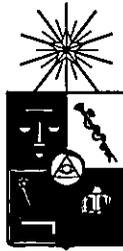


UCH-FC
MAG-B
M 971
C-1



Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

**PRESENCIA DE LA DIATOMEA INVASORA *Didymosphenia geminata* EN CHILE:
VENCENDO BARRERAS DE LA RESISTENCIA BIÓTICA.**

Tesis

entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magister en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias

por

PAOLA ANDREA MUÑOZ SEPÚLVEDA

Diciembre, 2015



Directora de Tesis: Vivian Montecino Banderet

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

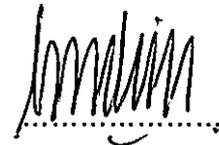
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata.

PAOLA ANDREA MUÑOZ SEPÚLVEDA

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 21 Noviembre 2014.....

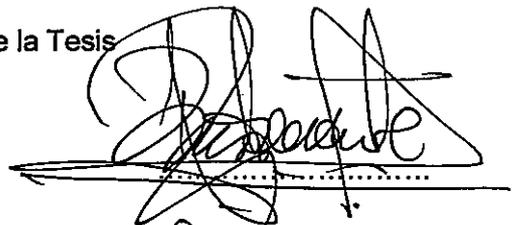
Director de Tesis:

Vivian Montecino Banderet

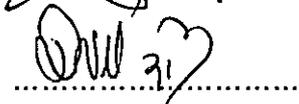


Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Ramiro Bustamante



Dr. David Véliz



BIOGRAFÍA



Paola Andrea Muñoz Sepúlveda nació en Santiago, el 3 de Septiembre de 1983. Sus estudios básicos los realizó en la comuna de San Miguel. El año 2004 ingresa a Bachillerato en Ciencias Naturales y exactas en la Universidad de Chile, y luego en el año 2007 es transferida a la carrera de Biología Ambiental de la misma universidad. Durante su último semestre se integra al laboratorio de Bio-óptica, bajo la tutela de la profesora Vivian Montecino, con quien realizó su seminario de título, el año 2012.

Durante el paso por el laboratorio de la profesora Montecino ha participado en varios proyectos relacionados con microalgas de aguas continentales. El año 2013 ingresa al programa de Magister en Ciencias Biológicas.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer, en primer lugar, a mi tutora Vivian Montecino por motivarme y guiarme durante todo este tiempo para seguir adelante, superar los obstáculos y terminar de buena forma esta etapa. A Ximena Molina por sus consejos y apoyo durante estos años; a Ramiro Bustamante y David Veliz por su tiempo, comentarios y ayuda durante la realización de este trabajo.

También, quisiera agradecer a mis amigos que me guiaron y ayudaron en el desarrollo de esta tesis Ariel Valdés y Alejandra Paredes, y aquellos que de alguna u otra manera aportaron en conocimiento y me incentivaron a continuar.

No puedo dejar de mencionar a mi familia quienes me entendieron y apoyaron durante este proceso, siendo un apoyo fundamental para mí.

INDICE

RESUMEN	VII
ABSTRACT.....	II
I INTRODUCCION.....	1
II HIPÓTESIS	10
2.1 HIPÓTESIS 1	10
2.2 HIPÓTESIS 2	10
III OBJETIVOS.....	11
3.1 OBJETIVO GENERAL.....	11
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	11
IV METODOLOGÍA.....	12
4.1 ÁREA DE ESTUDIO	12
4.2 VARIABLES FÍSICAS Y QUÍMICAS.....	14
4.3 OBTENCIÓN Y ANÁLISIS DE MUESTRAS BIOLÓGICAS.....	14
4.4 ANÁLISIS COMUNITARIOS	16
a) <i>Diversidad de especies</i>	16
b) <i>Equitatividad</i>	16
c) <i>Diversidad de tamaños</i>	17
4.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	17
V RESULTADOS	19
5.1 PATAGONIA NORTE Y SUR.....	19
5.1.1 <i>Fitoplancton</i>	19
5.1.2 <i>Fitobentos</i>	22
5.2 RESISTENCIA BIÓTICA (HRB).....	23
5.3 ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA DE TAMAÑOS DE LOS ENSAMBLES DE FITOPLANCTON.....	25

5.4 RELACIÓN ENTRE LA PRESENCIA DE <i>D. GEMINATA</i> CON LA ESTRUCTURA COMUNITARIA Y LOS PARÁMETROS FÍSICOQUÍMICOS MEDIANTE ANÁLISIS DE CORRESPONDENCIA CANÓNICA A NIVEL GLOBAL.....	28
5.4.1 <i>Fitoplancton</i>	28
5.4.2 <i>Fitobentos</i>	30
5.5 COMPORTAMIENTO DE <i>D. GEMINATA</i> EN FUNCIÓN DE LOS PARÁMETROS COMUNITARIOS Y FÍSICOQUÍMICOS UTILIZANDO UN MODELO LINEAL GENERALIZADO (GLM).....	31
5.5.1 <i>Fitoplancton</i>	31
5.5.2 <i>Fitobentos</i>	32
VI DISCUSIÓN	34
6.1 HIPÓTESIS DE LA RESISTENCIA BIÓTICA (HRB)	34
6.2 ANÁLISIS COMUNITARIOS GLOBALES	36
6.3 DIVERSIDAD DE TAMAÑOS (H'_{TAM})	37
6.4 RELACIÓN CON VARIABLES FÍSICAS, QUÍMICAS Y BIOLÓGICAS.....	38
VII CONCLUSIONES	43
VII REFERENCIAS	44
VIII APENDICE	54

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resumen de las variables fisicoquímicas y métodos utilizados en este estudio.	14
Tabla 2. Análisis de varianza de la regresión logística en el ensamble fitoplanctónico. 25	
Tabla 3. Análisis de varianza diversidad de tamaños (H'_{tam}) cuencas de Petrohué y Puelo.	26
Tabla 4. Varianza extraída y acumulada para cada componente en el CCA.	28
Tabla 5. Resultados del análisis de varianza para el modelo entregado en el CCA.	29
Tabla 6. Proporción de varianza acumulada en análisis de correspondencia canónica.	30
Tabla 7. Resultados finales del análisis de GLM para el fitoplancton de todos los ríos o a macroescala.	31
Tabla 8. Resultados finales del análisis de GLM en el fitobentos a nivel regional.	33

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Sitios donde se ha encontrado <i>D. geminata</i> (puntos en rojo positivo, en negro negativo) en Chile hasta 2012 (Figura modificada de Montecino y col. 2014).....	8
Figura 2. Cuencas (n= 9) y ríos (n= 94) estudiados en las regiones norte y sur de la Patagonia chilena (40°-52°S)	13
Figura 3. Diversidad de especies (H') y Equitatividad (J) en sector Patagonia Norte. ...	20
Figura 4. Diversidad de especies (H') y Equitatividad (J) en sector Patagonia Sur.	20
Figura 5. Diversidad de especies presentes en el fitoplancton en los sectores Patagonia Norte y Sur.	21
Figura 6. Diversidad de especies (H') y Equitatividad (J) en sector Patagonia Norte. ...	22
Figura 7. Diversidad de especies (H') y Equitatividad (J) en sector Patagonia Norte. ...	22
Figura 8. Diversidad de especies presentes en el fitobentos en los sectores Patagonia Norte y Sur.	23
Figura 9. Análisis de regresión logística de probabilidad de ocurrencia de <i>D. geminata</i> en función de la diversidad específica de la comunidad fitoplanctónica de todos los sitios de muestreo.	24
Figura 10. Diagrama de cajas que muestra la dispersión de datos en las cuencas de Petrohué y Puelo.	26
Figura 11. Análisis de regresión logística: probabilidad de ocurrencia de <i>D. geminata</i> en función de la diversidad de tamaños (H' _{tam}) en el fitoplancton de los ríos de las cuencas Puelo y Petrohué.	27
Figura 12. Diagrama del análisis de correspondencia canónica mostrando la distribución de los sitios de muestreo (n=94) y las variables ambientales (flechas). Los puntos rojos indican los sitios con presencia de <i>D. geminata</i> y los puntos negros, sitios con ausencia	29

Figura 13. Modelo final de la presencia de *D. geminata* en el fitoplancton en función de la combinación lineal de las variables riqueza de especies y orden del río. 32

Figura 14. Modelo final de la presencia de *D. geminata* en el fitobentos en función del orden del río. 34

RESUMEN

Las especies acuáticas invasoras producen graves daños en los ecosistemas límnicos a nivel mundial en distintas dimensiones. En Chile y otros países de la región, las especies invasoras "no nativas" amenazan el equilibrio de los ecosistemas del hemisferio sur, razón por la cual es imprescindible establecer medidas de bioseguridad. *Didymosphenia geminata*, diatomea originaria del hemisferio norte, se está expandiendo rápidamente desde el año 2010 en los cuerpos de agua de la zona centro-sur de Chile, lo que potencialmente podría generar pérdidas económicas, deterioro escénico y ecológico.

Dada la importancia de esta diatomea como un organismo invasor y de su actual proceso expansivo, es que en este estudio se evaluó si la comunidad residente tanto del bentos como del fitoplancton ejercen algún efecto importante sobre *D. geminata* basándose en la hipótesis de la resistencia biótica que señala que comunidades más diversas serían menos susceptibles a ser invadidas por especies exóticas.

Para ello se analizó la relación entre presencia/ausencia de *D. geminata* con las características comunitarias del fitoplancton y fitobentos, y también con las características fisicoquímicas de los ríos prospectados en diferentes cuencas.

La base de datos utilizada para este estudio en los cuerpos de agua del sur de Chile (entre los 40°23' °S a los 52°12' °S), incluye información de sistemas que presentan características oligotróficas, lo que según la literatura, facilitaría la colonización y desarrollo de *D. geminata*, registrando los datos de variables físicas y químicas como: velocidad ($m\ s^{-1}$), oxígeno disuelto (mgL^{-1}), pendiente (%), orden del río y caudal ($m^3\ s^{-1}$).

En cada una de las muestras fitoplanctónicas obtenidas y fijadas siguiendo metodología estándar, se determinaron los taxones presentes y su abundancia. Asimismo se determinaron parámetros comunitarios tanto en el fitoplancton como en el fitobentos (riqueza, diversidad y equitatividad).

A nivel regional, fue analizado si habían diferencias en la diversidad de especies (H') entre el sector Patagonia norte y sur, así como también se evaluó la relación entre los factores ambientales y comunitarios mediante un análisis de correspondencia canónica, donde fue posible determinar que el orden del río, la pendiente, la riqueza y diversidad específica son variables importantes para explicar las presencias de *D. geminata* en el plancton. Luego, los datos se analizaron mediante modelos lineales generalizados (GLM) y regresiones logísticas utilizando las mismas variables que en el análisis anterior, con el software R-project.

Para comparar la comunidad fitoplanctónica a nivel local, se utilizaron dos sistemas aledaños de la X región de los Lagos uno con presencia y otro sin presencia de *D. geminata*, donde las microalgas identificadas en las muestras de fitoplancton fueron categorizadas de acuerdo a su tamaño (5 niveles) para determinar su diversidad de tamaños (H'_{tam}). Se evaluó y comparó la estructura de tamaños del fitoplancton en las dos sub-sub-cuencas, Petrohué (sin *D. geminata*) y Puelo (con *D. geminata*) de modo de determinar si había diferencia de H'_{tam} entre ambos sistemas. Los resultados mostraron que la estructura de tamaños del fitoplancton mostró un mayor H'_{tam} promedio cuando *D. geminata* estuvo presente con diferencias significativas entre las cuencas de Petrohué y Puelo.

Asimismo, los resultados a escala regional de las regresiones logísticas mostraron que la riqueza de especies y el orden del río son variables significativas para explicar la presencia de *D. geminata* en las cuencas estudiadas.

Como conclusión de este estudio se logró determinar cómo los parámetros de la comunidad residente se expresan frente a la llegada de una diatomea invasora lo que proporciona información de la compleja relación con aspectos hidrológicos y con la comunidad residente, fenómeno poco estudiado y cuantificado en este tipo de organismos. Además, teniendo en cuenta que a nivel global y local la estructura comunitaria donde *D. geminata* prolifera fue relevante dado que fueron comunidades más diversas específicamente y también considerando su diversidad por tamaños, se rechaza la hipótesis de la resistencia biótica frente a esta especie invasora.

ABSTRACT

Aquatic invasive species cause serious damage in limnic ecosystems globally in different dimensions. In Chile and other countries in the region, the “non-native” invasive species threaten the balance of the ecosystems of the southern hemisphere, therefore is essential to establish biosecurity measures. *Didymosphenia geminata*, diatom from north hemisphere, is expanding rapidly since 2010 in water bodies of central-southern Chile, which could potentially generate economic losses, scenic and ecological deterioration.

