo cual junto con nula presencia de efluentes aguas arriba, da como resultado una buena calidad del agua. En términos de barreras físicas, presenta alta influencia de estas aguas abajo y arriba (reflejada en la razón de barreras por largo aguas abajo y arriba). Este grupo no presenta alteraciones de caudal notables reflejadas en las variables hidrológicas.

#### Forzantes ambientales en los ensambles de peces de cada ZPF y subgrupos

En primer lugar se discutirá cada tipo de variable por separado. En el caso de las variables geomorfológicas, los peces de la ZPF 9 y el grupo 8-A se asocian a las mismas variables como la elevación, las precipitaciones y razón de valle. El grupo 8-C, en adición a la elevación, presenta asociación con la cantidad de canales, lo que se explica por qué tramos de este grupo poseían hasta 7 canales, la mayor cantidad dentro de todos los grupos. Los peces del grupo 8-B se encuentran asociados principalmente al ancho de valle, ancho de canal, las pendientes laterales y el confinamiento. El modelo obtenido es consistente con lo expuesto anteriormente, ya que los peces de la cuenca del Biobío, en lo que respecta a los grupos trabajados, no se encuentran respondiendo a la escala de ZPFs, ya que no hay una clara distinción entre la asociación de los peces de la ZPF 9 y los de la ZPF 8 (específicamente con el grupo 8-A) con la geomorfología. La elevación



es la variable que explicó mayor proporción de varianza entre este tipo de variables (un 30% por sí sola) y también es la principal variable que hace la distinción entre el conjunto de la ZPF 9 junto con los grupos 8-A-8-C, y el grupo 8-B. Esto se corresponde con el hecho de que la elevación ha sido identificada como una de las principales forzantes en los cambios en composición y riqueza de especies en la zona Sudamericana de los Andes (Herrera-Perez et al., 2019). De la misma forma, la hidrogeomorfología a escala de valle a sido identificada como una forzante significativa en la variación de los ensamblajes de peces a escala de macrosistema (Maasri et al., 2021).

Para los usos de suelo es importante destacar que los cuatro usos resultaron significativos en los test marginales, siendo el uso de suelo bosque nativo el que explica la mayor proporción de varianza (~20% por sí solo). Los ensamblajes de la ZPF 9 y el grupo 8-A se asociaron nuevamente a las mismas forzantes, en este caso, el uso de bosque nativo, el uso plantaciones y el uso agrícola, siendo más relevante el primero. El grupo 8-C se encontró asociado principalmente al uso de suelo bosque nativo. En el caso de los peces del grupo 8-B, estos están viéndose afectados principalmente por los usos agrícola, plantaciones y urbano. Los distintos grupos de peces en este caso presentaron una respuesta similar a la geomorfología. Esto se explica en parte, ya que existe cierta correlación entre la elevación y los distintos usos de suelo en la cuenca. La dinámica de los cambios de usos de suelo que se han dado en la cuenca en los últimos 30 años ha derivado que los remanentes de bosque nativo se encuentren principalmente en las zonas con mayor elevación, concentrándose los usos agrícola, plantaciones y urbano en las zonas bajas de la cuenca (Aguayo & Félez, 2020).

En lo que respecta a efluentes y barreras físicas, no se pudo obtener un modelo consistente para ambos tipos de variables. Esto se debe porque si bien las variables son significativas y explican una proporción de varianza considerable por sí solas, están muy correlacionadas unas con otras y al considerarlas juntas

en un modelo se superponen. En el caso de los efluentes, la razón de efluentes industriales explicó mayor proporción de varianza por sí sola que la razón de efluentes domésticos (22,5% explicado por los industriales contra el 12% explicado por los domésticos). Esto se explica debido a que los efluentes industriales son mucho más relevantes en términos de aporte de contaminantes que los efluentes domésticos, por ejemplo, aportando hasta 10 veces más DQO (Ministerio del Medio Ambiente, 2016). Ambos tipos de efluentes se concentraban principalmente en el grupo 8-B, por lo que los ensambles de este grupo sin duda deben estar viéndose afectados por estos. Entre fuentes industriales importantes a mencionar en estas zonas se cuentan los efluentes de celulosas asociados a CMPC, los cuales se consideran la principal fuente de contaminación puntual en la cuenca (Alonso et al., 2017). En el caso de las barreras físicas, la razón de barreras aguas abajo resultó mucho más importante como forzante que la razón de barreras aguas arriba (~18% de proporción de varianza explicada por sí sola por la primera contra el 4,2% explicada por la segunda). Esto se justifica debido a que la presencia de barreras físicas aguas abajo se traduce en una fragmentación de los hábitats y una pérdida de conectividad para los ensambles aguas arriba de la barrera, los cuales quedan aislados del resto de la red hídrica aguas abajo (Díaz et al., 2019; Laborde et al., 2016; McCluney et al., 2014). Debido a la instalación de nuevas barreras físicas proyectadas en la cuenca del Biobío (pasando de 19 barreras a 158 para el año 2050; Díaz et al., 2019), es esperable que la relevancia de este tipo de forzantes no haga sino más que aumentar en el futuro.

En términos de calidad del agua, las variables están actuando como forzantes principalmente en los peces del grupo 8-B (ubicados en las zonas bajas del río Laja, Vergara y Malleco, y en las cercanías de la confluencia del río Biobío con el Vergara). La temperatura y conductividad presentaron influencia para todos los ensambles de este grupo. En adición a estas variables, al igual que como se observó en los análisis exploratorios previos, los ensambles del río Laja y Vergara

estarían viéndose afectados por el fósforo total y nitrato, mientras que los del curso principal del Biobío por el AOX, DQO y nitrito. Recordemos que los peces del grupo 8-B se encuentran en zonas que concentran los mayores cambios de usos de suelo y los mayores números de efluentes en la cuenca, por lo que sin duda estas variables estén correlacionadas con el hecho de que la calidad de agua esté actuando como forzante casi exclusivamente en este grupo.

Para las variables hidrológicas tampoco se pudo obtener un modelo consistente para representar el comportamiento de los peces. De estas, las más relevantes resultaron el caudal mínimo, caudal máximo y las fluctuaciones sub diarias (explicando el 11% de la proporción de varianza por sí solas en el caso de las dos primeras y el 10% por sí sola en el caso de las fluctuaciones sub diarias). Cabe destacar que estas tres variables hidrológicas corresponden a la escala sub diaria. Las variables a escala sub diaria han sido identificadas como las más importantes para explicar las forzantes en las diferencias de las comunidades de peces entre zonas hidrogeomórficas sometidas a alteraciones de régimen de caudal (Elgueta et al., 2020). En este caso es importante mencionar que estas variables están representando a su vez a otras variables correlacionadas (Anexo 1). En lo que respecta a las variables ya mencionadas, el caudal máximo y mínimo están correlacionadas con el promedio de caudal diario, la mediana de caudal diario, el caudal delta diario y la desviación estándar. Las fluctuaciones de caudal sub diarias a su vez están correlacionadas con la tasa promedio de incremento de caudal, la tasa promedio de descenso de caudal, el caudal delta diario y la desviación estándar.

Ahora considerando todas las variables ambientales en conjunto, el modelo final muestra que los peces de la ZPF 9 (ubicado en la zona media-alta del río Biobío y sus tributarios como el Duqueco, Quilme, Lirquén, Huequecura y Queuco) y el grupo 8-A (ubicado en la zona media-alta del río Laja junto con sitios singulares en el Malleco, Renaico y Biobío) están asociadas a las mismas forzantes

ambientales: el bosque nativo y la elevación (variables de origen natural). Estos dos grupos se caracterizan por alta abundancia de *P. irwini*, *T. areolatus* y *O. mykiss*, y en el caso de la ZPF 9, también de *S. trutta*. Las principales forzantes actuando en estos grupos podrían estar propiciando la presencia de las truchas. Ríos con mayores elevaciones se asocian con mayor turbulencia, oxígeno y energía, características aptas para los salmónidos (Habit et al., 2015). De forma similar, la correlación que se observa en el modelo final entre la elevación y el uso de suelo bosque nativo se corresponde con el hecho de que en la cuenca del Biobío zonas con altas elevaciones y pendientes asociadas a variaciones naturales están más conectadas con ríos asociados a bosque nativo (Fierro et al., 2019). Así mismo, ríos asociados a vegetación nativa en la cuenca del Biobío se caracterizan por baja riqueza de especies y presencia de especies de aguas frías como las truchas (Fierro et al., 2019). De esta forma podemos decir que tanto la elevación, como el bosque nativo y la presencia de salmónidos en estos grupos está correlacionada.

En el caso del grupo 8-C (asociado a la zona alta del río Laja), si bien también presenta influencia de la elevación y el bosque nativo, las forzantes asociadas a la presencia de barreras físicas tanto hacia abajo como hacia arriba junto con la cantidad de canales hacen que se diferencien de los otros grupos de zonas altas. Esto demuestra que a pesar de existir influencia de forzantes naturales como la elevación y el uso de suelo bosque nativo, la presencia de forzantes antrópicas de incidencia directa (barreras físicas) tendría mayor peso en la determinación de los ensambles de peces. El movimiento longitudinal es una función fundamental de la ecología de los peces de agua dulce, directamente controlando las dinámicas de fuente-sumidero, el flujo de genes y la capacidad de adaptación a las perturbaciones naturales o antropogénicas (Heggenes et al., 1999; Kelley et al., 2018; Roberts et al., 2013; Schlosser, 1998). La alteración de esta función puede llevar a la declinación del tamaño de las poblaciones y a la eventual extinción local de las especies (Horreo et al., 2011; Morita et al., 2009; Neraas &

Spruell, 2001). Por ejemplo, a la presencia de las centrales de pasada en el río Laja se le atribuye la ausencia o declive severo de la abundancia de *P. irwini* en las zonas altas del río (Habit et al., 2007; Valenzuela-Aguayo et al., 2019), lo que a su vez explica la ausencia de esta especie en la composición de ensamblajes del grupo 8-C (compuesto por *O. mykiss* y *T. areolatus*). Esto junto con los distintos efectos que podría estar teniendo la alta presencia de *O. mykiss* en esta zona, explican las diferencias en composición y baja riqueza en relación con otros grupos de zonas altas (ZPF 9 y grupo 8-A).