Given the importance of this diatom as an invading organism and its current expansion process, it is that in this study it was evaluated weather the resident benthic community as well as phytoplankton exert any significant effect on *D. geminata* based on the hypothesis of biotic resistance, indicating that more diverse communities would be less susceptible to be invaded by exotic species.

For this, the relation between the presence/absence of *D. geminata* with community characteristics of phytoplankton and phytobenthos was analyzed, and the physicochemical characteristics of the rivers prospected in different basins.

The database used for this study on water bodies of the south Chile (between 40°23' °S to 52°12' °S) include information of systems with oligotrophic characteristics, which according to literature would facilitate the settlement and development of *D. geminata*, recording data of physical and chemical variables as: velocity (m s^{-1}), dissolved oxygen (mgL^{-1}), slope (%), river order and flow ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$).

In each of the phytoplankton samples collected and fixed following standard methodology, taxa present and their abundance was determined. Community parameters were also determined in both phytoplankton and phytobenthos (richness, diversity and equitability).

Regionally, it was analyzed whether there were differences in species diversity (H') between the northern and the southern Patagonia sector, and the relationship between environmental and community factors were also assessed by canonical correspondence analysis, where it was possible to determine that the river order, slope, richness and species diversity are important variables to explain the presence of *D. geminata* in the plankton. Then, the data were analyzed with generalized lineal models (GLM) and logistic regressions using the same variables as in the previous analysis, with the R-project software.

To compare the phytoplankton community locally, two neighbouring systems in the Xth Lakes Region, one with and one without the presence of *D. geminata*, where microalgae identified in phytoplankton samples were categorized according to their size (5 levels), are used to determine the size diversity (H'_{tam}). The phytoplankton size structure of the two sub-sub-basins, Petrohué (without *D. geminata*) and Puelo (with *D. geminata*) was evaluated and compared so to determine if there were H'_{tam} differences between the two systems. The results showed that the size structure of phytoplankton assemblages showed greater mean H'_{tam} when *D. geminata* was present with significant differences between the Petrohue and Puelo basins.

Also, the results at the regional scale of the logistic regressions showed that species richness and the river order are significant variables to explain the presence of *D. geminata* in the studied basins.

As conclusion of this study it was determined how the parameters of the resident community are expressed faced to the arrival of an invasive diatom providing insight on the complex relationship of hydrological aspects and the resident community, a phenomenon poorly studied and quantified in this type of organisms. Moreover, considering that at regional and local level the global and local community structure where *D. geminata* proliferates was relevant being more diverse communities specifically and also in its size composition, the biotic resistance hypothesis is rejected faced to this invasive species.

I INTRODUCCION

Las invasiones biológicas, donde una especie se propaga en áreas donde no se encontraba antes, están ocurriendo con creciente frecuencia tanto en ecosistemas acuáticos como terrestres (Lodge 1993, Jeschke y col. 2012), causando impactos ecológicos y económicos (Carey y col. 2012). Si bien el gran aumento en las invasiones biológicas está ligado al desarrollo de las actividades humanas, donde especies exóticas se han vuelto invasoras debido a que se han desplazado a otros ambientes, también es cierto que algunas especies nativas muestran explosiones demográficas y rápidos establecimientos en nuevas áreas como resultado de un cambio en sus ambientes, debido a impactos antrópicos, tales como eutroficación, cambio en el hábitat y uso del suelo, y el calentamiento global (Valéry y col. 2009, Davis 2011). Dadas las implicancias que pueden llegar a tener las especies invasoras en el ámbito económico, a la salud humana y a la biodiversidad, hace de este fenómeno expansivo una preocupación y ha llevado a los ecólogos a evaluar el impacto de estas introducciones sobre las poblaciones residentes, las comunidades y las propiedades de los ecosistemas locales, generando considerable interés en comprender los patrones y mecanismos por los cuales las especies exóticas se establecen y desarrollan (Lockwood y col. 2007).

Mientras las invasiones de especies están en aumento, es urgente encontrar respuestas a aspectos más aplicados sobre estas preguntas: ¿qué hace que un hábitat sea más vulnerable a una invasión por especies adicionales, y cuáles especies son más probables de ser invasoras? ¿Cuáles son las consecuencias ecológicas, económicas y evolutivas de estas invasiones? Responder estas preguntas permitirá avanzar en el conocimiento de la ecología de las comunidades, en particular de las

comunidades acuáticas y cómo estas se encuentran amenazadas por especies invasoras (Olyarnik y col. 2008). Las consecuencias adversas de las invasiones son diversas y además están interconectadas. Más aún, los invasores pueden alterar las características ecológicas fundamentales, tales como las especies dominantes en una comunidad, las cadenas tróficas, las propiedades físicas del ecosistema, el ciclo de nutrientes y la productividad primaria (Mack y col. 2000). Asimismo, los efectos sinérgicos de las invasiones causadas por los seres humanos amenazan los esfuerzos de conservar la biodiversidad, mantener la productividad de los sistemas agrícolas, sustentar el funcionamiento de los ecosistemas naturales y también proteger la salud humana (Mack y col. op cit).

Aun cuando las invasiones están en el contexto de procesos muy específicos, hay generalizaciones y se han propuesto varias hipótesis para explicar y predecir las invasiones biológicas basadas en la capacidad intrínseca de las especies y las propiedades de los ecosistemas. Las hipótesis más recurrentes en la literatura son: la de la resistencia biótica, la de la susceptibilidad de islas, la del nicho vacío, la de las armas novedosas, la liberación de enemigos naturales, la de la naturalización de Darwin y la regla del 10% (Lonsdale 1999, Mack y col. 2000, Jeschke y col. 2012). De la enumeración anterior, una de las generalizaciones más tempranas sobre la invasión de las comunidades fue la hipótesis de la resistencia biótica propuesta por Elton (1958), la cual predice que comunidades muy diversas deberían ser menos susceptibles a las invasiones debido a una utilización más exhaustiva de los recursos (Elton 1958, Tilman 2004, Arenas y col. 2006).

La formulación de la hipótesis de la resistencia biótica también se conoce como la hipótesis de diversidad-invasibilidad y es importante no solo para las invasiones

biológicas sino también para dilucidar si la diversidad afecta la estabilidad de los ecosistemas (Ives y Carpenter 2007). Cabe destacar que la hipótesis de la resistencia biótica puede ser dividida a su vez, en sub-hipótesis debido a que las medidas y definiciones de biodiversidad y resistencia pueden ser definidas y medidas de diferentes maneras (Jeschke y col. 2012). Por ejemplo, una sub-hipótesis es que la riqueza de especies nativas (una medida de la biodiversidad nativa) se correlaciona negativamente con el éxito de establecimiento de una especie introducida, definida como la fracción de especies introducidas que logra establecerse (una medida inversa de la resistencia) (Jeschke y col. 2012).

La susceptibilidad de las comunidades a ser invadidas involucra tanto factores bióticos como abióticos, así como también a la presión de propágulos (Lonsdale 1999), lo cual induce a que una comunidad presente variaciones locales en relación al grado de resistencia; desde este punto de vista, la resistencia ecológica puede verse como un “continuo” que depende del clima, de las perturbaciones, de la herbivoría y predación y de las sucesiones ecológicas (Davis y col. 2000).

Tradicionalmente, se ha planteado que los principales mecanismos involucrados en la resistencia biótica a la invasión son la competencia y la predación/parasitismo (Elton 1958, D'Antonio y col. 2001a). Si bien varios estudios han demostrado que una alta diversidad puede potenciar la resistencia (i.e. en ambientes mediterráneos), estos efectos no son lo suficientemente fuertes para conducir patrones a nivel comunitario (Levine 2000).

La resistencia biótica puede ser influenciada por organismos invasores que previamente han logrado establecerse exitosamente en un lugar, lo cual disminuirá el

input de propágulos necesarios para posteriores llegadas y eventualmente, futuros establecimientos. Este es un ejemplo de interacciones sinérgicas entre especies primarias y secundarias en la sucesión ecológica. Así D'Antonio y colaboradores (2001a) proponen que cuando la resistencia es baja, se requieren pocos propágulos para que un organismo invasor logre establecerse y por ende las tasas de invasión serán rápidas a pesar de la presión de propágulos.

En ecología de comunidades, el concepto de diversidad específica (H') es un tema central y comprende la noción de riqueza y de igualdad (Evenness) (Pielou 1975; Li 1997). Margalef (1956) en su trabajo, señaló que la riqueza de especies es una propiedad de importancia esencial en el estudio de la estructura, dinamismo y evolución de las comunidades naturales.

Además de la diversidad de especies en una comunidad, es posible expresar, para el caso del fitoplancton, su diversidad considerando el tamaño de las especies (Paredes y Montecino 2011). Dado que existen relaciones tamaño-dependientes en los procesos fisiológicos que determinan tamaños poblacionales y abundancias relativas (Montecino y Quiroz 2000), y que existe una relación entre diversidad de especies y tamaños del cuerpo (Siemann y col. 1996), se puede utilizar, la estructura de tamaños para describir los cambios de estas comunidades mediante un índice de diversidad de tamaños (H'_{tam}) (Paredes y Montecino 2011). Los tamaños poblacionales del fitoplancton y las abundancias relativas de las clases de tamaños están simultáneamente determinados tanto por procesos ecológicos como por la competencia y la depredación, además de procesos fisiológicos, tales como la eficiencia en la adquisición de la luz o los nutrientes, ambos influenciados por el tamaño celular (Lewis 1976; Reynolds 1997). La división celular y la respiración se relacionan de manera inversa con el tamaño, y

específicamente, la adquisición de nutrientes y la cosecha de luz están intrínsecamente influenciadas por el tamaño celular. Dado lo anterior es que la estructura de tamaños de la comunidad fitoplanctónica es importante a nivel del funcionamiento de los ecosistemas (Paredes y Montecino 2011), ya que el fitoplancton siendo el principal grupo de productores primarios en la mayoría de los sistemas acuáticos, es el responsables de la mitad de la fijación total de carbono atmosférico (Field y col. 1998). Es por ello que su abundancia y su estructura comunitaria tienen profundos efectos en niveles tróficos superiores y consecuentemente, en los ciclos biogeoquímicos (Litchman y col. 2007).

II MICROALGAS INVASORAS

Tradicionalmente, los ecosistemas marinos se ven especialmente afectados por la introducción y proliferación de microalgas tóxicas. El agua de lastre de los barcos está considerada como el mayor vector de dispersión de fitoplancton, principalmente del grupo de los dinoflagelados los cuales producen una serie de sustancias tóxicas para la fauna y para el hombre. Este fenómeno se conoce como floraciones algales nocivas (FAN) el cual está aumentando alrededor del mundo, debido principalmente a la expansión geográfica de las especies¹.

En los ecosistemas límnicos también hay proliferaciones microalgales. En ellos se encuentra *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt 1899 que es un alga microscópica bentónica unicelular, perteneciente al grupo de las diatomeas y cuyo tamaño alcanza más de 100 micras (Whitton y col. 2007, Rivera y col. 2013). Una de las características más destacables de las especies del género *Didymosphenia* es la

¹ <http://cram.org/wp-content/uploads/2014/01/informe-dispersion-invasoras.pdf>

capacidad de sus células de producir pedicelos extracelulares de polisacáridos (tallos o pedúnculos) (Zglobicka 2013, Ellwood y Whitton 2007), el cual es producido en poros especiales presentes en el polo basal (Round y col. 1990), confiriéndole la capacidad de adherirse fuertemente a varios tipos de sustrato, ya sea rocas, piedras o vegetación (Kilroy 2006). Dicha capacidad y alta tasa de reproducción genera proliferaciones lo que se conoce como "blooms" formando tapetes, lo cual la convierte no solo en una especie invasora, sino además produce deterioro escénico y ecológico, y a esta forma detectable visualmente se le denomina "Didymo" o moco de roca (Spaulding y Elwell 2007). El carácter invasor de *D. geminata* y su tolerancia a múltiples condiciones ambientales hacen que una vez introducida en una región amplíe constantemente su área de distribución geográfica, dentro y hacia otras cuencas (Muñoz 2011, Sastre y col. 2013, Cary y col. 2014, Reid y Torres 2014, Montecino y col. 2014).

D. geminata forma parte del perifiton y puede encontrarse adherida mediante un tallo a algún sustrato (fitobentos) o de forma libre, como células individuales sin tallo (fitoplancton), en los cursos de agua (Informe Técnico SubPesca 2010). Sus proliferaciones o Didymo se desarrollan en lagos, ríos y arroyos, aunque se señala que prefiere los sistemas de régimen lótico. Didymo se encuentra en sectores montañosos (Kilroy 2004), en sistemas templados, y principalmente en ríos oligotróficos donde el fósforo disponible limita la producción primaria (Sundareshwar y col. 2011, Bothwell y col. 2014, Kilroy y Bothwell 2012). Según Whitton y col. (2009), esta especie prolifera en aguas claras, someras, pobres de nutrientes, de pH neutro o levemente alcalino, en ausencia de flujo extremo y con alta luminosidad. Sin embargo algunos autores han observado su presencia bajo un amplio rango de condiciones ambientales, mostrando

gran tolerancia a fluctuaciones en los parámetros físicos y químicos (Spaulding y Elwell 2007, Beamud y col. 2013).

En relación al ciclo de vida de las diatomeas y de las poblaciones de *Didymosphenia* spp. éstas generan tallos cuando crecen por división celular vegetativa, y donde cada una de las valvas de la célula forma una nueva valva que encaja perfectamente dentro de la valva original. En algunos estados puede ocurrir reproducción sexual, involucrando la división de la célula para la posterior formación de dos gametos haploides. Este mecanismo además de permitir que exista un intercambio de material genético principalmente, también restituye el tamaño celular a su máximo (Kilroy 2006).

Chile, posee cuencas muy diversas en el gradiente latitudinal y altitudinal, con distintas características asociadas al clima y a las regiones hidrológicas, mostrando una gran diversidad biológica, incluyendo microalgas y ecosistemas acuáticos únicos, algunos de ellos reconocidos como frágiles (DGA 2009, Rivera 2006, Muñoz 2011). A nivel mundial es justamente en los ecosistemas dulceacuícolas donde se presenta la mayor tasa de extinciones y Chile no es la excepción. Factores como el uso del agua y el desecamiento de los ríos que generan el deterioro de los ecosistemas acuáticos, la introducción y extinción de especies, la disminución del caudal del agua dulce en las desembocaduras de ríos que han sido represados, y que afectan los recursos bentónicos, pesqueros y la diversidad biológica marina, tienen repercusiones directas sobre la calidad de vida de las poblaciones locales que dependen de estos recursos y de los servicios ecosistémicos (DGA, 2009).

Actualmente en Chile, de acuerdo a la resolución de la Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (www.subpesca.cl), los sectores declarados área de plaga de *D. geminata*

corresponden a las cuencas de los ríos Biobío y Toltén en la IX región de la Araucanía, a la cuenca del río Valdivia en la XIV región de Los Ríos, a las cuencas de los ríos Puelo y Yelcho en la X región de los Lagos y a las cuencas de los ríos Palena, Aysén y Baker en la XI región de Aysén. Dada la creciente expansión y el número de ríos afectados por esta plaga (puntos rojos en Figura 1) es que se hace necesario contribuir con los estudios que permitan incrementar el conocimiento sobre esta microalga en nuestro país, dado el impacto económico, social y estético que está provocando.

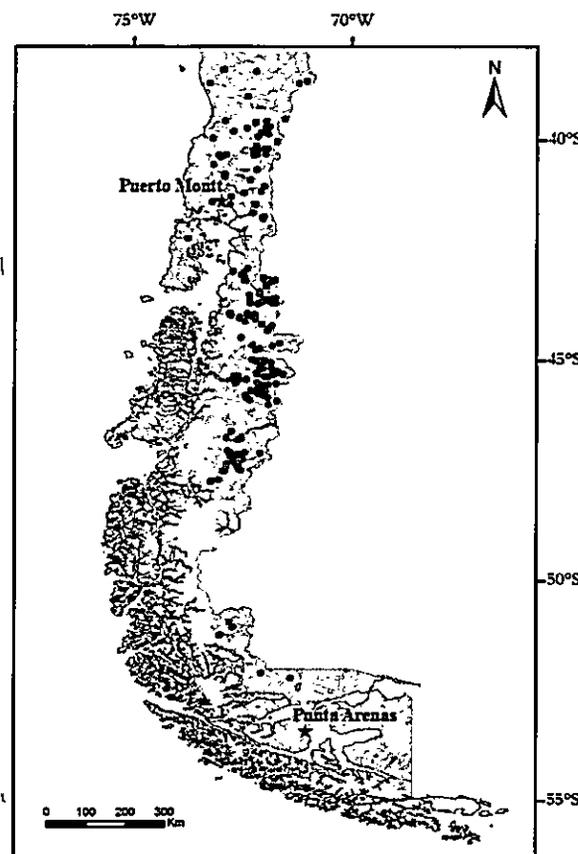


Figura 1. Sitios donde se ha encontrado *D. geminata* (puntos en rojo positivo, en negro negativo) en Chile hasta 2012 (Figura modificada de Montecino y col. 2014).

El acelerado incremento de *D. geminata* en pocos años, en la cantidad de ríos afectados por esta microalga invasora en el fitoplancton y fitobentos (perifiton), está provocando preocupación en los distintos usuarios, por un deterioro escénico y económico, tanto para la pesca recreativa como para otros deportes acuáticos, es por ello, que se han desarrollado prospecciones de manera extensiva para detectar la presencia de *D. geminata* y que han generado una base de datos que permiten estudiar y analizar cuali y cuantitativamente los cambios comunitarios y del fitoplancton.

Como una manera de aproximarse a dilucidar la capacidad de resistencia de los ecosistemas acuáticos en Chile a las invasiones, en esta tesis se probará la hipótesis de la resistencia biótica, tanto en la comunidad fitoplanctónica como en la fitobentónica (taxocenosis de diatomeas), frente a la llegada de una microalga invasora, con la finalidad de encontrar asociaciones que permitan generar los mecanismos explicativos sobre la expansión de la diatomea *D. geminata* en los ríos de nuestro país.

II HIPÓTESIS

2.1 Hipótesis 1

Considerando la hipótesis de la resistencia biótica (HRB) que propone que comunidades poco diversas deberían ser más susceptibles por la baja disponibilidad y utilización menos completa de los recursos, se espera que aquellas comunidades de ríos (hábitats) con mayor riqueza y diversidad fitoplanctónica o fitobentónica serán más resistentes a la invasión de *D. geminata* que comunidades de ríos (hábitats) con menor riqueza y diversidad fitoplanctónica o fitobentónica,

2.2 Hipótesis 2

Considerando que la diversidad específica, los tamaños poblaciones y abundancias relativas de las clases de tamaños del fitoplancton están determinados por características tróficas y por procesos ecológicos como competencia y depredación:

2.2.1 A nivel local o de cuencas en la X Región de los Lagos, habrá diferencias en la diversidad de tamaños (H'_{tam}) entre sitios (hábitats) con y sin presencia de *D. geminata*. En ríos sin detección de *D. geminata* (menos oligotróficos) se espera encontrar una diversidad de tamaños H'_{tam} mayor en el fitoplancton

2.2.2 A escala global o regional, habrá variables físicas o químicas de los ríos asociadas significativamente con la presencia de la diatomea invasora *D. geminata* entre los 40°-52° S.



III OBJETIVOS

3.1 Objetivo General

Determinar las relaciones entre la presencia de *D. geminata* con características comunitarias del fitoplancton y fitobentos y con las características fisicoquímicas de los ríos prospectados en diferentes cuencas.

3.2 Objetivos Específicos

- Analizar la estructura de las comunidades fitoplanctónicas y fitobentónicas en términos de diversidad y equitatividad.
- Poner a prueba la hipótesis de resistencia biótica (Elton 1958) a la presencia de la microalga *D. geminata*, utilizando la diversidad (H') de la comunidad fitoplanctónica y fitobentónica en el sur de Chile en las regiones norte y sur de la Patagonia (40° - 52° S).
- Cuantificar y comparar a escala local entre ríos de las subcuencas de los ríos Petrohué y Puelo si la diversidad de tamaños H'_{tam} del fitoplancton difiere en sitios con y sin presencia de la microalga *D. geminata*
- Evaluar a escala regional si la presencia de la diatomea *D. geminata* se relaciona con la estructura comunitaria y los parámetros fisicoquímicos tanto en el fitoplancton como en el fitobentos.

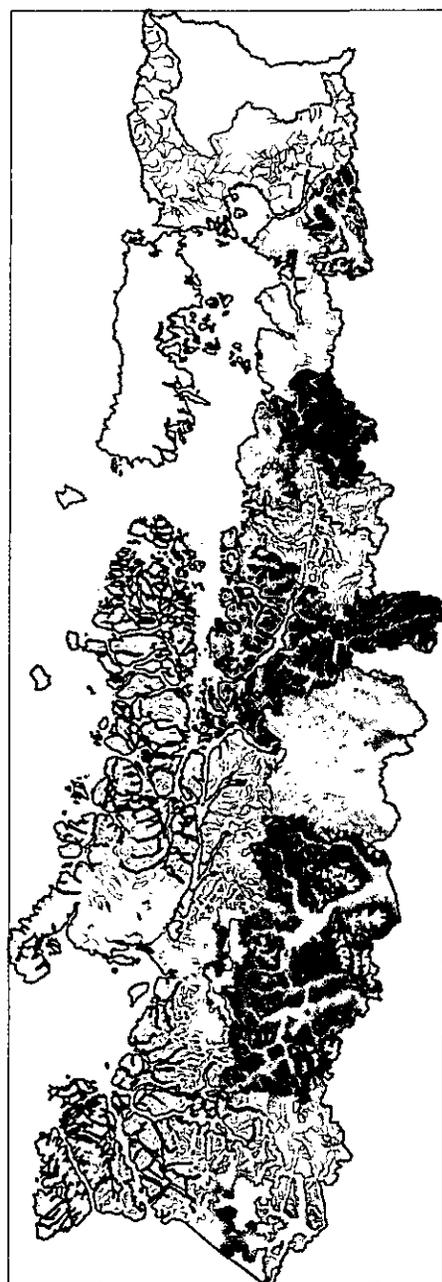
IV METODOLOGÍA

4.1 Área de estudio

Los 94 ríos muestreados en este estudio abarcan un rango latitudinal desde los 40°23' °S a los 52°12' °S entre la X y XI Regiones, contemplando nueve cuencas hidrográficas (Figura 2), las cuales pertenecen al sistema hidrográfico Pacífico Sur². En este sistema los ríos son de más corto recorrido que en las otras zonas, ya que el relieve va progresivamente hundiéndose en el mar, penetrando a través de numerosos canales, y generándose en esta la porción occidental un sinnúmero de islas.

El clima varía entre gélido en los hielos eternos de la alta montaña y templado hacia el poniente, variando a templado marítimo hacia la zona austral. La temperatura del aire y la radiación disminuye de norte a sur por efecto de la latitud (Aracena y col. 2011). Este sistema presentan lluvias continuas y abundantes durante todo el año, con un máximo de 7000 mm entre mayo y julio; predomina el efecto del relieve, ingresando humedad marina al continente a través de los vientos del oeste (Aracena y col. 2011).

² <http://www.cepal.org/samtac/noticias/documentosdetrabajo/8/23338/inch01100.pdf>



Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

CUENCAS HIDROGRÁFICAS ESTUDIADAS, X Y XI REGIONES, CHILE

Leyenda

Regiones

- X Los Lagos
- XI Aysén del Gral. Carlos Ibañez del Campo
- Ríos y Esteros

Cuencas de Estudio

- Costeras e Islas Río Palena - Río Aysén
- Costeras Río Yelcho
- Costeras Río Puelo - Río Yelcho
- Cuencas e Islas Río Bueno - Río Puelo
- Islas Chiloé y circundantes
- Río Aysén
- Río Baker
- Río Bueno
- Río Puelo
- Río Yelcho

Elevación (m.s.n.m.)

- <-10
- 50
- 250
- 500
- 750
- 1000
- 1250
- >1500

Datos cartográficos: Proyección Universal UTM, huso 18S,
Datum Sistema Geodésico Mundial 1986 (WGS84).

Tesis: "Presencia de la diatomea invasora *D.geminata* en Chile:
Venciendo barreras de la resistencia biótica" (Para optar al grado
de Magister en Ciencias Biológicas).

Elaborado por: Paola Muñoz S. - Arlet Valdés B.

Figura 2. Cuencas (n= 9) y ríos (n= 94) estudiados en las regiones norte y sur de la Patagonia chilena (40°-52°S)

4.2 Variables físicas y químicas

Del set de variables ambientales (Proyecto INNOVA-CORFO 11BPC), para este estudio solo se utilizaron: velocidad (m s^{-1}), orden del río, pendiente (%), oxígeno disuelto (mg L^{-1}) y caudal ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) para cada río.

Tabla 1. Resumen de las variables fisicoquímicas y métodos utilizados en este estudio.