Por último, los peces del grupo 8-B (ubicado en la zona baja del río Laja, Vergara y Malleco, y en las cercanías de la confluencia del río Biobío con el Vergara) estarían asociados a forzantes antrópicas de incidencia directa en forma de las alteraciones de calidad del agua (temperatura, conductividad, DQO y nitrato); forzantes antrópicas del entorno en forma de los cambios de usos de suelo (usos de suelo plantaciones, agrícola y urbano); y forzantes naturales relacionadas a los anchos de valle y canal. El grupo 8-B se caracterizó por la mayor riqueza y diversidad de especies. En el caso de las especies nativas se cuentan *B. microlepidotus*, *P. irwini*, *T. areolatus*, *P. trucha*, y para las introducidas se cuenta *G. holbrooki*. La mayor riqueza de especies puede estar relacionado con las forzantes naturales, donde zonas con mayores anchos de canal, menor corriente y mayores anchos de valle se caracterizan por interacciones con las llanuras aluviales, las cuales proveen una multitud de rango de hábitats para el desove o reclutamiento de muchas de estas especies (Górski et al., 2018; Montoya et al., 2012). Por el contrario, las forzantes de calidad del agua y usos de suelo se asocian con la degradación y alteración de los hábitats, afectando las distribuciones y abundancias de las especies de este grupo, lo que podría estar relacionado con la ausencia de especies nativas que antes si eran encontradas en las zonas bajas de la cuenca como *Geotria australis* (lamprea de bolsa), *Nematogenys inermis* (bagre grande) y *Percichthys melanops* (perca negra; Habit et al., 2020). La abundancia de especies generalistas y/o más tolerantes a

hábitats degradados se suele ver aumentada en este tipo de condiciones (Cooper et al., 2013; Gerth et al., 2017; McCallum et al., 2019; Tetreault et al., 2012; Von Schiller et al., 2008). De esta forma, estas forzantes podrían también estar relacionadas con el aumento de la distribución y abundancia de *G. holbrooki* en las zonas bajas de la cuenca (donde se encuentra el grupo 8-B), como Habit et al. (2020) comprobaron previamente. De la misma forma, el incremento de *Cyprinus carpio* (carpa común) y desplazamiento de especies nativas como *P. trucha*, *P. melanops* y *O. mauleanum* ha sido detectado en ambientes de pozones con influencia de efluentes de celulosa en el Biobío (Habit et al., 2006a). Los peces de este grupo se ven afectados en primer lugar por las variables más locales (calidad del agua) que afectan el ambiente directo en que estas especies se desenvuelven, y después por las variables del entorno del río (usos de suelo). De todas formas se observa que las forzantes de cambios de usos de suelo y calidad del agua afectando a los peces del grupo 8-B están muy relacionadas una con otra. Se ha demostrado que los usos de suelo afectan la calidad del agua y la estructura de los ensamblajes biológicos (Almeida et al., 2017; Fonseca & Tanaka, 2015; Hlúbiková et al., 2014; Liu et al., 2020), siendo los usos agrícolas y urbano los principales estresores para los ensamblajes de peces (Fierro et al., 2017a; Habit et al., 2006a). Ríos asociados a usos de suelo agrícola y de plantaciones se caracterizan por alta conductividad, nutrientes, sólidos suspendidos y temperaturas elevadas (Gerth et al., 2017; Stefanidis et al., 2015). Del mismo modo, es esperable que mayor uso de suelo urbano se asocie con zonas con una calidad del agua más deteriorada (Fierro et al., 2017; Figuerola et al., 2012; Parra et al., 2004; Pizarro et al., 2014, Urrea-Clos et al., 2014). El nitrato por su lado está muy ligado a la descarga de aguas servidas y a la utilización de fertilizantes en la agricultura (Servicio Agrícola y Ganadero, 2012).

Si observamos los resultados, la ZPF 9 y el grupo 8-A están asociadas a las mismas forzantes ambientales y a su vez presentan una composición de peces similar. Por el contrario los grupos 8-B y 8-C están asociadas a distintas forzantes

tanto antrópicas como naturales cada uno, y del mismo modo, presentan una composición distinta a las de los demás grupos. De esta forma se puede concluir que existe una relación de asociación entre las forzantes y la composición de peces de los grupos. Llama la atención que no apareció ninguna forzante asociada por ejemplo a los cambios de régimen de caudal debido al *hydropeaking*. La ausencia de variables hidrológicas en el modelo final denota que este tipo de variables resultaron menos relevantes al lado de otras variables antrópicas como los usos de suelo (los cuatro usos de suelo aparecieron en el modelo final) y la calidad del agua. Por otro lado, si bien las razones de número de efluentes industriales y domésticos explicaban gran proporción de varianza por sí solas (23% y 17% respectivamente), tampoco aparecieron en el modelo final. A pesar de esto es probable que el efecto de los efluentes como forzante esté manifestándose en las distintas variables de calidad del agua.

Algo a tener en cuenta acerca de estos resultados es lo ya mencionado anteriormente acerca del origen de los datos. La información de sitios de muestreo de peces fue limitada en el número de ZPFs abarcadas y también en la distribución espacial de estos sitios dentro de las ZPFs abarcadas. Por ejemplo, los sitios de muestreo correspondientes a la ZPF 9 se encuentran muy juntos, todos casi en la misma zona de la cuenca, a diferencia de los sitios que se dispuso para la ZPF 8, los cuales abarcan una distribución más amplia. Con base a esto es lógico que la estructura de los ensambles de la ZPF 9 fuera más homogénea (a diferencia de la ZPF 8 donde se identificaron tres subgrupos), ya que a mayor cercanía entre los sitios mayor similitud. Podría ser probable que de haberse dispuesto sitios de muestreo en las zonas altas de la ZPF 9, como por ejemplo en las cercanías de Lonquimay, se hubiera evidenciado una mayor variabilidad en la nube de datos de peces de la ZPF 9.

### Variación longitudinal a lo largo del gradiente de elevación

Si observamos todos los modelos dbRDA obtenidos, se ve una clara diferenciación entre los grupos de zonas altas (ZPF 9 y grupos 8-A/8-C) y los de zonas bajas (grupo 8-B). Esto está ligado a que la distribución de las distintas presiones antrópicas en la cuenca varía de forma longitudinal con la elevación (por ejemplo la zona baja concentrando los cambios de usos de suelo y efluentes, la zona alta concentrando las barreras físicas y mayor bosque nativo, etc.). Fácil acceso a recursos acuáticos en zonas bajas a menudo implican gradientes aguas arriba-aguas abajo de incremento de estresores y degradación de sistemas (Bruno et al., 2014; Fierro et al., 2019; Radinger et al., 2018; Tedesco et al., 2009), lo que se corresponde con el hecho de que el grupo 8-B presentara mayor número de forzantes.

De forma similar, si observamos los resultados de composición de peces, se evidencia cierta variación en la estructura de los ensamblajes de peces a lo largo del gradiente de elevación. Esto queda muy claro si observamos el río Laja, ya que se ve como la composición de los peces cambia longitudinalmente a través de este, con tres grupos distintos de peces claramente marcados: zona baja del Laja (grupo 8-B), zona media-alta del Laja (grupo 8-A) y zona alta del Laja (grupo 8-C). Se ha demostrado una disminución en la riqueza de especies y un aumento en la distinción de la composición de especies con la elevación, siendo mayor la dominancia de algunas especies a más altas elevaciones (Barboza & Villalobos, 2018; Carvajal-Quintero et al., 2015; De La Barra et al., 2016; Jaramillo-Villa et al., 2010; Pouilly et al., 2006). La distribución de las especies a lo largo del gradiente de elevación puede estar fuertemente relacionada con la morfología física, la ecología y las adaptaciones específicas de estas para sobreponerse a las fuertes corrientes (Hoagstrom & Berry, 2008; Piet, 1998; Svanbäck, 2004). Por ejemplo, los peces nativos chilenos pocas veces se distribuyen más allá de los 1500 m de altura (Vila et al., 1999). Ahora si observamos las ZPFs, esta



variación longitudinal en los ensamblajes de peces no estaría viéndose abordada, ya que, por ejemplo, si vemos el mismo río Laja, este en su extensión se encuentra compuesto mayoritariamente por una única ZPF (ZPF 8). De esta forma, los resultados podrían estar mostrando que el posicionamiento espacial de las ZPFs dentro de una red fluvial podría estar jugando un rol en la variación de la composición de los ensamblajes de peces por medio de dispersión y selección ambiental (Altermatt, 2013; Herrera-Perez et al., 2019; Maasri et al., 2021). La posición longitudinal dentro de las ZPFs sí es relevante, ejemplificado en que no son iguales las características en términos de la estructura de los peces en las zonas bajas de la ZPF 8 (río Laja bajo) que en las zonas altas de la misma ZPF (río Laja alto).

¿Cómo podríamos incluir esta variación longitudinal que no está siendo abordada por estas ZPFs? Se ha sugerido que varios procesos basados en la dinámica de parches y en el río continuo pueden estar simultáneamente influenciando el metabolismo de los ríos y la concentración de nutrientes (Collins et al., 2018). Del mismo modo, Maasri et al. (2021) propone que la organización discreta de las comunidades de organismos en las ZPFs es el resultado de una combinación de procesos tanto basados en el río continuo como en la dinámica de parches. Incluyendo, por ejemplo, el orden de Strahler, se abordaría la variación longitudinal de los ensamblajes de peces a través del gradiente de elevación. El orden de Strahler es un buen indicador del tamaño del río dentro de una cuenca, por lo que ha sido utilizado para describir cambios en la dimensión longitudinal de los ecosistemas fluviales según lo describe la Teoría del Río Continuo (Vannote et al., 1980). Thorp et al. (2006) reconoce que a pesar de considerar los ríos como un modelo discreto, gradientes longitudinales y progresivos aguas abajo de respuestas a factores abióticos y bióticos serán observados en las comunidades, formando un gradiente continuo parcial-biótico como lo predice la Teoría del Río Continuo. Este continuo sería explicado por condiciones físicas que son esperadas que cambien longitudinalmente, como por ejemplo la

temperatura y oxígeno disuelto. De esta forma, se propone que una combinación de análisis basados en la dinámica de parches (como la utilizada en este estudio con las ZPFs) y en el río continuo (incluyendo el orden de Strahler) beneficiaría el análisis y la interpretación de los patrones de los distintos ensambles en la cuenca, ya que se contaría con una clasificación de los ríos que se ajustaría mucho mejor a la variación longitudinal de la composición de peces observada.