Parámetro	Método
Velocidad (m s^{-1})	Flujómetro modelo FP111 Global Water Flow Probe Rango: 0,1 a 6,1 m/s; precisión de 0,1 m/s Resolución $\pm 0,1$ m/s.
Oxígeno disuelto (mg L^{-1})	Equipo YSI Professional Plus. Rango: 0 a 50 mg/L. Resolución $\pm 0,01$ mg/L. Exactitud $\pm 0,2$ mg/L.
Pendiente (%)	Por Sistema de Información Geográfica (SIG), utilizando función de tramos
Orden del río	De acuerdo a Strahler (1964)
Caudal ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$)	Base de datos Dirección General de Aguas (DGA)

4.3 Obtención y análisis de muestras biológicas

Para analizar la composición de especies se recolectaron muestras de fitoplancton en un total de 96 cuerpos de agua, presentes en las principales (9) cuencas de las regiones norte y sur de la Patagonia chilena (la X Región de Los Lagos y XI Región de Aysén) (Apéndice 1). Se utilizó una red de fitoplancton de apertura de malla de 40 μm en el cono principal y de 20 μm en el copo recolector, la que fue suspendida en el flujo central (1 m de profundidad máxima) durante 10 minutos. Las muestras fueron preservadas en una solución de Lugol al 4 % en frascos de PVC herméticos debidamente etiquetados para su posterior transporte al laboratorio. Se aplicó el protocolo con control de calidad (Díaz y col. 2011, www.subpesca.cl). Cada muestra,

previamente homogeneizada, se traspasó a un tubo de polipropileno con punta cónica (Falcon) de 15 ml. Posteriormente se realizó un análisis cualitativo (por gotas y 200x) para identificación preliminar de los taxa y luego el recuento directo de las especies presentes en cámara Sedgewick Rafter de 1 ml desde muestras originales o diluidas, previamente homogenizadas, utilizando un microscopio Olympus BX40 y literatura taxonómica pertinente (*i.e.* Bourrelly 1968, Hustedt 1977, Parra y col.1983, Barber y Haworth 1981, Parra y col.1996, Round 1990)(POCH-U. Chile 2011).

En cada muestra planctónica, se realizó el recuento de taxones diatomeas y otros grupos de microalgas considerando un número mínimo de 200 células totales del taxón más abundante, con anotación del volumen analizado de acuerdo con los transectos recorridos en la cámara Sedgewick Rafter (20 μ L por transecto).

Junto con cuantificar distintos taxa en cada río de cada cuenca, a nivel local, además se categorizaron los taxones presentes en las cuencas de los ríos Petrohué y Puelo (32 sitios) de acuerdo a su tamaño y considerando el gran tamaño de las células de *D. geminata*. Para ello se utilizaron 5 categorías, que comprenden los siguientes intervalos de tamaño:

- Categoría 1: < 20 μ m
- Categoría 2: \geq 20 – 40 μ m
- Categoría 3: \geq 40 – 80 μ m
- Categoría 4: \geq 80 – 160 μ m
- Categoría 5: \geq 160 μ m

Para el caso del fitobentos se extrajeron las diatomeas de un área conocida. Para ello, las muestras se tomaron directamente desde un sustrato rocoso, utilizando un cepillo para barrer la superficie, limitando el área a barrer. Las muestras fueron fijadas con Formaldehído al 4% dispuestas en envases de PVC herméticos y debidamente etiquetados para su posterior análisis.

4.4 Análisis comunitarios

a) Diversidad de especies

Para cuantificar la diversidad de los ensambles de fitoplancton en los ríos muestreados se utilizó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), el cual relaciona el número de especies con la proporción de individuos pertenecientes a cada especie presente en la muestra.

$$H' = -\sum (p_i)(\log_2 p_i),$$

donde H' = diversidad de especies y p_i = proporción de individuos de una especie sobre el total de individuos (Smith 2001).

b) Equitatividad

El índice de equitatividad permite medir el grado en el que las diferentes especies son similares en cuanto a su abundancia.

$$H_{\text{máx}} = I_n S \quad \text{siendo } S: \text{ número de especies}$$

Finalmente se tiene que: $J = H/H_{\text{máx}}$ (Smith, 2001).

c) Diversidad de tamaños

La diversidad de tamaño (H'_{tam}) se calculó utilizando una combinación entre el índice de diversidad de Shannon-Wiener y el índice de tamaño propuesto por Paredes y Montecino (2011).

$$H'_{tam} = -\sum p_i \ln p_i, \quad i=1 \text{ donde: } p_i \text{ tamaño clase } i; \quad S: \text{ n}^\circ \text{ total de frac. tamaños (5)}$$

4.5 Análisis estadísticos

Para los análisis comunitarios del fitoplancton y del fitobentos los datos se analizaron mediante estadística paramétrica previa comprobación de normalidad y homocedasticidad. El set de datos fue separado a nivel global entre las regiones Patagonia norte, desde los 40° a los 42°S, y Patagonia sur, desde los 43° a los 52°S basado en que el sector más septentrional presenta mayor variabilidad geográfica este-oeste por la presencia del valle central, en cambio del mar de Chiloé al sur, la variabilidad decrece gradualmente aun cuando aumentan los cuerpos de agua superficiales (Jiménez-Cisneros y Galizia-Tundisi, 2013).

La determinación de diferencias significativas entre sectores se realizó con una prueba de t y una prueba de Fisher, utilizando el software R-project versión 3.0.1

Para buscar asociaciones entre la variable respuesta con la diversidad de especies (H') y con los parámetros fisicoquímicos, se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM) (McCullagh y Nelder, 1989) correlación para datos no paramétricos utilizando un ajuste para una distribución binomial, debido a que la variable respuesta es dicotómica (presencia/ausencia).

Posteriormente, se determinó, utilizando el criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike, 1993), el modelo que presenta el valor más pequeño entre todos los modelos

evaluados, siendo éste el que muestra el mejor ajuste a los datos (Posada, 2008). Posteriormente el valor obtenido es analizado estadísticamente usando un análisis de la varianza (ANOVA) y un Chi-cuadrado (χ^2) (Sokal y Rolf, 1995).

Finalmente, se utilizó estadística multivariada, específicamente un análisis de correspondencia canónica para determinar si los factores ambientales seleccionados permiten explicar las presencias de *D. geminata* tanto en el fitoplancton como en el fitobentos. La significancia estadística del CCA fue evaluada usando un ANOVA con un test de permutaciones (999) utilizando el software R.

V RESULTADOS

5.1 Patagonia Norte y Sur.

La amplia distribución geográfica de sitios incluidos en este tipo de análisis, agrupada en dos regiones para interpretar los resultados, tanto para el fitoplancton como para el fitobentos, están expresadas de aquí en adelante en sectores Patagonia norte y Patagonia sur.

5.1.1 Fitoplancton

a) Diversidad y Equitatividad.

Los valores de los índices de diversidad H' y equitatividad J se muestran en las Figuras 3 y 4 respectivamente.

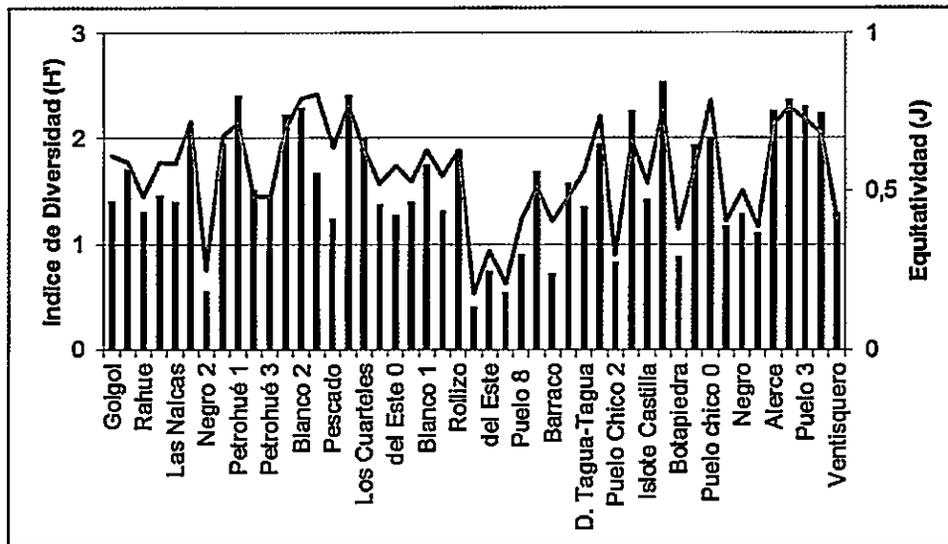


Figura 3. Diversidad de especies (H') y Equitatividad (J) en sector Patagonia Norte.

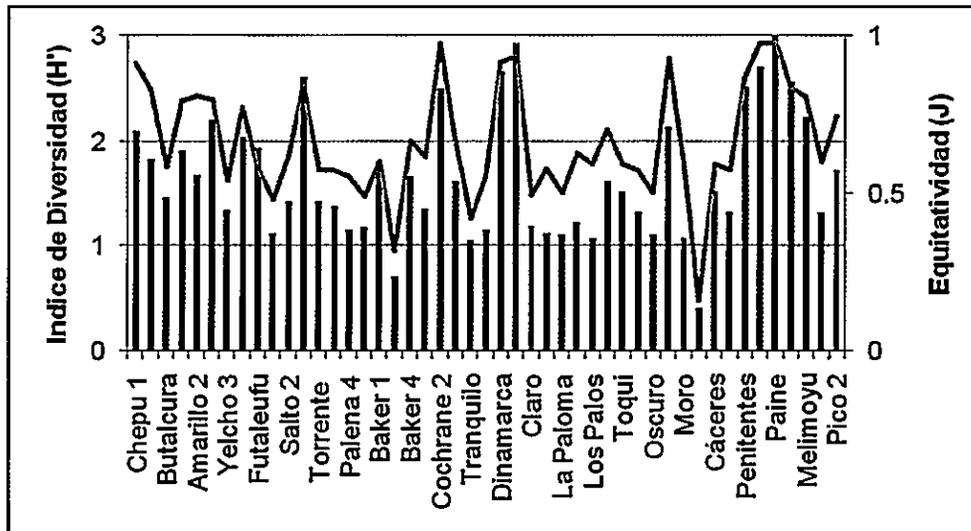


Figura 4. Diversidad de especies (H') y Equitatividad (J) en sector Patagonia Sur.

El sector Patagonia Sur (Fig. 5) presentó un valor H' promedio de 1.66. Sin embargo, se observa que para el índice de diversidad de Shannon no existieron diferencias significativas entre ambos sectores ($t = -0.7464$; $p = 0.4573$).

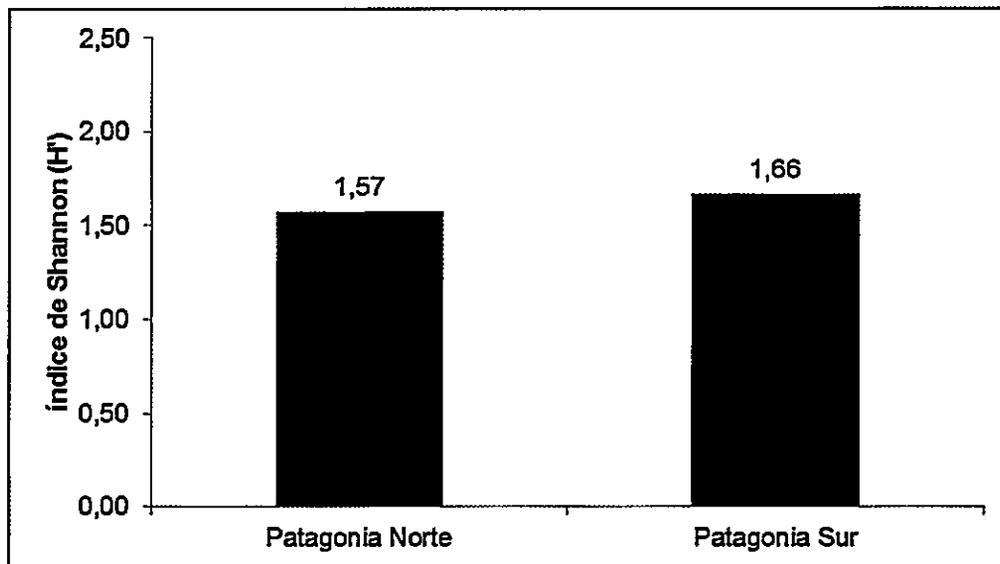


Figura 5. Diversidad de especies presentes en el fitoplancton en los sectores Patagonia Norte y Sur.

En general en las Figuras 3 y 4, fue posible evidenciar un aumento en la diversidad de especies a medida que aumenta en forma gradual la latitud. Además, en el sector medio de la figura 3 se presentó una baja considerable en la diversidad de especies, lo cual coincide con el término del continente en Puerto Montt. Por otra parte, la distribución de especies de norte a sur también fue más equitativa, donde en el sector Patagonia sur se acercó, en la mayoría de los casos, al valor máximo.