## **7. CONCLUSIONES**

Basándonos en los resultados obtenidos, se rechaza el primer enunciado de la hipótesis. Los distintos ensambles de peces de la cuenca, en lo que respecta a las ZPFs 9 y 8, no responden a la escala de ZPF, observándose que grupos de ensambles de la ZPF 8 (grupo 8-A) presentan una composición de peces muy similar a los ensambles de la ZPF 9. Se evidenció una clara influencia de la elevación en la distribución de los peces, con la composición de los ensambles variando longitudinalmente desde las zonas bajas a las zonas altas a pesar de pertenecer a una misma ZPF (el caso de la ZPF 8 con el río Laja). En lo que respecta al segundo enunciado de la hipótesis, este se acepta, ya que múltiples variables antropogénicas resultaron significativas para explicar la variación de los ensambles de peces. Además se observó que la respuesta a distintas forzantes ambientales estuvo acompañada de diferencias (o similitudes) en la composición de los ensambles, existiendo una clara asociación entre ambas.

Información acerca de las principales forzantes ambientales actuando en cada ZPF pueden servir como la línea de base para el enfoque de esfuerzos de conservación aplicados de forma específica por región de la cuenca. De esta forma, resultados como los obtenidos pueden tener implicaciones relevantes para el manejo y aplicación de estrategias en pos de la conservación de las especies del río Biobío (Elgueta et al., 2019). Se evidencia que las relaciones entre las distintas forzantes ambientales y los ensambles de peces a nivel de cuenca hidrográfica son muy complejas, conjugando una combinación de factores

naturales y antropogénicos tanto de efecto local como del entorno. En pos de robustecer los próximos estudios asociados a estas temáticas, se recomienda, en primer lugar, realizar un diseño metodológico de muestreo específico para este tipo de investigaciones. Esto para además comprobar si con una base de datos más robusta los resultados y patrones observados en esta investigación se siguen manteniendo. Debido a la disponibilidad de datos con la que se contaba de forma previa, datos que no fueron obtenidos con fines específicos para los objetivos de este estudio, solo se pudo trabajar con dos ZPFs de las nueve presentes. De forma similar, en muchos casos no se contaba con información disponible de distintas variables ambientales (ej. datos hidrológicos o de calidad del agua), por lo cual se tuvo que trabajar bajo múltiples supuestos para poder derivar la información para esos sitios. Por esto se propone realizar un diseño de muestreo/análisis con mayor número de sitios de muestreo de peces en distintas ZPFs (tanto en las zonas bajas, medias y altas), y también de estos mismos muestreos obtener una mayor base de datos ambientales *in-situ* en la medida de lo posible. En segundo lugar, se propone la inclusión del orden de Strahler en la clasificación de los ríos, para así abordar la variación longitudinal de los ensamblajes evidenciada, combinando a su vez la dinámica de parches con la teoría del río continuo, como lo proponen Collins et al. (2018) y Maasri et al. (2021).

## 8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abell, R., Thieme, M.L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Petry, P. (2008). Freshwater ecoregions of the world: A new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*. 58, 403-414.

Alfaro, M., Salazar, F. (2005). Ganadería y contaminación difusa, implicancias para el sur de Chile. *Agricultura Técnica*. 65, 330–340.

Aguayo, M., Félez, J. (2020). Dinámica del uso de suelo en la cuenca del Biobío. En: EULA-CHILE, Centro de Ciencias Ambientales. *Evolución y perspectivas a 30 años de su creación*.

Aguayo, M., Pauchard, A., Azocar, G., Parra, O. (2009). Cambio del uso del suelo en el centro sur de Chile a fines del siglo XX. *Revista Chilena de Historia Natural*. 82(3), 361-374.

Almeida, D., Alcaraz-Hernández, J.D., Merciai, R., Benejam, L., García-Berthou, E. (2017). Relationship of fish indices with sampling effort and land use change in a large Mediterranean river. *Science of the Total Environment*. 605–606, 1055–1063.

Alonso, A., Figueroa, R., Castro-Díez, P. (2017). Pollution assessment of the Biobío River (Chile): Prioritization of substances of concern under an ecotoxicological approach. *Environmental Management*. 59(5), 856-869.

Anderson, D., Moggridge, H., Warren, P., Shucksmith, J. (2014). The impacts of 'run-of-river' hydropower on the physical and ecological condition of rivers: Physical and ecological impacts of ROR hydropower. *Water and Environment Journal*. 29(2), 268–276.

Anderson, M.J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*. 26, 32–46.

Anderson, M.J. (2017). Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). In: Balakrishnan, N., Colton, T., Everitt, B., Piegorsch, W., Ruggeri, F., Teugels, J.L., editors. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd. p. 1–15.

Anderson, M.J., Gorley, R.N., Clarke, K.R. (2008). *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical Methods*.

Andreoli, A., Mao, L., Iroumé, A., Arumí, J., Nardini, A., Pizarro, R., Caamano, D., Meier, C., Link, O. (2012). The need for a hydromorphological approach to Chilean river management. *Revista Chilena De Historia Natural*. 85, 339-343.

Area, M., Ojeda, S., Barboza, O., Bengoechea, D., Felissia, F. (2010). *Tratamientos aplicables para la reducción de la DQO recalcitrante de efluentes*

de pulpados quimimecánicos y semi químicos. *Revista de Ciencia y Tecnología*. 13(1), 4–12.

Arismendi, I., González, J., Soto, D., Penaluna, B. (2012). Piscivory and diet overlap between two non-native fishes in southern Chile. *Austral Ecology*. 37, 346–354.

Arismendi, I., Penaluna, B., Dunham, J.B., García de Leaniz, C., Soto, D., Fleming, I., Gomez-Uchida, D., Gajardo, G., Vargas, P.V., León-Muñoz, J. (2014). Differential invasion success of salmonids in southern Chile: patterns and hypotheses. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 24, 919-941.

Arismendi, I., Soto, D., Penaluna, B., Jara, C., Leal, C., León-Muñoz, J. (2009). Aquaculture, non-native salmonid invasions, and associated declines of native fishes in lakes of the northern Chilean Patagonia. *Freshwater Biology*. 54, 1135–1147.

Arman, N.Z., Salmiati, S., Said, M.I.M., Aris, A. (2019). Development of macroinvertebrate-based multimetric index and establishment of biocriteria for river health assessment in Malaysia. *Ecological Indicators*. 104, 449–458.

Bahamonde, P.A., McMaster, M.E., Servos, M.R., Martyniuk, C.J., Munkittrick, K.R. (2015). Molecular pathways associated with the intersex condition in rainbow darter (*Etheostoma caeruleum*) following exposures to municipal wastewater in the Grand River basin, ON, Canada. Part B. *Aquatic Toxicology*. 159, 302–316.

Barboza, J., Villalobos, G. (2018). Fish assemblages and their ecological traits along an elevational gradient in the Río Pacuare, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 66.

Belbin, L. (1993). Environmental representativeness: regional partitioning and reserve selection. *Biological Conservation*. 66, 223–230.

Boys, C.A., Thoms, M.C. (2006). A hierarchical scale approach to the assessment of fish assemblages and their habitat associations in large dryland rivers. *Hydrobiologia*. 572, 11–31.

Bray, R.J., Curtis, J.T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*. 27, 325–349.

Brittain, J.E., Saltveit, S.J. (1989). A review of the effect of river regulation on mayflies (Ephemeroptera). *River Research and Applications*. 3, 191–204.

Brodersen, J., Rodríguez-Gil, J.L., Jönsson, M., Hansson, L.A., Brönmark, C., Nilsson, P.A., Nicolle, A., Berglund, O. (2011). Temperature and resource availability may interactively affect over-wintering success of juvenile fish in a changing climate. *PLoS One*. 6(10).

Brown, A.V., Lyttle, M.M., Brown, K.B. (1998). Impact of gravel mining on gravel bed streams. *Transactions of the American Fisheries Society*. 127, 979–994.

Bruno, D., Belmar, O., Sánchez-Fernández, D., Guareschi, S., Millán, A., Velasco, J. (2014). Responses of Mediterranean aquatic and riparian communities to human pressures at different spatial scales. *Ecological Indicators*. 45, 456–464.

Campos, H. (1985). Distribution of the fishes in the Andean rivers in the South of Chile. *Archiv für Hydrobiologie*. 104, 169–191.

Campos, H., Alay, F., Ruiz, V., Gavilán, J. (1993). Antecedentes biológicos de la fauna íctica presente en la hoya hidrográfica del río Biobío. En: *Seminario Limnología y Evaluación de Impacto Ambiental* (Eds. Faranda F, Parra O). Ediciones Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción, Chile. 70-72.

Carrión, M.D., Palacios, J.H., Ward, Á.F., González, C.A., Nilsson, C. (2017). Herramientas para la cuantificación del impacto hidrológico y ecológico de la producción hidroeléctrica.

Carvajal-Quintero, J.D., Escobar, F., Alvarado, F., Villa-Navarro, F.A., Jaramillo-Villa, Ú., Maldonado-Ocampo, J.A. (2015). Variation in freshwater fish assemblages along a regional elevation gradient in the northern Andes, Colombia. *Ecology and Evolution*. 5(13), 2608-20.

Castillo, M.M., Morales, H., Valencia, E., Morales, J.J., Cruz-Motta, J.J. (2013). The effects of human land use on flow regime and water chemistry of headwater streams in the highlands of Chiapas. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 407.

Chamorro, S., Hernández, V., Matamoros, V., Domínguez, C., Becerra, J., Vidal, G., Pina, B., Bayona, J.M. (2013). Chemical characterization of organic microcontaminant sources and biological effects in riverine sediments impacted by urban sewage and pulp mill discharges. *Chemosphere*. 90, 611–619.

Chaparro, T., Botelho, D., Cleto, E. (2008). Treatment of industrial effluents of recalcitrant nature using ozone, hydrogen peroxide and ultraviolet radiation. *Revista Facultad de Ingeniería Universidad de Antioquia*. 24-38.

Chiang, G., Munkittrick, K.R., Orrego, R., Barra, R. (2010). Monitoring of the environmental effects of pulp mill discharges in Chilean rivers: lessons learned and challenges. *Water Quality Research Journal of Canada*. 45(2), 111-122.

Clarke, K.R., Gorley, R.N. (2006). PRIMER v6: User Manual/Tutorial.

Clarke, K.R., Somerfield, P.J., Airoldi, L., Warwick, R.M. (2006). Exploring interactions by second-stage community analyses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 338, 179–192.

Clarke, K.R., Warwick, R.M. (2006). Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Primer-E Ltd: Plymouth, UK.

Collins, S.E., Matter, S.F., Buffam, I., Flotemersch, J.E. (2018). A patchy continuum? Stream processes show varied responses to patch- and continuum-based analyses. *Ecosphere*. 9(11).

Collins, S.E., Thoms, M.C., Flotemersch, J.A. (2014). Hydrogeomorphic zones characterize river bed sediment patterns within a river network? *River Systems*. 21(4), 203–213.

Cooper, S.D., Sake, P.S., Sabater, S., Melack, J.M., Sabo, J.L. (2013). The effects of land use changes on streams and rivers in Mediterranean climates. *Hydrobiologia*. 719, 383–425.

Copp, G.H., Bianco, P.G., Bogutskaya, N.G., Eros, T., Falka, I., Ferreira, M.T., Fox, M.G., Freyhof, J., Gozlan, R.E., Grabowska, J., Kovac, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A.M., Penaz, M., Povz, M., Przybylski, M., Robillard, M., Russell, I.C., Stakenas, S., Sumer, S., Vila-Gispert, A., Wiesner, C. (2005). To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology*. 21, 242–262.

Corporación Nacional Forestal. (2015). Sistema de Información Territorial.

Csiki, S., Rhoads, B. (2010). Hydraulic and Geomorphological Effects of Run-of-River Dams. *Progress in Physical Geography*. 34(6), 755–780.

Cuevas, J.G., Huertas, J., Leiva, C., Paulino, L., Dörner, J., Arumi, J.L. (2014). Nutrient retention in a microcatchment with low levels of anthropogenic pollution. *Bosque (Valdivia)*. 35(1), 75-88.

Dala-Corte, R.B., Giam, X., Olden, J.D., Becker, F.G., Guimarães, T.D.F., Melo, A.S. (2016). Revealing the pathways by which agricultural land-use affects stream fish communities in South Brazilian grasslands. *Freshwater Biology*. 61, 1921–1934.

De La Barra, J., Aguilera, G., Maldonado, M., Pouilly, M. (2016). ¿Qué factores determinan la distribución altitudinal de los peces de ríos tropicales andinos? *Revista Biológica Tropical*. 64, 173–192.

Delong, M.D., Thoms, M.C., Sorenson, E. (2019). Interactive effects of hydrogeomorphology on fish community structure in a large floodplain river. *Ecosphere*. 10, 1–20.

Díaz, G., Arriagada, P., Górski, K., Link, O., Karelavic, B., Gonzalez, J., Habit, E. (2019). Fragmentation of Chilean Andean rivers: expected effects of hydropower development. *Revista Chilena de Historia Natural*. 92, 1.

Di Giulio, R.T., Hinton, D.E. (2008). *The Toxicology of Fishes*. CRC Press, Boca Raton: 1072 pp.

Duarte, W., Feito, R., Jara, C., Moreno, C., Orellana, A. (1971). Ictiofauna del sistema hidrográfico del río Maipo. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*. 32, 227–268.

Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kwabata, Z.I., Knowler, D.J., Lévêque, Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.H., Soto, D., Stiassny, M.L.J., Sullivan, C.A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*. 81, 163–182.

Dyer, B. (2000). Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos*, 19, 77-98.

Elgueta, A. (2020). Efectos de las alteraciones del régimen de caudal en la estructura de ensamblajes de macroinvertebrados y peces, a través de distintas zonas hidrogeomórficas: un enfoque taxonómico y funcional. Universidad de Concepcion, Facultad de Ciencias Ambientales.

Elgueta, A., González, J., Ruzzante, D., Walde, S., Habit, E. (2013). Trophic interference by *Salmo trutta* on *Aplocheilichthys zebra* and *Aplocheilichthys taeniatus* in southern Patagonian Lakes. *Journal of Fish Biology*. 82, 430–443.

Elgueta, A., Thoms, M., Górski, K., Díaz, G., Habit, E. (2019). Functional process zones and their fish communities in temperate Andean river networks. *River Research and Applications*. 35(2).

ESRI. (2015). *ArcGIS Desktop version 10.4*. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

Fierro, P., Bertrán, C., Mercado, M., Peña-Cortés, F., Tapia, J., Hauenstein, E., Caputo, L., Vargas-Chacoff, L. (2015). Landscape composition as a determinant of diversity and functional feeding groups of aquatic macroinvertebrates in southern rivers of the Araucanía, Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 43, 186–200.



Fierro, P., Bertrán, C., Mercado, M., Peña-Cortés, F., Tapia, J., Hauenstein, E., Vargas-Chacoff, L. (2012). Benthic macroinvertebrate assemblages as indicators of water quality applying a modified biotic index in a spatio-seasonal context in a coastal basin of southern Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 47, 23–33.

Fierro, P., Bertrán, C., Tapia, J., Hauenstein, E., Peña-Cortés, F., Vergara, C., Cerna, C., Vargas-Chacoff, L. (2017a). Effects of local land-use on riparian vegetation, water quality, and the functional organization of macroinvertebrate assemblages. *Science of the Total Environment*. 609, 724-734.

Fierro, P., Quilodrán, L., Bertrán, C., Arismendi, I., Tapia, J., Peña-Cortés, F., Hauenstein, E., Arriagada, R., Fernández, E., Vargas-Chacoff, L. (2016). Rainbow trout diets and macroinvertebrates assemblages responses from watersheds dominated by native and exotic plantations. *Ecological Indicators*. 60, 655–667.

Fierro, P., Valdovinos, C., Arismendi, I., Díaz Garrido, G., Jara-Flores, A., Habit, E., Vargas-Chacoff, L. (2019). Examining the influence of human stressors on benthic algae, macroinvertebrate, and fish assemblages in Mediterranean streams of Chile. *Science of the Total Environment*. 686, 26-37.

Fierro, P., Valdovinos, C., Vargas-Chacoff, L., Bertrán, C., Arismendi, I. (2017b). Macroinvertebrates and fishes as bioindicators of stream water pollution. In: Tutu, H. (Ed.), *Water Quality*. Intechopen, Rijeka, pp. 23–38.

Figuerola, R., Palma, A., Ruiz, V., Niell, X. (2007). Análisis comparativo de índices bióticos utilizados en la evaluación de la calidad de las aguas en un río mediterráneo de Chile: río Chillán, VIII Región. *Revista Chilena de Historia Natural*. 80, 225–242.

Figuerola, R., Parra, O., Díaz, M. (2020). La cuenca hidrográfica del río Biobío. En: EULA-CHILE, Centro de ciencias ambientales. *Evolución y Perspectivas a 30 años de su creación*.

Figuerola, 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.

Figuerola, B., Maceda-Veiga, A., Sostoa, A. (2012). Assessing the effects of sewage effluents in a Mediterranean creek: fish population features and biotic indices. *Hydrobiologia*. 694, 75-86.

- Fonseca, D.G., Tanaka, M.O. (2015). Influence of an exotic grass on benthic macroinvertebrate communities in a tropical rural landscape. *Hydrobiologia*. 762, 239–251.
- Freire, R., Pelegrini, R., Kubota, L., Duran, N., Peralta-Zamora, P. (2000). Nuevas tendencias para el tratamiento de residuos industriales que contienen compuestos organoclorados. *Química Nova*. 23(4).
- Fuzzen, M.L.M., Bennett, C.J., Tetreault, G.R., McMaster, M.E., Servos, M.R. (2015). Severe intersex is predictive of poor fertilization success in populations of rainbow darter (*Etheostoma caeruleum*). *Aquatic Toxicology*. 160, 106–116.
- Gaete, H., Larrain, A., Bay-Schmith, E., Baeza, J., Rodriguez, J. (2000). Ecotoxicological assessment of two pulp mill effluent, Biobío river basin, Chile. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 65, 183-189.
- García, A., Jorde, K., Habit, E., Caamaño, D., Parra, O. (2011). Downstream environmental effects of dam operations: changes in habitat quality for native fish species. *River Research and Applications*. 27, 312–327.
- García, A., Sobenes, C., Link, O., Habit, E. (2012). Bioenergetic models of the threatened darter *Percilia irwini*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. 45, 17-25.
- Gergel, S.E., Turner, M.G., Miller, J.R., Melack, J.M., Stanley, E.H. (2002). Landscape indicators of human impacts to riverine systems. *Aquatic Sciences*. 64, 118–128.
- Gerth, W., Li, J., Giannico, R. (2017). Agricultural land use and macroinvertebrate assemblages in lowland temporary streams of the Willamette Valley, Oregon, USA. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 236, 154–165.
- Gorman, O.T., Karr, J.R. (1978). Habitat structure and stream fish communities. *Ecology*. 59(3), 507–515.
- Górski, K., Habit, E., Pingram, M.A., Manosalva, A.J. (2018). Variation of the use of marine resources by *Galaxias maculatus* in large Chilean rivers. *Hydrobiologia*. 814, 61–73.
- Grantham, T.E., Figueroa, R., Prat, N. (2013). Water management in mediterranean river basins: a comparison of management frameworks, physical impacts, and ecological responses. *Hydrobiologia*. 719, 451–482.

Gibbons, J.W. (1976). Thermal alteration and the enhancement of species populations. In *Thermal Ecology II*, Esch GW, McFarlane RW (eds). ERDA Symposium Series (CONF-750425).