5.1.2 Fitobentos

a) Diversidad y Equitatividad

En las Figuras 6 y 7 se observan los Índices de diversidad y equitatividad para la comunidad fitobentónica.

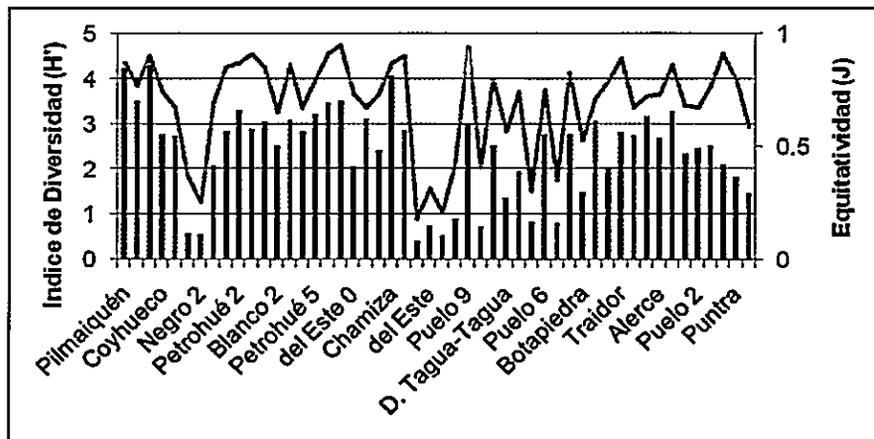


Figura 6. Diversidad de especies (H') y Equitatividad (J) en sector Patagonia Norte.

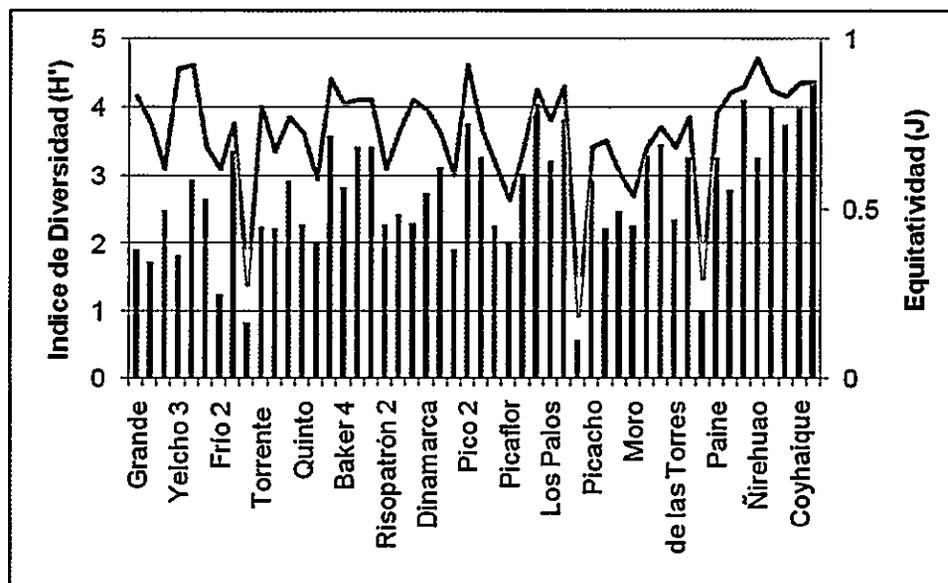


Figura 7. Diversidad de especies (H') y Equitatividad (J) en sector Patagonia Sur.

El sector Patagonia Sur es el que presentó un mayor valor promedio de diversidad (Figura 8) al igual que en el fitoplancton. Para el índice de diversidad de Shannon si existieron diferencias significativas entre ambos sectores ($t = - 1,9225$; $p = 0.0572$).

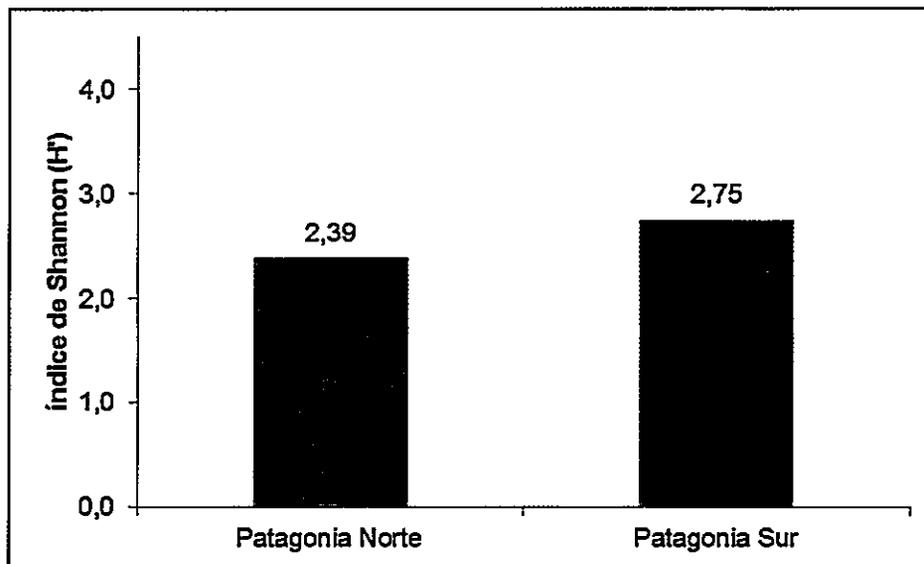


Figura 8. Diversidad de especies presentes en el fitobentos en los sectores Patagonia Norte y Sur.

Para el caso del fitobentos, se observó la misma situación que para el fitoplancton, es decir, a medida que aumentó la latitud de norte a sur, de manera gradual fue aumentando la diversidad de especies. También fue posible observar una baja en la diversidad en el sector de Puerto Montt y en relación a la equitatividad, fue más bien similar tanto en la Patagonia norte como sur.

5.2 Resistencia Biótica (HRB)

La regresión logística, que contrasta la probabilidad de ocurrencia de *D. geminata* (1-0) en función de la diversidad específica indica que a medida que H' aumenta (Figura 9), se hace más probable detectar *D. geminata* en el fitoplancton. Seguidamente, el

análisis de varianza determinó que el modelo era estadísticamente significativo (Tabla 2).

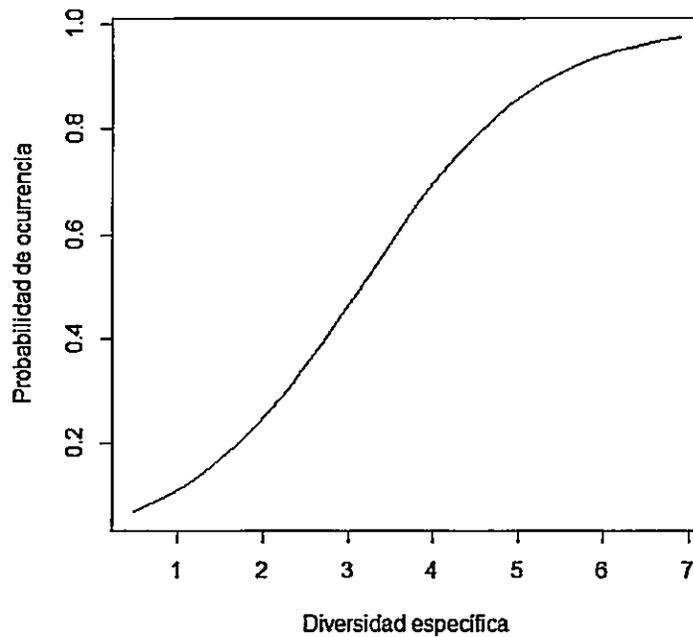


Figura 9. Análisis de regresión logística de probabilidad de ocurrencia de *D. geminata* en función de la diversidad específica H' de la comunidad fitoplanctónica de todos los sitios de muestreo.

En la Figura 9, la regresión logística mostró que a mayor diversidad específica H' se predice que existirá *D. geminata* en el fitoplancton, acercándose a 1. El 50% de probabilidad de ocurrencia de *D. geminata* se observa con una diversidad específica de 3 bits.

Tabla 2. Análisis de varianza de la regresión logística en el ensamble fitoplanctónico.

GL	Devianza	p
H 1	89.465	0.02308 *
Nivel de significancia *= 0.05 **= 0.01 ***=0.00		

Posteriormente, se hizo el mismo análisis para los datos de la comunidad fitobentónica, el que resultó no ser estadísticamente significativo.

5.3 Análisis de la estructura de tamaños de los ensambles de fitoplancton

La comparación a nivel local los ríos seleccionados entre las cuencas de los ríos Petrohué y Puelo sobre la estructura de tamaños del fitoplancton fue diferente en sitios con (Puelo) y sin (Petrohué) la presencia de *D. geminata*,

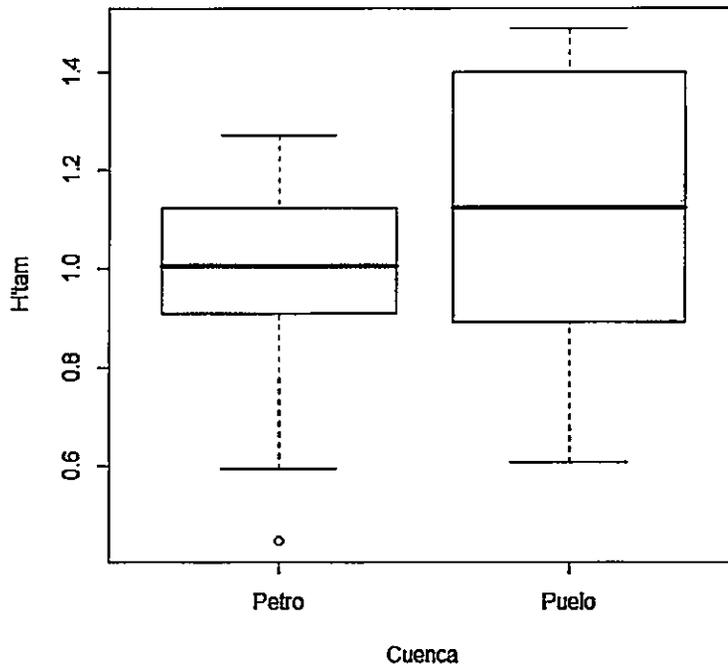


Figura 10. Diagrama de cajas que muestra la dispersión de datos en las cuencas de Petrohué y Puelo.

Primero, al comprobar los supuestos de la estadística paramétrica normalidad y homocedasticidad del set de datos, se encontró que se cumplían ambos supuestos. Luego el análisis de varianza determinó que si existían diferencias significativas entre las cuencas estudiadas.

Tabla 3. Análisis de varianza diversidad de tamaños (H'_{tam}) cuencas de Petrohué y Puelo.

	GL	Suma de cuadrados	Promedio de cuadrados	F	P
Cuenca	1	0.21853	0.218527	3.4438	0.07147

La diversidad de tamaños H'_{tam} promedio en la cuenca del río Puelo es mayor que en la cuenca del río Petrohue (Fig.10). Al verificar si existían diferencias significativas en la H'_{tam} entre las cuencas estudiadas, se determinó mediante un análisis de la varianza, que no hay diferencias significativas entre las cuencas. Sumado a este resultado, se realizó un análisis de regresión logística (Figura 11), donde se evaluó la probabilidad de ocurrencia de *D. geminata* en función de H'_{tam} , donde se observa que a medida que la diversidad de tamaños va aumentando ($H'_{tam} > 1.0$), se hace más probable detectar *D. geminata* en el fitoplancton ($P = 0.00032$).

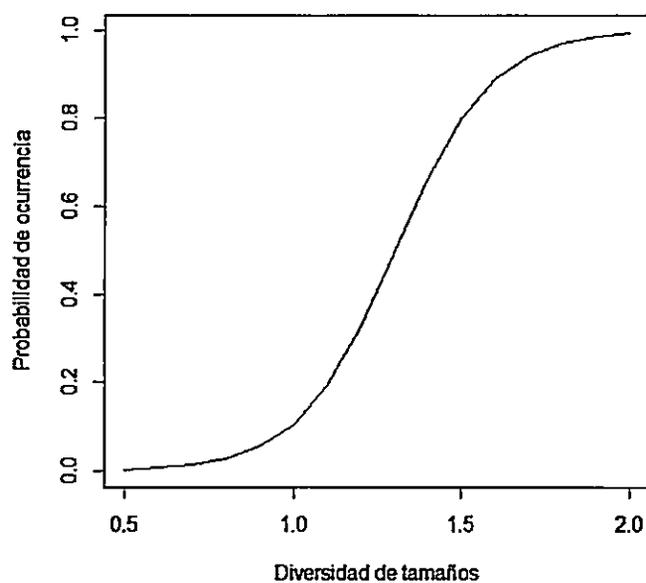


Figura 11. Análisis de regresión logística: probabilidad de ocurrencia de *D. geminata* en función de la diversidad de tamaños (H'_{tam}) en el fitoplancton de los ríos de las cuencas Puelo y Petrohué.