Gibson, R., Headrich, R., Wernerheim, C. (2005). Loss of fish habitat as a consequence of inappropriately constructed stream crossings. *Fisheries*. 30, 10–17.

Habit, E., Belk, M.C., Parra, O. (2007). Response of the riverine fish community to the construction and operation of a diversion hydropower plant in Central Chile. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 17, 37–49.

Habit, E., Belk, M., Tuckfield, C., Parra, O. (2006a). Response of the fish community to human-induced changes in the Biobío River in Chile. *Freshwater Biology*. 51(1), 1 – 11.

Habit, E., Díaz, G., Manosalva, A. (2020). Peces nativos del río Biobío: 30 años después. En: EULA-CHILE, Centro de ciencias ambientales. *Evolución y Perspectivas a 30 años de su creación*.

Habit, E., Dyer, B., Vila, I. (2006b) Estado de conocimiento de los peces dulceacuícolas de Chile. *Gayana*. 70,100–113.

Habit, E., González, J., Ortiz-Sandoval, J., Elgueta, A., Sobenes, C. (2015). Efectos de la invasión de salmónidos en ríos y lagos de Chile. *Ecosistemas*. 24, 43–51.

Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D.E., Walde, S.J., Belk, M.C. (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., Victoriano, P. (2005). Peces de agua dulce de la Cordillera de la Costa. En: Smith- Ramirez, C., Armesto, J., Valdovinos, C. (Eds.), *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*. Universitaria, Santiago, pp. 392–403.

Habit et al. (En preparación). Zonas de procesos funcionales en ríos andinos del centro-sur de Chile.

Hamdhani, H., Eppehimer, D.E., Bogan, M.T. (2020). Release of treated effluent into streams: A global review of ecological impacts with a consideration of its potential use for environmental flows. *Freshwater Biology*. 65, 1657-1670.

Heggenes, J., Bagliniere, J.L., Cunjak, R.A. (1999). Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish*. 8, 1–21.

Hernández, A., Miranda, M.D., Arellano, E.C., Dobbs, C. (2016). Landscape trajectories and their effect on fragmentation for a Mediterranean semi-arid ecosystem in Central Chile. *Journal of Arid Environments*. 127, 74–81.

Hernández, V., Eberlin, M.N., Chamorro, S., Becerra, J., Silva, M. (2013). Steroidal metabolites in Chilean river sediments influenced by pulp mill effluents. *Chilean Chemical Society*. 58, 2035–2037.

Herrera-Pérez, J., Parra, J., Restrepo Santamaria, D., Jimenez-Segura, L. (2019). The influence of abiotic environment and connectivity on the distribution of diversity in an andean fish fluvial network. *Frontiers in Environmental Science*. 7, 9.

Hlúbiková, D., Novais, M.H., Dohet, A., Ho mann, L., Ector, L. (2014). Effect of riparian vegetation on diatom assemblages in headwater streams under different land uses. *Science of the Total Environment*. 475, 234–247.

Hoagstrom, C.W., Berry, C.R. (2008). Morphological diversity among fishes in a Great Plains river drainage. *Hydrobiologia*. 596, 367-386.

Holeton, C., Chambers, P.A., Grace, L. (2011). Wastewater release and its impacts on Canadian waters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 68, 1836–1859.

Horreo, J.L., Martinez, J.L., Ayllon, F., Pola, I.G., Monteoliva, J.A., Héland, M., Garci-Vazquez, E. (2011). Impact of habitat fragmentation on the genetics of populations in dendritic landscapes. *Freshwater Biology*. 56(12), 2567–2579.

Huo, T., Jiang, Z., Karjan, A., Wang, Z., Tang, F., Yu, H. (2012). Length–weight relationships of 16 fish species from the Tarim River, China. *Journal of Applied Ichthyology*. 28 (1), 152–153.

Ibarra, J., Habit, E., Barra, B., Solís, K. (2011). Juveniles de salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*, Walbaum, 1792) en ríos y lagos de la Patagonia Chilena. *Gayana* 75, 17–25.

Iriarte, J., Lobos, G., Jaksic, F. (2005). Invasive vertebrate species in Chile and their control and monitoring by governmental agencies. *Revista Chilena de Historia Natural*. 78, 143–151.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). (2015). Climate change 2014, Synthesis Report. Intergovernmental Panel for Climate Change. ISBN.

Jaramillo-Villa, U., Maldonado-Ocampo, J.A., Escobar, F. (2010). Altitudinal variation in fish assemblage diversity in streams of the central Andes of Colombia. *Journal of Fish Biology*. 76, 2401–2417.

Johnson, S., Ringler, N. (2014). The response of fish and macroinvertebrate assemblages to multiple stressors: a comparative analysis of aquatic communities in a perturbed watershed (Onondaga Lake, NY). *Ecological Indicators*. 41, 198–208.

Karrasch, B., Parra, O., Cid, H., Mehrens, M., Pacheco, P., Urrutia, R., Valdovinos, C., Zaror, C. (2006). Effects of pulp and paper mill effluents on the microplankton and microbial self-purification capabilities of the Biobío River, Chile. *Science of the Total Environment*. 359, 194–208.

Kelley, J.L., Grierson, P.F., Collin, S.P., Davies, P.M. (2018). Habitat disruption and the identification and management of functional trait changes. *Fish and Fisheries*. 19, 716–728.

Kinouchi, T., Yagi, H., Miyamoto, M. (2007). Increase in stream temperature related to anthropogenic heat input from urban wastewater. *Journal of Hydrology*. 335, 78–88.

Knaepkens, G., Bervoets, L., Verheyen, E., Eens, M. (2004). Relationship between population size and genetic diversity in endangered populations of the European bullhead (*Cottus gobio*): implications for conservation. *Biological Conservation*. 115, 403–410.

Kondolf, G.M. (1997). Hungry water: effects of dams and gravel mining on river channels. *Environmental Management*. 21, 533–551.

Laborde, A., González, A., Sanhueza, C., Arriagada, P., Wilkes, M., Habit, E., Link, O. (2016). Hydropower development, riverine connectivity, and non-sport fish species: criteria for hydraulic design of fishways. *River Research and Applications*. 32(9), 1949–57.

Lacy, S.N., Meza, F.J., Marquet, P.A. (2017). Can environmental impact assessments alone conserve freshwater fish biota? Review of the Chilean experience. *Environmental Impact Assessment Review*. 63, 87–94.

Larrison, D.G.J., Forlin, L. (2002). Male-biased sex ratios of fish embryos near a pulp mill: Temporary recovery after a short-term shutdown. *Environmental Health Perspectives*. 110, 739–42.

Legendre, P., Legendre, L. (2012). *Developments in Environmental Modelling, Volume 24: Numerical Ecology*.

Link, O., Habit, E. (2015). Requirements and boundary conditions for fish passes of non-sport fish species based on Chilean experiences. *Reviews in Environmental Science and Biotechnology*. 14, 9–21.

Liu, X., Chen, K., Chen, Q., Wang, M., Wang, L. (2016). The community structure of macroinvertebrate and its relationship to the environmental factors in summer and autumn within typical reaches of Huai river basin. *Acta Scientiae Circumstantiae*. 36, 1928–1938.

Liu, L., Xu, Z., Yang, F., Yin, X., Wu, W., Li, J. (2020). Comparison of fish, macroinvertebrates and diatom communities in response to environmental variation in the Wei River basin, China. *Water*. 12(12), 3422.

Maasri, A., Pyron, M., Arsenault, E., Thorp, J., Mendsaikhan, B., Tromboni, F., Minder, M., Kenner, S., Costello, J., Chandra, S., Otgonganbat, A., Boldgiv, B. (2021). Valley-scale hydrogeomorphology drives river fish assemblage variation in Mongolia. *Ecology and Evolution*. 11. 6527-6537.

Maasri, A., Thorp, J.H., Gelhaus, J.K., Tromboni, F., Chandra, S., Kenner, S.J. (2019). Communities associated with the functional process zone scale: A case study of stream macroinvertebrates in endorheic drainages. *Science of the Total Environment*. 677, 184-193.

Maasri, A., Thorp, J., Kotlinski, N., Kiesel, J., Erdenee, B., Jähnig, S. (2021). Variation in macroinvertebrate community structure of functional process zones along the river continuum: New elements for the interpretation of the river ecosystem synthesis. *River Research and Applications*. 37(4), 665-674.

Mancilla, G., Valdovinos, C., Azocar, M., Jorquera, P., Figueroa, R. (2009). Efecto del reemplazo de la vegetación nativa de ribera sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en arroyos de climas templados, Chile central. *Hidrobiológica*. 19(3), 193-203.

Margalef, D.R. (1958). Information Theory in Ecology. *General Systematics*. 3, 36-71.

Marin, V., Delgado, L., Vila, I. (2006). Sistemas acuáticos, ecosistemas y cuencas hidrográficas. In I. Vila, A. Veloso, R. Schlatter, C. Ramírez (Eds.), *Macrófitas y*

vertebrados de los sistemas límnicos de Chile (pp. 13–19). Santiago de Chile: Editorial Universitaria.

Marr, S.M., Marchetti, M.P., Olden, J.D., Morgan, D.L., García-Berthou, E., Arismendi, I., Day, J.A., Griffiths, C.L., Skelton, P.H. (2010). Freshwater fish introductions in mediterranean-climate regions: are there commonalities in the conservation problem? *Diversity and Distributions*. 16; 606-619.

Marr, S.M., Olden, J.D., Leprieur, F., Arismendi, I., Caleta, M., Morgan, D.L., Nocita, A., Šanda, R., Tarkan, A.S., García-Berthou, E. (2013). A global assessment of freshwater fish introductions in Mediterranean-climate regions. *Hydrobiologia* 719, 317–329.

McArdle, B.H., Anderson, M.J. (2001). Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*. 82, 290–297

McCallum, E.S., Nickel, K.E., Mehdi, H., Du, S.N.N., Bowman, J.E., Midwood, J.D., Kidd, K.A., Scott, G.R., Balshine, S. (2019). Municipal wastewater effluent affects fish communities: a multi-year study involving two wastewater treatment plants. *Environmental Pollution*. 252, 1730–1741.