En el análisis de regresión logística (Fig. 11) se observó que a mayor diversidad de tamaño (H'_{tam}) se predice que existirá *D. geminata* en el fitoplancton. A un valor de H'_{tam} igual a 1,25 la probabilidad de ocurrencia de *D. geminata* es de un 50%.

5.4 Relación entre la presencia de *D. geminata* con la estructura comunitaria y los parámetros fisicoquímicos mediante análisis de correspondencia canónica a nivel global.

5.4.1 Fitoplancton

Con las presencias y ausencias de *D. geminata* en el fitoplancton, se realizó un análisis de correspondencia canónica (CCA) utilizando los factores ambientales seleccionados y los parámetros comunitarios a nivel global para la Patagonia norte y sur (ríos Pilmaiquen a Baker). Las variables ambientales y los parámetros comunitarios se plasmaron en una matriz de modo de encontrar la combinación que explicara las presencias de *D. geminata* en estos ensambles.

En la tabla 4, se muestran los valores propios y la varianza explicada para cada uno de los componentes. El primer eje explica el 97% de la varianza, mientras que el segundo, el 3%.

Tabla 4. Varianza extraída y acumulada para cada componente en el CCA.

	CCA1	CCA2
Valores propios	0.003134	9.124e-05
Proporción de la varianza	0.971710	2.829e-02
Proporción acumulada	0.971710	1.000e+00

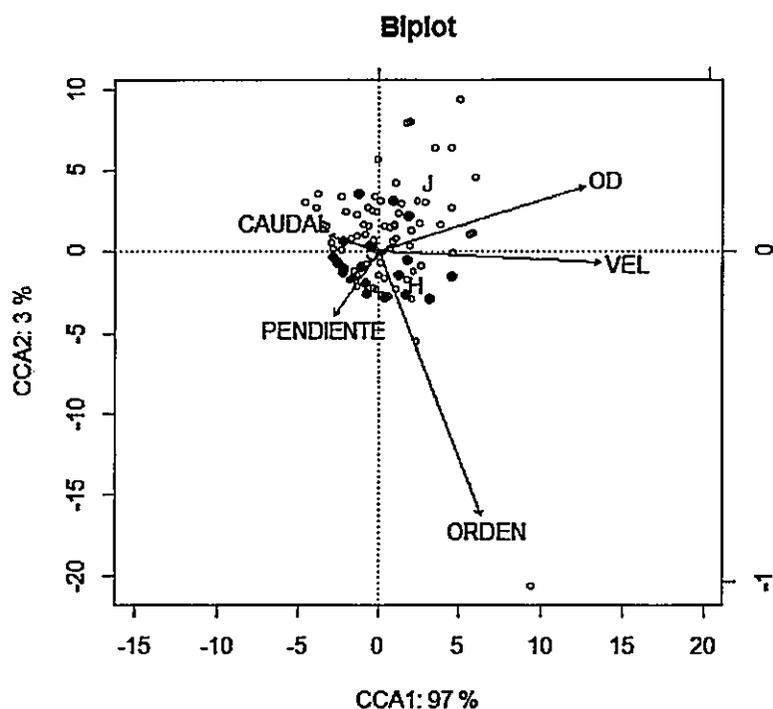


Figura 12. Diagrama del análisis de correspondencia canónica mostrando la distribución de los sitios de muestreo (n=94) y las variables ambientales (flechas). Los puntos rojos indican los sitios con presencia de *D. geminata* y los puntos negros, sitios con ausencia.

Posteriormente, se realizó un análisis de varianza con un test de permutaciones (999), donde se establece que el modelo es estadísticamente significativo.

Tabla 5. Resultados del análisis de varianza para el modelo entregado en el CCA.

	GL	chi ²	F	p
Modelo	5	0.0032249	3.9746	0.012 *
Residuos	87	0.0141180		
Nivel de significancia	*= 0.05	**= 0.01	***=0.00	

5.4.2 Fitobentos

Con las presencias y las ausencias de *D. geminata* en el fitobentos, se realizó el mismo análisis (CCA), utilizando a nivel global los mismos factores ambientales y parámetros comunitarios que en el caso del fitoplancton.

En la tabla 5, se muestran los valores propios y la proporción de varianza explicada de cada uno de los componentes. El primer eje explica el 94% de la varianza, mientras que el segundo eje, el 6% de la varianza.

Tabla 6. Proporción de varianza acumulada en análisis de correspondencia canónica.

	CCA1	CCA2
Valores propios	0.00167	0.000108
Proporción de la varianza	0.93925	0.060750
Proporción acumulada	0.93925	1.000000

Al evaluar si el modelo era estadísticamente significativo mediante un ANOVA con permutaciones (999), se determinó con un $p > 0,05$ que no era significativo.

5.5 Comportamiento de *D. geminata* en función de los parámetros comunitarios y fisicoquímicos utilizando un modelo lineal generalizado (GLM).

5.5.1 Fitoplancton

El modelo propuesto en el GLM corresponde a Presencia ~Riqueza+Diversidad+Equitatividad+Velocidad+Orden+Pendiente+O₂disuelto+Caudal, donde se observó que la presencia de *D. geminata* se relaciona principalmente con las variables riqueza y orden del río, presentando un valor de AIC= 86.067. Posteriormente, al eliminar las variables que no eran significativas, el modelo mejoró, presentando un valor de AIC=75,49 de modo que el modelo final quedo expresado como: Presencia~Riqueza+Orden.

Finalmente, mediante un ANOVA y un Chi² se determinó la significancia estadística del resultado obtenido anteriormente (Tabla 5), donde se muestra con un 99% y 100% de confianza, que las variables riqueza de especies y orden del río se relacionan con las presencias de *D. geminata* en los sitios estudiados, siendo la riqueza la variable que explica un mayor porcentaje de la varianza.

Tabla 7. Resultados finales del análisis de GLM para el fitoplancton de todos los ríos o a macroescala.

Variable	Coefficiente	% Devianza	
Riqueza	8.5277	86.1	**
Orden	16.9510	69.149	***
Nivel de significancia	*= 0.05	**= 0.01	***=0.00

Por lo tanto, la combinación lineal de las variables riqueza de especies y orden del río estarían explicando la presencia de *D. geminata* en el fitoplancton a nivel global (Figura 13).

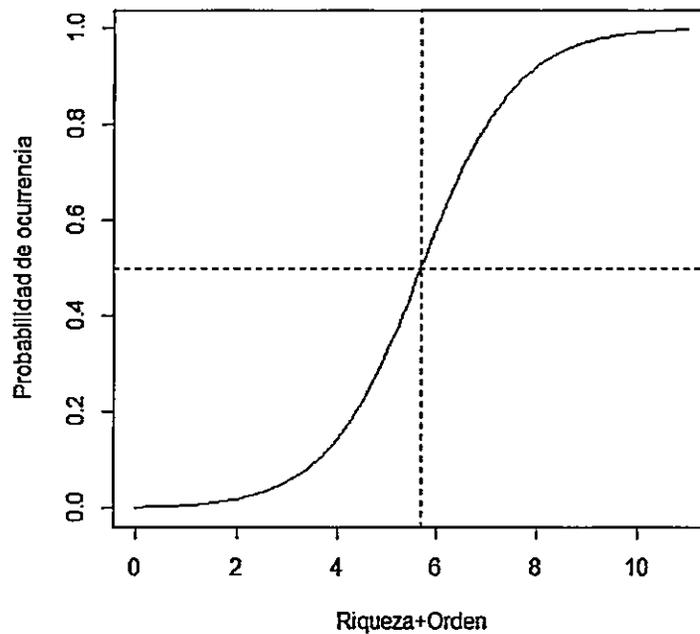


Figura 13. Modelo final de la presencia de *D. geminata* en el fitoplancton en función de la combinación lineal de las variables riqueza de especies y orden del río.

5.5.2 Fitobentos

El modelo inicial propuesto corresponde a: Presencia \sim Riqueza + Diversidad + Equitatividad + Velocidad + Orden + Pendiente + O₂disuelto + Caudal, donde se observó que la presencia de *D. geminata* se relaciona solo con el orden del río. Este modelo presentó un valor de AIC= 84.453 el cual al ser mejorado utilizando este

criterio, obtuvo un valor AIC= 74,906, en donde se eliminaron las variables que no eran significativas.

El modelo final quedo expresado como: Presencia ~ Orden, donde posteriormente, se realizó un ANOVA y un χ^2 para determinar la significancia estadística del resultado obtenido anteriormente, donde se muestra con 95% de confianza que la variable orden del río se relaciona con la presencia de *D. geminata* en el fitobentos a nivel global (Tabla 6).

Tabla 8. Resultados finales del análisis de GLM en el fitobentos a nivel global.

Variable	Coefficiente	% Devianza	
Orden	4.643	70.906	*
Nivel de significancia	*=0.05	**=0.01	***=0.00

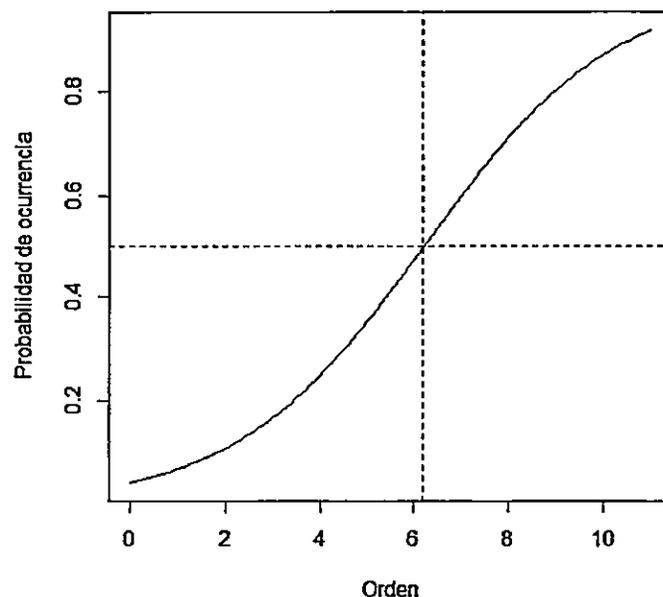


Figura 14. Modelo final de la presencia de *D. geminata* en el fitobentos en función del orden del río.

La Figura 14 indica que a medida que aumenta el orden de los ríos, se hace más probable detectar *D. geminata* en el fitobentos.

VI DISCUSIÓN

6.1 Hipótesis de la resistencia biótica (HRB)

Dentro de la teoría ecológica es ampliamente aceptado que las comunidades nativas ejercen resistencia frente a especies invasoras por medio de interacciones bióticas, donde la competencia y la predación se señalan como las más importantes, especialmente en ambientes terrestres. En microalgas de ambientes acuáticos mediante los análisis de la relación entre la comunidad residente y la diatomea *D.*

geminata fue posible inferir que no se manifiesta competencia por parte de la comunidad fitoplanctónica frente a esta microalga exótica/invasora, ya que fue posible detectar que la probabilidad de encontrar esta diatomea en el plancton se hace más factible cuando la diversidad de especies incrementa. Posibles explicaciones a este fenómeno, puede ser por la generación de hábitat por parte de los tapetes de *D. geminata*, donde Gillis y Lavoie (2014) mostraron para el bentos de otros sitios que la biomasa producida por un aumento en las poblaciones de *D. geminata* estaría ofreciendo un ambiente ideal para la colonización de otras especies, afectando directamente a la diversidad de la comunidad. Asimismo, *D. geminata* podría proveer fósforo orgánico disuelto, escaso en ambientes con *D. geminata* (Bothwell comunicación personal), o por último concordar una dimensión del nicho químico amplio (Montecino y col. 2014), basado en que existen para toda la región hábitats aún disponibles, dado que las presencias de *D. geminata* se encuentran dentro del espacio de las ausencias.

Si bien con los datos del ensamble fitobentónico se desarrolló el mismo análisis, este no fue significativo, lo que podría explicarse debido a su mono-especificidad a nivel global, ya que solo contempla diatomeas y no al resto de la comunidad que compone el perifiton con excepción de la comparación de las cuencas Petrohue y Puelo de la X Región de los Lagos.

En síntesis, se descarta que el fenómeno de resistencia biótica (HRB Elton 1958) por parte de la comunidad residente, pudiera afectar el asentamiento de *D. geminata* por lo que se rechaza H_0 .