McCluney, K.E., Poff, N.L., Palmer, M.A., Thorp, J.H., Poole, G.C., Williams, B.S., Williams, M.R., Baron, J.S. (2014). Riverine macrosystems ecology: sensitivity, resistance, and resilience of whole river basins with human alterations. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 12(1), 48–58

McClure, M.M., Carlson, S.M., Beechie, T.J., Pess, G.R., Jorgensen, J.C., Sogard, S.M., Sultan, S.E., Holzer, D.M., Travis, J., Sanderson, B.L., Power, M.E., Carmichael, R.W. (2008). Evolutionary consequences of habitat loss for Pacific anadromous salmonids. *Evolutionary Applications*. 1, 300–318.

Meador, M., Frey, J. (2018). Relative importance of water-quality stressors in predicting fish community responses in midwestern streams. *Journal of the American Water Resources Association*. 54(3).

Miltner, R.J., Rankin E.T. (1998). Primary nutrients and the biotic integrity of rivers and streams. *Freshwater Biology*. 40, 145–58.

Ministerio de Medio Ambiente (MMA). (2016). Monitoreo para la vigilancia de la norma secundaria de calidad de aguas de la cuenca del río Biobío. Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile.

Miserendino, M.L., Brand, C., Di Prinzio, C. (2008). Assessing urban impacts on water quality, benthic communities and fish in streams of the Andes Mountains, Patagonia (Argentina). *Water, Air and Soil Pollution*. 194, 91-110.

Montoya, G., Jara, A., Solis-Lufi, K., Colin, N., Habit, E. (2012). First stages of the life cycle in native fish from the San Pedro River (Valdivia River Basin, Chile). *Gayana*. 76, 86–100.

Morita, K., Morita, S.H., Yamamoto, S. (2009). Effects of habitat fragmentation by damming on salmonid fishes: Lessons from white-spotted charr in Japan. *Ecological Research*. 24(4), 711–722.

Mu, H., Li, M., Liu, H., Cao, W. (2014). Analysis of fish eggs and larvae flowing into the Three Gorges Reservoir on the Yangtze River, China. *Fisheries Science*. 80(3), 505–515.

Mueller, M., Pander, J., Geist, J. (2011). The effects of weirs on structural stream habitat and biological communities. *Journal of Applied Ecology*. 48, 1450-1461.

Mueller, M., Pander, J., Wild, R., Lueders, T., Geist, J. (2013). The effects of stream substratum texture on interstitial conditions and bacterial biofilms: methodological strategies. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*. 43(2), 106-113.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403, 853–858.

Nagrodski, A., Raby, G.D., Hasler, C.T., Taylor, M.K., Cooke, S.J. (2012). Fish stranding in freshwater systems: Sources, consequences, and mitigation. *Journal of Environmental Management*. 103, 133–141.

Nangia, V., Mulla, D.J., Gowda, P.H. (2010). Precipitation changes impact stream discharge, nitrate-nitrogen load more than agricultural management changes. *Journal of Environmental Quality*. 39, 2063–71.

Neraas, L.P., Spruell, P. (2001). Fragmentation of riverine systems: The genetic effects of dams on bull trout (*Salvelinus confluentus*) in the Clark Fork river system. *Molecular Ecology*. 10(5), 1153–1164.

Niemeyer, H., Cereceda, P. (1984). Hidrografía. Chile: Geografía de Chile. Tomo VIII. Instituto Geográfico Militar.

Nilsson, C., Reidy, C.A., Dynesius, M., Revenga, C. (2005). Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*. 308(5720), 405–408.



Orrego, R., Burgos, A., Moraga-Cid, G., Inzunza, B., González, M., Valenzuela, A., Barra, R., Gavilán, J.A. (2006). Effects of pulp and paper mill discharges on caged rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): Biomarker responses along a pollution gradient in the Biobío River, Chile. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 25, 2280-2287.

Orrego, R., Guchardi, J., Hernandez, V., Krause, R., Roti, L., Armour, J., Ganeshakumar, M., Holdway, D. (2009). Pulp and paper mill effluent treatments have differential endocrine-disrupting effects on rainbow trout. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 28, 181–188.

Parra, O., Chuecas, L., Campos, H., Vighi, M., Vismara, R. (1993). Caracterización física y química y evaluación de la calidad para uso múltiple del agua del río Biobío (Chile Central). En: Evaluación de la calidad del agua y ecológica del sistema limnético y fluvial del río Biobío (F., Faranda y O., Parra, Eds.). Serie Monografías Científicas, vol. 2, Centro EULA, Universidad de Concepción, Chile.

Parra, O., Muñoz, M., Perez, L. (2009). Gestión integrada de cuencas como base del ordenamiento territorial descentralizado. En: Von Baer, H. (Ed.). Pensando en Chile desde sus regiones. Editorial Universidad de la Frontera: Serie AU-Sinergia Regional (Temuco, Chile), 819 pp.

Parra, O., Figueroa, R., Valdovinos, C., Habit, E., Díaz, M.E. (2013). Programa de monitoreo de calidad del agua del sistema río Biobío 1994-2012: Aplicación del anteproyecto de norma de la calidad del agua del río Biobío. Editorial Universidad de Concepción.

Parra, O., Valdovinos, C., Habit, E., Figueroa, R. (2004). Programa de monitoreo de la calidad del agua del sistema río Biobío. Informe Técnico, Centro de Ciencias Ambientales Eula-Chile, Universidad de Concepción, Chile.

Penaluna, B.E., Arismendi, I., Soto, D. (2009). Evidence of interactive segregation between introduced trout and native fishes in northern Patagonian rivers. Chile. *Transactions of the American Fisheries Society*. 138, 839–845.

Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P., Fernandez-Manjarrés, J.F., Chini, L. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*. 330(6010), 1496–1501.

Pielou, E.C. (1969). *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience John Wiley & Sons, 285 p.

Piet, G.J. (1998). Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes*. 51, 67-86.

- Poole, N.J., Parkes, R.J., Wildish, D.J. (1977). Reaction of estuarine ecosystems to effluent from pulp and paper industry. *Helgol Meeresunters.*
- Pouilly, M., Barrera, S., Rosales, C. (2006). Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia). *Journal of Fish Biology.* 68, 137–156.
- Radinger, J., Alcaraz-Hernández, J.D., García-Berthou, E. (2018). Environmental and spatial correlates of hydrologic alteration in a large Mediterranean river catchment. *Science of the Total Environment.* 639, 1138–1147.
- Raeymaekers, J.A., Raeymaekers, D., Koizumi, I., Geldof, S., Volckaert, F.A. (2009). Guidelines for restoring connectivity around water mills: a population genetic approach to the management of riverine fish. *Journal of Applied Ecology.* 46, 562–571.
- Rahel, F.J. (2000). Homogenization of fish faunas across the United States. *Science.* 288, 854–856.
- Rahel, F.J. (2002). Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 33, 291–315.
- Roberts, J.H., Angermeier, P.L., Hallerman, E.M. (2013). Distance, dams and drift: What structures populations of an endangered, benthic stream fish? *Freshwater Biology.* 58, 2050–2064.
- Rosenthal, H. (1980). Implications of transplants to aquaculture and ecosystems. *Marine Fisheries Review.* 42, 1–14.
- Ruiz, V. (1996). Ictiofauna del río Laja (VIII Región, Chile): Una evaluación preliminar. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción.* 67, 15–21.
- Saalfeld, D.T., Reutebuch, E.M., Dickey, R.J., Seesock, W.C., Webber, C., Bayne, D.R. (2012). Effects of landscape characteristics on water quality and fish assemblages in the Tallapoosa river basin, Alabama. *Southeastern Naturalist.* 11(2), 239-252.
- Saavedra, L., Quiñones, R.A., Becerra, J. (2014). Distribution and sources of phytosterols in coastal and river sediments of south-central Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research.* 42, 61–84.
- Schlosser, I.J. (1998). Fish recruitment, dispersal, and trophic interactions in a heterogeneous lotic environment. *Oecologia.* 113, 260–268.
- Schlosser, I.J., Kallemeyn, L.W. (2000). Spatial variation in fish assemblages across a beaver-influenced successional landscape. *Ecology.* 81, 1371–1382.
- Servicio Agrícola y Ganadero (SAG). (2012). Informe de venta de plaguicidas de uso agrícola en Chile. Ministerio de Agricultura.

Shannon, C.E., Weaver, W. (1949). The mathematical theory of communication. University Illinois Press, Urbana, IL.

Simon, K.S., Townsend, C. (2003). The impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organization, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology*. 48, 982-994.

Soldner, M., Stephen, I., Ramos, L., Angus, R., Wells, N.C., Grosso, A., Crane, M. (2004). Relationship between macroinvertebrate fauna and environmental variables in small streams of the Dominican Republic. *Water Research*. 38, 863-874.

Soto, D., Arismendi, I., González, J., Sanzana, J., Jara, F., Jara, C., Guzmán, E., Lara, A. (2006). Sur de Chile, país de truchas y salmones: Patrones de invasión y amenazas para las especies nativas. *Revista Chilena de Historia Natural*. 79, 97-117.

Stalter, D., Magdeburg, A., Quednow, K., Botzat, A., Oehlmann, J. (2013). Do contaminants originating from state-of-the-art treated wastewater impact the ecological quality of surface waters? *PLoS One* 8.

Stanford, J., Lorgan, M., Hauer, F. (2005). The shifting habitat mosaic of river ecosystems. *Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen (Stuttgart, Germany)*. 29, 123-136.

Stefanidis, K., Panagopoulos, Y., Mimikou, M., (2015). Impact assessment of agricultural driven stressors on benthic macroinvertebrates using simulated data. *Science of the Total Environment*. 540, 32–42.

Svanbäck, R. (2004). Ecology and evolution of adaptive morphological variation in fish populations (Doctoral dissertation). Umeå, Sweden: Umeå University.

Tedesco, P.A., Sagnes, P., Laroche, J. (2009). Variability in the growth rate of chub *Leuciscus cephalus* along a longitudinal river gradient. *Journal of Fish Biology*. 74, 312–319.