6.2 Análisis comunitarios globales

A nivel regional global, para la Patagonia norte y sur, los análisis comunitarios del fitoplancton (que incluyen diatomeas, dinofíceas, clorofíceas y cianofíceas) indican que no existen diferencias significativas entre los sectores, a pesar de que el sector Patagonia sur (PSur, 43°- 52° S) presentó un índice de diversidad promedio de 1.66 versus 1.57 del sector Patagonia norte (PNorte). Esto indica que ambos sectores se componen de un número de taxones similar y que no habría mucha variación en la abundancia de ellos, dando una noción de similitud de los ríos en función de su composición taxonómica, a pesar de la gran extensión latitudinal y del cambio en las variables ambientales. Si bien en este estudio se están analizando la biota de sistemas lóticos, es coincidente a lo señalado por De los Ríos y col. (2010), en sistemas lénticos de PSur, quienes proponen que la biomasa de fitoplancton sería alta en esta área, ya que se encontraría una alta riqueza de especies de zooplancton.

En relación al análisis de diversidad del fitobentos (taxocenosis de diatomeas), el sector PSur alcanzó una diversidad promedio mayor que el sector PNorte obteniéndose diferencias significativas entre ambos. Es usual que cuencas más australes posean baja contaminación con baja intervención antrópica (San Martín y col. 2003; Valdovinos, 2004), lo que podría favorecer la bio-diversidad en general y particularmente a los ensamblajes fitobentónicos. El hecho que tanto para el fitoplancton como para el fitobentos la diversidad taxonómica fuese mayor en el sector PSur (43°- 52° S), es una característica que escapa de la regla general (Morales-Castilla y García-Valdés, 2014), ya que la mayoría de los grupos taxonómicos son más diversos cuanto más nos acercamos a los trópicos. Sin embargo, Morales-Castilla y García-Valdés (2014) dan cuenta de notables excepciones a este patrón, presentando como hipótesis

la conservación de nicho y el efecto del tiempo para especiación, las cuales predicen una mayor diversidad de organismos en aquellos ambientes donde los distintos grupos taxonómicos se originaron y donde habrían contado con mayor tiempo para el proceso de diversificación dado que existe una retención evolutiva de las condiciones ancestrales.

6.3 Diversidad de tamaños (H'_{tam})

El hecho de que en los ambientes acuáticos planctónicos coexistan un sinnúmero de microorganismos, ha incentivado varias otras formas de estudiar la estructura comunitaria de los productores primarios de mayor importancia para el sustento energético de la biósfera. El tamaño del cuerpo como una forma de clasificar estos organismos permite reducir la complejidad y entender mejor la ecología del fitoplancton (Margalef 1994).

En este estudio, el análisis de la estructura comunitaria del fitoplancton se realizó a nivel local donde se compararon ríos de las cuencas de Puelo (con presencia de *D. geminata*) y Petrohué (sin *D. geminata*). En Petrohué se esperaba encontrar un mayor índice de diversidad de tamaños H'_{tam} debido al efecto de la competencia por parte de los miembros de la comunidad hacia esta diatomea "invasora" de gran tamaño (Elton 1958, Kennedy y col. 2002), desplazándola de la comunidad. Sin embargo, se observó lo contrario, es decir, la cuenca del río Puelo presentó un H'_{tam} en promedio mayor, probablemente debido a que en las cinco categorías cada una de las abundancias se encuentran mejor distribuidas aun cuando en esta cuenca la mayor abundancia de células se encuentran en la categoría de mayor tamaño que incluye a *D. geminata*, por lo tanto, esta situación estaría influyendo en la débil diferenciación que existiría entre ambas cuencas. Por lo demás en Puelo, H'_{tam} no resultó ser menor que era lo esperado

encontrar para sistemas más oligotróficos, con predominancia de las fracciones de menor tamaño (Reynolds 1997), y donde la mayoría de los taxa se encontrarían dentro de una de las categorías de tamaño más pequeñas.

Posteriormente, el análisis de regresión logística confirmó que a medida que aumenta H'_{tam} , se hace más probable que *D. geminata* esté presente (Fig. 10), probablemente por condiciones favorables de heterogeneidad y energía para las comunidades lólicas nativas de acuerdo con la noción de aceptación biótica más que de resistencia biótica. Esta situación podría deberse a que al existir un asentamiento de *D. geminata* en el río, sus células requieren una alta luminosidad a esa escala (James y col. 2014) para lograr expandirse, haciendo disponible este recurso por el desarrollo y proliferación de tallos donde otros epífitos coexisten.

6.4 Relación con variables físicas, químicas y biológicas.

En relación al análisis global de los sitios muestreados, al realizar el análisis de correspondencia canónica tanto en el fitoplancton como en el fitobentos, utilizando variables comunitarias y parámetros fisicoquímicos, se encontraron relaciones significativas sólo en la comunidad fitoplanctónica, no así en el fitobentos. Esta distinción puede tener relación con lo propuesto por Miller y col. (2009) quienes encontraron que la abundancia de *D. geminata* en el perifiton no se correlacionó con variables físicas ni químicas, de modo que proponen que es necesario mejorar la selección y medición de estas u otras variables fisicoquímicas para caracterizar y poder diferenciar estos cuerpos de agua.

Para el ensamble fitoplanctónico, las variables más importantes fueron el orden del río, la pendiente, la riqueza y la diversidad específica (H') donde la Figura 12 da cuenta

que, en relación a las variables físicas, las presencias de *D. geminata* se encuentran en sectores donde el orden del río es alto, y a bajas pendientes, y a medida que aumenta la diversidad (H'), pero disminuye la riqueza. Respecto de variables físicas, Montecino y col. (2014) señalan que para Chile las áreas más probables donde podría estar presente esta microalga estarían localizadas de preferencia en el cordón montañoso de los Andes aun cuando el modelo de Estados Unidos en Chile predice más sitios hacia sectores costeros, insulares, etc. Si bien hay variables que permiten explicar la presencia de esta diatomea en los cuerpos de agua de la Patagonia (Reid y Torres 2014, Sastre y col. 2013), también se ha podido precisar con prospecciones anteriores, que la colonización de esta microalga involucra una serie de condiciones ambientales que son cambiantes a una escala temporal, como son las precipitaciones y el flujo de los ríos, por lo que aún faltan estudios a más largo plazo que permitan entender el fenómeno de la expansión.

Bothwell y col. (2014), señalan que las proliferaciones de *D. geminata* no ocurren simplemente debido a una introducción de células en una nueva área, sino que el fósforo reactivo soluble (SRP) cumple una función muy importante durante este proceso, debido a que la producción de pedúnculos en respuesta a una baja concentración de fósforo en el ambiente podría ser una estrategia para mover células desde el fitobentos hacia la columna de agua, donde habría una mayor entrega de fósforo limitante para el crecimiento celular, condición que también podría favorecer el aumento de la diversidad específica.

La base de datos disponible sobre los antecedentes físicos, químicos y biológicos, utilizados en el modelo lineal generalizado (GLM), dieron cuenta que la combinación lineal de las variables orden del río y riqueza de especies influyen significativamente en

la presencia en el fitoplancton de *D. geminata* de los ríos muestreados, variables que coinciden con lo presentado en el CCA. El análisis de regresión logística (Figura 13) permite inferir que también a medida que aumenta la riqueza de especies se hace más probable detectar células de *D. geminata*. Esto podría deberse al desprendimiento del fitobentos (Cullis y col. 2013), ya que de acuerdo al trabajo de Gillis y Lavoie (2014), la matriz de polisacáridos producida por la proliferación de esta diatomea podría favorecer la colonización de un gran número de especies, lo que es coincidente con lo presentado por Roemer y col. (1984), donde se estudió que el mucílago producido por las diatomeas aumenta el área de sujeción de la comunidad perifítica. Asimismo, Flöder y Kilroy (2009) señalaron que *D. geminata* es una especie sucesional tardía y que el desarrollo de especies generadoras de tallos para la sujeción, es característico de tapetes (mats) maduros de perifiton de acuerdo a lo mostrado por Hoagland y col. (1982).

Para el GLM en el caso del fitobentos, la variable más significativa y explicativa de la presencia de *D. geminata* corresponde sólo al orden del río (Figura 14). Cabe destacar que el orden del río alude a una clasificación jerárquica de los cuerpos de agua que componen una cuenca hidrográfica, donde según Strahler (1964) los cursos de agua que no reciben tributarios tienen orden 1; cuando confluyen dos cursos de agua de orden 1 forman uno de orden 2, y así sucesivamente. Dado lo anterior, es que a medida que disminuye la pendiente y el orden de los ríos aumenta, se generan cambios en la composición de flora y fauna aguas abajo de las confluencias. Al ser *D. geminata* una diatomea bentónica, la naturaleza del sustrato por sí mismo, es muy importante, así como también la materia orgánica y el pH (Hynes, 1970). Es por ello que en el caso de Chile, su hábitat se asocia preferentemente a un sustrato rocoso y a

órdenes de río mayores. Sumado a esto, Kirkwood y col. (2009) observaron que esta diatomea prolifera y es más persistente en áreas donde el flujo es más bien reducido, fenómeno que ocurre donde la pendiente es menor. Asimismo, en el trabajo reciente de Montecino y col. (2014) también se encontró que en el fitobentos la probabilidad de presencia de esta diatomea es más alta en lugares con bajo flujo y declina gradualmente con un aumento de esta variable.

Cullis y col. (2012) en su modelo conceptual acerca del comportamiento y persistencia de *D. geminata* en ambientes oligotróficos, señalaron que la distribución temporal y espacial de este tipo de proliferaciones podrían ser descritas al identificar los valores umbrales críticos para variables químicas y la temperatura del agua, concentración de nutrientes, disponibilidad de luz y los parámetros hidráulicos críticos. Estos están determinados por la variabilidad del flujo y las condiciones geomorfológicas específicas. A medida que los arroyos y ríos menores confluyen en ríos mayores y de orden superior, los regímenes de todos ellos se unifican de manera que el flujo se hace más uniforme, reflejando las precipitaciones medias en una superficie cada vez mayor³.

En un análisis complementario (resultados no mostrados) mediante una regresión logística, utilizando el software SAM®, con la finalidad de observar lo que sucedía al corregir la dependencia espacial, se probaron distintos modelos utilizando las combinaciones de variables posibles y el criterio propuesto por Burhman y col. (2011), donde se obtuvo que el modelo que se ajustaba mejor a los datos y que fue estadísticamente significativo corresponde a la combinación de las variables cuenca (norte-sur) y riqueza de especies; una vez más se corrobora que un aumento en la riqueza de especies del ensamble fitoplanctónico incrementa fuertemente la

³ <http://www.fao.org/docrep/003/t0537s/T0537S03.htm>

probabilidad de detectar *D. geminata*, lo que sumado a la ubicación de la cuenca estaría potenciando la llegada y desarrollo de esta microalga. También debe ser tomado en cuenta y es una interrogante si el cambio climático (Lavery y col. 2014) podría estar favoreciendo la expansión de *D. geminata* en el cono sur de Sudamérica, ya que los trabajos de Sastre y col. (2013) y Beamud y col. (2014) en Argentina, dan cuenta que esta microalga se encuentra en ríos andinos patagónicos y en un sector del Lago Nahuel Huapi, siendo hallazgos posteriores a los encontrados en Chile.

VII CONCLUSIONES

Si bien en este estudio no se comprobó la hipótesis de la resistencia biótica tanto para la comunidad fitoplanctónica como fitobentónica, es interesante desde el punto de vista de la invasibilidad de *D. geminata* que más bien prolifera en sitios con una alta diversidad de especies y de tamaño, comprendiendo un fenómeno poco conocido en otras diatomeas invasoras.

Se logró determinar que la estructura comunitaria donde *D. geminata* inicie su asentamiento es muy relevante y da una idea de la forma de vida que esta diatomea considerada como críptica desarrolla, ya que también tiene preferencia por comunidades más diversas considerando a su composición por tamaños.

Si bien se encontraron relaciones con el orden del río, variable discreta influyente al momento de la colonización de esta microalga, la cual se relaciona con la pendiente y la cantidad de rocas y sedimentos del cuerpo de agua, se hace necesario hacer seguimiento de aquellos sectores donde se desarrollan la mayoría de las actividades antrópicas, ya que éstos serían lugares que favorecerían la llegada y desarrollo de esta microalga.