Tetreault, G.R., Brown, C.J.M., Bennett, C.J., Oakes, K.D., McMaster, M.E., Servos, M.R. (2012). Fish community responses to multiple municipal wastewater inputs in a watershed. *Integrated Environmental Assessment and Management*. 9, 456–468.

Thoms, M.C., Delong, M.D., Flotemersch, J.E., Collins, S.E. (2017). Physical heterogeneity and aquatic community function in river networks: A case study from the Kanawha River Basin, USA. *Geomorphology*. 290, 277–287.

Thoms, M.C., Scown, M., Flotemersch, J. (2018). Characterization of river networks; A GIS approach and its applications. *Journal of the American Water Resources Association*. 54, 889–913.

- Thorp, J.H., Thoms, M.C., Delong, M.D. (2006). The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*. 22(2), 123–147.
- Thorp, J.H., Thoms, M.C., Delong, M.D. (2008). *The riverine ecosystem synthesis: Toward a conceptual cohesiveness in river science*. London: Academic Press.
- Urrea-Clos, G., García-Berthou, E., Sabater, S. (2014). Factors explaining the patterns of benthic chlorophyll-a distribution in a large agricultural Iberian watershed (Guadiana river). *Ecological Indicators*. 36, 463-469.
- USEPA (U.S. Environmental Protection Agency). (2016). *National Rivers and Streams Assessment 2008–2009 Technical Report*. U.S. Environmental Protection Agency EPA-841/R/12-17/008.
- Valdovinos, C., Parra, O. (2006). *La cuenca del río Biobío: Historia natural de un ecosistema de uso múltiple*.
- Valenzuela-Aguayo, F., McCracken, G., Manosalva, A., Habit, E., Ruzzante, D. (2019). Human-induced habitat fragmentation effects on connectivity, diversity and population persistence of an endemic fish, *Percilia irwini*, in the Biobío river basin (Chile). *Evolutionary Applications*. 13(4).
- van den Heuvel, M.R., Ellis, R.J. (2002). Timing to exposure to a pulp and paper effluent influences the manifestation of reproductive effects in rainbow trout. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 21, 2338– 47.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., Cushing, C.E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130–113.
- Vargas, P., Arismendi, I., Larga, G., Millar, J., Peredo, S. (2010). Evidencia de solapamiento de micro-hábitat entre juveniles de salmón introducido *Oncorhynchus tshawytscha* y el pez nativo *Trichomycterus areolatus* en el río Allipén, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 45, 285–292.
- Vargas, P.V., Arismendi, I., Gomez-Uchida, D. (2015). Evaluating taxonomic homogenization of freshwater fish assemblages in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 88, 1–10.
- Vila, I., Fuentes, L., Contreras, M. (1999). Peces límnicos de Chile. *Boletín de Museo de Historia Natural*. 48, 61-75.
- Vila, I., Pardo, R., Dyer, B., Habit, E. (2006). Peces límnicos: diversidad origen y estado de conservación. In: Vila, I., Veloso, A., Schlatter, R., Ramírez, C. (eds) *Macrófitas y vertebrados de los ecosistemas límnicos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, pp 72–102.

- Vila, V., Habit, E. (2015). Current situation of the fish fauna in the Mediterranean region of Andean river systems in Chile. *FiSHMED Fishes in Mediterranean Environments*. 002, P2.
- Vivancos, A., Górski, K., Manosalva, A., Toledo, B., Reid, M., Habit, E. (2020). Hydrological connectivity drives longitudinal movement of endangered endemic Chilean darter *Percilia irwini* (Eigenmann, 1927). *Journal of fish biology*. 98(1).
- Von Schiller, D., Martí, E., Riera, J.L., Ribot, M., Marks, J.C., Sabater, F. (2008). Influence of land use on stream ecosystem function in a Mediterranean catchment. *Freshwater Biology*. 53, 2600–2612.
- Wang, L., Robertson, D.M., Garrison, P.J. (2007). Linkages between nutrients and assemblages of macroinvertebrates and fish in wadeable streams: Implication to nutrient criteria development. *Environmental management*. 39, 194-212.
- Wang, Y., Zhang, Y., Gao, X., Shuqin, M.A., Yin, X., Ding, S. (2016). Analysis of fish community distribution and its relationship with environmental factors in different freshwater eco-regions of Taizi river basin. *Research Journal of Environmental Sciences*. 29(2), 192–201.
- Wilkes, M., Webb, A., Pompeu, P., Silva, L., Baker, C., Franklin, P., Link, O., Habit, E., Kemp, P., Vowles, A. (2019). Not just a migration problem: metapopulations, habitat shifts and gene flow are also important for fishway science and management. *River Research and Applications*. 35(1).
- Winemiller, K.O. (2018). Trends in biodiversity: freshwater. In D.A. Della, Sala, M.I. Goldstein (Eds.), *The Encyclopedia of the anthropocenem* (Vol. 3, pp. 151–161). Oxford, UK: Elsevier.
- Wotton, R.S. (1994). Particulate and dissolved organic matter as food. In *The Biology of Particles in Aquatic Systems*, Wotton RS (ed.). Lewis: Boca Raton, FL.
- Wotton, R.S. (1995). Temperature and lake-outlet communities. *Journal of Thermal Biology*. 20, 121–125.
- Wu, J., Mao, R., Li, M., Xia, J., Song, J., Cheng, D., Sun, H. (2020). Assessment of aquatic ecological health based on determination of biological community variability of fish and macroinvertebrates in the Weihe River Basin, China. *Journal of Environmental Management*. 267(2), 110651.
- Wyzga, B., Amirowicz, A., Radecki-Pawlik, A.R., Zawiejska, J. (2009). Hydromorphological conditions, potential fish habitats and the fish community in a mountain river subjected to variable human impacts, the Czarny Dunajec, polish Carpathians. *River Research and Applications*. 25, 517–536.

Zawiejska, J., Wyzga, B., Radecki-Pawlik, A. (2015). Variation in surface bed material along a mountain river modified by gravel extraction and channelization, the Czarny Dunajec, polish Carpathians. *Geomorphology*. 231, 353–366.

Zhang, X., Xiong, L., Liu, Y., Deng, C., Mao, S. (2014). Histopathological and estrogen effect of pentachlorophenol on the rare minnow (*Gobiocypris rarus*). *Fish Physiology and Biochemistry*. 40, 805–816.

Zhao, C., Shao, N., Yang, S., Ren, H., Ge, Y., Zhang, Z., Zhao, Y., Yin, X. (2019). Integrated assessment of ecosystem health using multiple indicator species. *Ecological Engineering*. 130, 157–168.

Zunino, S., Baeza, M., Quiroz, S., Rivera, R. (1999). Ampliación distribucional de la carmelita *Percilia gillissi* Girard, 1854 (Pisces: Perciliidae). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*. 24, 119–12.



## 9. ANEXOS

**Anexo 1.** Variables utilizadas finalmente en el análisis estadístico. En la tabla se presenta el nombre abreviado utilizado, las correlaciones con otras variables y la transformación aplicada a cada una de las variables.

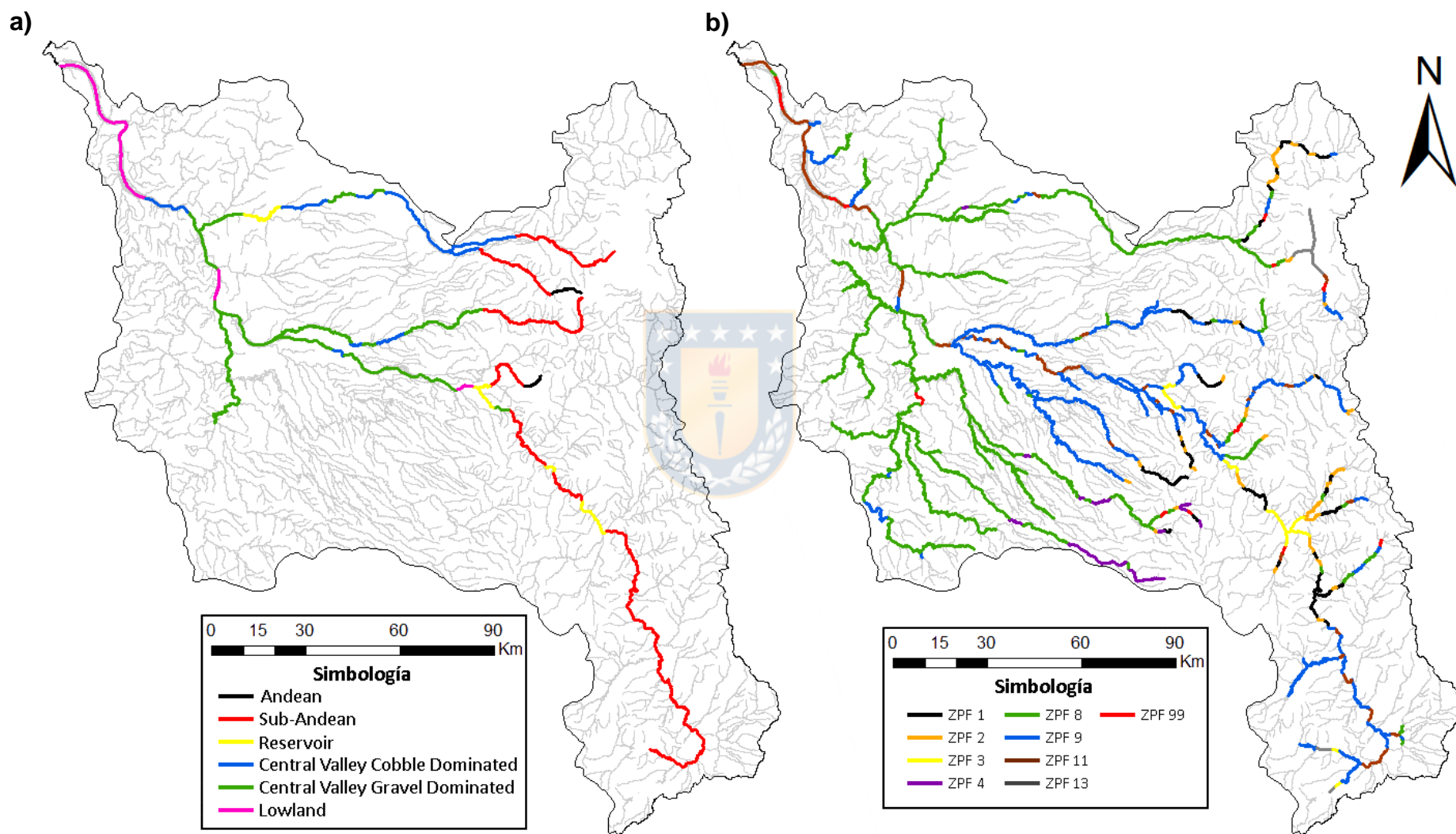
Dominio	Variable	Abreviación	Correlacionada con	Transformación
Geomorfología	Elevación	-	Ninguna	Raíz Cuarta
	Geología	-	Ninguna	Ninguna
	Precipitación promedio anual	Pp_anual	Ninguna	Log (x+1)
	Pendiente izquierda del valle	P_izquie	Ninguna	Raíz Cuarta
	Pendiente derecha del valle	P_derecha	Ninguna	Raíz Cuarta
	Pendiente hacia abajo del valle	P_abajo	Ninguna	Log (x+1)
	Ancho promedio del fondo del valle	A_valle	Ninguna	Log (x+1)
	Ancho promedio del valle	A_micro	Ninguna	Raíz Cuarta
	Razón de valle (entre el ancho valle y el ancho del fondo del valle)	Rat_valle	Ninguna	Log (x+1)
	Confinamiento	C_confin	Ninguna	Raíz Cuarta
	Sinuosidad del cauce	S_cauce	Ninguna	Raíz Cuarta
	Sinuosidad de la banda del canal	S_BCanal	Ninguna	Raíz Cuadrada
	Longitud banda de canal	L_BCanal	Ninguna	Raíz Cuarta
	Ancho de canal	Ancho_Ca	Ninguna	Ninguna
	Clase de forma de canal	Clase_FC	Ninguna	Ninguna
Cantidad de canales	Can_can	Ninguna	Raíz Cuadrada	
Uso de suelo	% Agrícola	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
	% Plantaciones	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
	% Urbano	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
	% Bosque Nativo	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
Efluentes industriales y domésticos	Distancia al efluente industrial más cercano	Dist_industrial	Ninguna	Raíz Cuarta
	Distancia al efluente doméstico más cercano	Dist_doméstico	Ninguna	Raíz Cuarta
	Razón número de efluentes industriales por largo aguas arriba	Razón_industriales	Ninguna	Raíz Cuarta
	Razón número de efluentes domésticos por largo aguas arriba	Razón_domésticos	Ninguna	Raíz Cuarta
Barreras físicas	Distancia a la barrera aguas arriba más cercana	Dist_barrer_arriba	Ninguna	Raíz Cuarta
	Distancia a la barrera aguas abajo más cercana	Dist_barrer_abajo	Ninguna	Raíz Cuarta
	Razón número de barreras por largo aguas arriba	Razón_barrer_arriba	Ninguna	Raíz Cuarta
	Razón número de barreras por largo aguas abajo	Razón_barrer_abajo	Ninguna	Raíz Cuarta
Calidad del agua	Temperatura	T°	Ninguna	Raíz Cuadrada
	pH	-	Ninguna	Raíz Cuadrada

	Conductividad	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
	O <sub>2</sub>	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
	P total	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
	N total	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
	Nitrito	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
	Nitrato	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
	Ortofosfato	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
	DQO	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
	AOX	-	Ninguna	Raíz Cuadrada
Hidrología	Fluctuaciones de caudal sub diarias	Fluctuaciones_subdiarias	Tasa promedio de incremento de caudal, Tasa promedio de descenso de caudal, Caudal delta diario, Desviación estándar	Raíz Cuadrada
	Coeficiente de variación en términos de incremento de caudal diario	Coef_var_incremento	Coef. variación en términos de descenso de caudal	Raíz Cuarta
	Caudal mínimo en 24 hrs	Q_mínimo	Promedio caudal diario, Mediana caudal diario, Caudal delta diario, desviación estándar	Raíz Cuarta
	Caudal máximo en 24 hrs	Q_máximo	Promedio caudal diario, Mediana caudal diario, , Caudal delta diario, desviación estándar	Raíz Cuarta
	Reversión positiva	Reversión_positiva	Reversión Negativa	Raíz Cuarta
	Asimetría de caudal diario	Asimetría_Qdiario	Ninguna	Raíz Cuadrada
	Rangos de caudales diarios (25/75th)	Rango_Qdiario_25/75th	Rangos de caudales diarios (10/90th)	Raíz Cuadrada
	Spreads de caudales diarios (25/75th)	Spread_Qdiario_25/75th	Spreads de caudales diarios (10/90th)	Raíz Cuarta



**Anexo 2.** Listado de especies de peces encontrados para los grupos utilizados. Se presenta información de la historia de vida, hábitat, tamaño y alimentación para cada uno. En las últimas columnas se presenta la abundancia.

Especie	Abreviación	N. Común	Historia de vida	Hábitat	Max. tamaño (cm)	Alimentación	ZPF 9	8-A	8-B	8-C
<b>Especies nativas</b>										
<i>Bullockia maldonadoi</i>	Bma	Bagrecito	Residente	Bentónico	8	Bentívoro	74	0	401	0
<i>Basilichthys microlepidotus</i>	Bmi	Pejerrey	Residente	Columna de agua	30	Omnívoro	146	15	1842	0
<i>Cheirodon galusdae</i>	Chg	Pocha	Residente	Columna de agua	7	Omnívoro	124	178	185	26
<i>Diplomystes nahuelbutaensis</i>	Dn	Tollo	Residente	Bentónico	25	Bentívoro	103	141	30	0
<i>Geotria australis</i>	Ga	Lamprea de bolsa	Anádromo	Bentónico (demersal)	60	Piscívoro	0	0	7	0
<i>Galaxias maculatus</i>	Gm	Puye	Residente Diadromo	Columna de agua	12	Zooplanctívoro Bentívoro	251	0	265	0
<i>Nematogenys inermis</i>	Ni	Bagre grande	Residente	Bentónico	41	Bentívoro	9	0	0	0
<i>Odontesthes mauleanum</i>	Omau	Cauque	Residente	Columna de agua	30	Omnívoro	0	0	44	0
<i>Percilia irwini</i>	Pi	Carmelita de concepción	Residente	Columna de agua y bentónico	9	Bentívoro	1579	1588	2233	1
<i>Percichthys melanops</i>	Pm	Perca Negra	Residente	Columna de agua	20	Bentívoro Piscívoro	0	0	1	0
<i>Percichthys trucha</i>	Pt	Perca trucha	Residente	Columna de agua	40	Bentívoro Piscívoro	87	21	787	0
<i>Trichomycterus areolatus</i>	Ta	Bagre	Residente	Bentónico	17	Bentívoro	394	469	661	71
<b>Especies Introducidas</b>										
<i>Carassius carassius</i>	Ca	Carpín	Residente	Columna de agua	64	Omnívoro	0	0	2	0
<i>Cyprinus carpio</i>	Cc	Carpa común	Residente	Columna de agua	120	Omnívoro	0	0	72	0
<i>Gambusia holbrooki</i>	Gh	Gambusia	Residente	Columna de agua	10	Omnívoro	0	0	620	0
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Om	Trucha arcoíris	Residente	Columna de agua	50	Bentívoro Piscívoro	1134	762	30	326
<i>Salmo trutta</i>	St	Trucha café	Residente	Columna de agua	50	Bentívoro Piscívoro	457	92	25	2



**Anexo 3.** Mapas de las ZPFs determinadas por Elgueta et al., (2019) (a) y ZPFs utilizadas en este estudio (b).

### Comparación con ZPFs de Elgueta et al. (2019)

Elgueta et al. (2019) previamente determinó la existencia de seis ZPFs para la cuenca del Biobío. Mapas comparativos entre esas ZPFs y las del presente estudio se presentan en el Anexo 3. Las principales diferencias entre ambas clasificaciones se centran en que la red hídrica en Elgueta et al. (2019) abarcó un total de 802 km, mucho menor que los 2328 km abarcados en la red de este estudio. La primera a su vez fue dividida en tramos de 5 km en promedio, mientras que las ZPFs de este estudio se trabajaron con tramos de 2,5 km en promedio. Estas diferencias se tradujeron en que las ZPFs utilizadas en este estudio resultaran en una red más densa y diversa con nueve ZPFs en total. Ambas redes de ZPFs coincidieron en 752,2 km. Si bien en la red de este estudio no se encuentra la fracción correspondiente al río Rucúe, se incluyeron un mayor número de tributarios en todas las zonas de la cuenca. La ZPF 1 coincidió con segmentos de la ZPF *Sub-Andean* de los ríos Duqueco, Huquecura y Biobío. La ZPF 2 coincidió con la ZPF *Sub-Andean* en pequeños segmentos en estas mismas zonas anteriores. La ZPF 3 coincidió con la ZPF *Reservoir* en las zonas de los embalses Angostura, Pangué y Ralco. La ZPF 4 coincidió solo con un pequeño segmento ubicado en la ZPF *Central Valley Cobble Dominated* del río Laja. La ZPF 8 coincidió con segmentos de la ZPF *Central Valley Gravel Dominated* del río Vergara, zonas bajas tanto del curso principal como del río Laja, y segmentos de la ZPF *Central Valley Cobble Dominated* del río Laja. La ZPF 9 coincidió con segmentos de la ZPF *Central Valley Gravel Dominated* asociada al río Duqueco y el río Biobío en la zona media, junto con segmentos de la ZPF *Sub-Andean* de estos mismos ríos y el río Huequecura. La ZPF 11 coincidió principalmente con la ZPF *Lowland*. La ZPF 13 no coincidió con ninguna ZPF debido a que esta se encuentra asociada a los lagos presentes en la cuenca, segmentos que no se abarcaron en la red de Elgueta et al. (2019). La ZPF 99 coincidió con ciertos segmentos de la ZPF *Lowland*.