VII REFERENCIAS

- **Akaike** 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov BN, Csaki F, editors. Second International Symposium on Information Theory. Budapest (Hungary): Akademiai Kiado: 267–281.
- **Aracena C., Lange CB, Iriarte JL, Rebolledo L, Pantoja S.** 2011. Latitudinal patterns of export production recorded in surface sediments of the Chilean Patagonian fjords (41-55 degrees S) as a response to water column productivity. *Continental Shelf Research*. 31:340-355.
- **Arenas F., Sanchez I., Hawkins S.J., Jenkins S. R.** 2006. The invisibility of marine algal assemblages: role of functional diversity and identity. *Ecology*, 87(11): 2851–2861 pp.
- **Barber H.G., Haworth E.** 1981. A guide to the morphology of the Diatom frustule.
- **Barnes C., Irigoien X., De Oliveira J.A., Maxwell D., Jennings S.** 2010. *Journal of Plankton Research* 1-12.
- **Beamud G., Baffico G., Pedrozo F., Diaz M.** 2013. First record of the invasive algae *Didymosphenia geminata* in the Lake Nahuel Huapi: Argentina, Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 493-496.
- **Bothwell ML, Dr Lynch, H Wright, Deniseger J.** 2009. On the boots of fisherman: The history of didymo blooms on Vancouver Island, British Columbia. *Fish* 34:382-388
- **Bothwell ML. y Kilroy C.** 2011. Phosphorus limitation of the freshwater benthic diatom *Didymosphenia geminata* determined by the frequency of dividing cells. *Freshwater Biology* 56: 565–578.

- **Bothwell M.L., Taylor B.W., Kilroy C.** 2014. The Didymo story: the role of low dissolved phosphorus in the formation of *Didymosphenia geminata* blooms. Diatom Research. <http://dx.doi.org/10.1080/0269249X.2014.889041>
- **Branson, J.** 2005. *Didymosphenia geminata* economic impact assessment. New Zealand Institute of Economic Research. For Biosecurity New Zealand. 20 p.
- **Bourelly P.** 1968. Les Algues D'eau Doce. Initiation à la Systématique. Tome I: Les Algues Vertes, Tome II: Les Algues jaunes et brunes Chrysophycées, Phéophycées, Xanthophycées et Diatomées, Tome III: Les Algues blueues et rouges Les Euglèniens, Peridiniens et Cryptomonadines.
- **Burham K., Anderson D., Huyvaert K.** 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. Behav Ecol Sociobiol (2011) 65:23–35.
- **Campbell, M.L.** 2005. Organism Impact Assessment (OIA) for potential impacts of *Didymosphenia geminata*. All Ocean Ecology, Blairgowrie, Australia. For Biosecurity New Zealand. 82 p.
- **Carey M.P., Sanderson B. L., Barnas K. A. y Olden J.D.** 2012. Native invaders – Challenges for science, management, policy, and society. Front Ecol Environ. 10(7): 373–381.
- **Cary S.C., Coyne K.J., Rueckert A., Wood S.A., Kelly S., Gemmill C.E.C, Vieglais C. y Hicks B.J.**2014. Development and validation of a quantitative PCR assay for the early detection and monitoring of the invasive diatom *Didymosphenia geminata*. Harmful Algae 36: 63–70 pp.
- **Crawley, M. J., Brown, S. L., Heard, N. S. and Edwards, G. R.** 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? – Ecol. Lett. 2: 140–148.

- **Cullis J.D. S., Gillis C.A., Bothwell M. L., Kilroy C., Packman A. y Hassan M.** 2012. A conceptual model for the blooming behavior and persistence of the benthic mat-forming diatom *Didymosphenia geminata* in oligotrophic streams. *Journal of Geophysical Research*, Vol. 117.
- **Cullis J. D. S., Crimaldi J. P. y. McKnight D.M.** 2013. Hydrodynamic shear removal of the nuisance stalk-forming diatom *Didymosphenia geminata*. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments* 3: 256–268.
- **Davis M.** 2011. Don't judge species on their origins. *Comment. Nature*: Vol. 474
- **De Groot R.S., Wilson M.A., Boumans R. M.J.** 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* 41: 393–408.
- **De los Ríos P., Soto D. y Mansilla A.** 2010. Comunidades zooplanctónicas en lagos del parque nacional Torres del Paine: un nuevo enfoque de análisis de factores reguladores de su estructura comunitaria. *Anales Instituto Patagonia (Chile)*, 38(1):111-119 pp.
- **Díaz C., Molina X., Montecino V.** 2011 Manual para el Monitoreo e Identificación de la Microalga Bentónica *Didymosphenia geminata*. Website: www.subpesca.cl
- **Dirección General de Aguas.** 2009. Informe Técnico nº 4: Reserva del río Petrohué para la conservación ambiental y el desarrollo local de la cuenca.
- **Elton, C. S.** 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK.
- **Ellwood N.T.W. y Whitton B.A.** 2007. Importance of organic phosphate hydrolyzed in stalks of the lotic diatom *Didymosphenia geminata* and the possible impact of atmospheric and climatic changes. *Hydrobiologia*: 592:121–133.

- **Field C, Behrenfeld M, Randerson J y Falkowski, P.** 1998. Primary production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science* 281: 237–240
- **Flöder S. y Kilroy C.** 2009. *Didymosphenia geminata* (Protista, Bacillariophyceae) invasion, resistance of native periphyton communities, and implications for dispersal and management. *Biodivers Conserv* 18: 3809–3824.
- **Gallien L., Douzet R., Pratte S., Zimmermann N. E. y Thuiller W.** 2012. Invasive species distribution models how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Global Ecology and Biogeography*.
- **Gillis C.A. y Lavoie I.** 2014. A preliminary assessment of the effects of *Didymosphenia geminata* nuisance growths on the structure and diversity of diatom assemblages of the Restigouche River basin, Quebec, Canada. *Diatom Research* 29: 281-292.
- **Hoagland KD, Roemer SC, Rosowski JR.** 1982. Colonization and community structure of two periphyton assemblages with emphasis on the diatoms (Bacillariophyceae). *Am J Bot* 69:188–213.
- **Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S. y col.** 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge and needs for future research. *Ecol. Monogr.*, 75, 3–35.
- **Hustedt F.** 1977. *Die Kieselalgen* vol. I, II, III. Otto Koeltz Science Publishers.Germany.
- **Huston, M.A.** 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449–460.
- **Hynes H.B.N.** 1970. *The ecology of running waters*. Liverpool University Press. Capítulo IV: 53-75 pp.

- Ives AR, Carpenter SR. 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science* 31: 58–62.
- James D.A., Mosel K. y Chipps S.R. 2014. The influence of light, stream gradient, and iron on *Didymosphenia geminata* bloom development in the Black Hills, South Dakota. *Hydrobiologia* 721:117–127.
- Jeschke JM, Gómez Aparicio L, Haider S, y col. 2012. Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota*, 14: 1–20.
- Jimenez-Cisneros B. y Galizia-Tundisi J. 2013. Diagnosis of water in the Americas. Interamerican network of academies of Sciences. 213-216 pp.
- Kennedy T.A., Naeem S, Howe K. M., Knops J. M. H, Tilman D. y Reich P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasión. *Nature*: Vol 417.
- Kilroy C. 2004. A new alien diatom, *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) Schmidt: its biology, distribution, effects and potential risks for New Zealand fresh waters. NIWA, Christchurch, New Zealand. 34.
- Kilroy, C., Biggs, B.J.F., Blair, N., Lambert, P., Jarvie, W.; Dey, K.; Robinson, K., Smale, D. 2005. Ecological studies on *Didymosphenia geminata*. NIWA Client Report CHC2005-128. For Biosecurity New Zealand. 77 p.
- Kilroy C. y Dale M. 2006. Biosecurity New Zealand A comparison of sampling methods for the detection of the invasive alga *Didymosphenia geminate* in New Zealand Rivers. NIWA Project: MAF06509. NIWA Client Report: CHC2006-078.
- Kilroy C. y Bothwell M. 2011. Environmental control of stalk length in the bloom-forming, freshwater benthic diatom *Didymosphenia geminata* (Bacillariophyceae). *Journal Phycology* 47, 981-989.

- **Lavery J.M., Kurek J., Rühland K.M., Gillis C.A., Pisaric M.F.J. y Smol J.P. 2014.** Exploring the environmental context of recent *Didymosphenia geminata* proliferation in Gaspésie, Quebec, using paleolimnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 71: 1–11.
- **Li W. 1997.** Cytometric diversity in marine ultraphytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 42 (5), 874–880.
- **Levine J. 2000.** Species Diversity and Biological Invasions: Relating Local Process to Community Pattern. *Science* 288: 852-854 pp.
- **Litchman E., Klausmeier C.A., Schofield O.M., Falkowski P.G. 2007.** The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters* 10: 1170–1181pp.
- **Litchman E. y Klausmeier C.A. 2008.** Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 615-639.
- **Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP. 2007.** *Invasion Ecology.* Blackwell Publishing Ltd. Malden.
- **Lodge D.M. 1993.** Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8:133–137.
- **Lonsdale W. M. 1999.** Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80:1522–1536.
- **Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A. y col. 2001.** Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- **Mack RN, Simberloff D., Lonsdale WM, Evans H., Clout M., Bazzaz FA. 2000.** Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecol. Appl.* 10: 689-710.

- **Margalef R.** 1994. Through the looking glass: how marine phytoplankton appears through the microscope when graded by size and taxonomically sorted. En *The size structure of pelagic ecosystems* (eds. Rodríguez, J. Y Li, W. K. W.), pp. 87-101, *Scientia Marina* 58 (1-2).
- **McCullagh P. y J.A. Nelder.** 1989. *Generalized Linear Models*. 2nd ed. Chapman y Hall/CRC, Boca Raton, Florida. ISBN 0-412-31760-5
- **Montecino V. y Quiroz D.** 2000. Specific primary production and phytoplankton cell size structure in an upwelling area off the coast of Chile (30° S). *Aquatic Science* 62: 1-17.
- **Montecino V., Bustamante R., Molina X., Kumar S., Castillo M.L.C.** 2014. Predicting potential hábitat distribution for *Didymosphenai geminata* (Lyngbye) M. Schmidt, an invasive freshwater diatom in southern Chile. *Aquatic Invasions* 9(4): 507-519.
- **Morales-Castilla I. y García-Valdés R.** 2014. Gradientes latitudinales de diversidad inversos, ¿excepciones que prueban la regla? *Ecosistemas* 23(1):4-12 pp.
- **Muñoz P.A.** 2011. Presencia de la diatomea invasora *Didymosphenia geminata* en el fitoplancton de los ecosistemas fluviales de las regiones XIV, X, XI y XII. Seminario de Título, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- **Olyarnik S.V., Bracken M.E.S, Byrnes J. E., Randall A. Hughes K. M. Hultgren y Stachowicz J. J.** 2009. Ecological factors affecting community invasibility. En: *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management and geographic perspectives*. Rilov, G. y J. Crooks (Eds.). Springer, Berlin, 641 pp.

- **Paredes M.A. y Montecino V.** 2011. Size diversity as an expression of phytoplankton community structure and the identification of its patterns on the scale of fjords and channels. *Continental Shelf Research* 31: 272–281.
- **Parra O., Gonzalez M., Dellarosa V., Rivera P., Orellana M.** 1982-1983. Manual Taxonómico del Fitoplancton de Aguas Continentales; con especial referencia al fitoplancton de Chile. Editorial de la Universidad de Concepción Vol. 1, Cyanophyceae, 1982; Vol. 2, Chrysophyceae-Xanthophyceae, 1982; Vol. 3, Cryptophyceae, Dinophyceae y Euglenophyceae, 1982; Vol. 4, Bacillariophyceae, 1982; Vol. 5 (partes 1 y 2), Chlorophyceae, 1983.
- **Parra O., Bicudo CM.** 1996. Algas de Aguas Continentales: Introducción a la Biología y Sistemática. Ediciones Universidad de Concepción. 268.
- **Pielou E.C.** 1975. Ecological diversity. John Wiley, New York. N.Y. 165 pp.
- **POCH- U. Chile** Informe Final Subpesca 2011. Prospección de la presencia de *Didymosphenia geminata* en las regiones XIV, X, XI y XII elaboración de material de difusión tendiente a su control.
- **Posada D.** 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25: 1253-1256.
- **Reid B., Hernández K., Frangópulos M., Bauer G., Lorca M., Kilroy K., Spaulding S.** 2012. The invasion of the freshwater diatom *Didymosphenia geminata* in Patagonia: prospects, strategies, and implications for biosecurity of invasive microorganisms in continental waters. *Conservation Letters* 2012:1-9
- **Reid B. y Torres R.** 2014. *Didymosphenia geminata* invasion in South America: Ecosystem impacts and potential biogeochemical state change in Patagonian Rivers. *Acta Oecologica* 54: 101-109 pp.

- **Reynolds C.** 1997. Vegetative processes in the pelagic: a model for ecosystem theory. In: Kinne, O. (Ed.), Excellence in Ecology, Ecology Institute Oldendorf-Luhe Germany, pp. 371.
- **Rivera P.** 2006. Estado de conocimiento de las diatomeas dulceacuícolas de Chile. *Gayana* 70(1): 1-7 pp.
- **Rivera P., Basualto S., Cruces F.** 2013. Acerca de la diatomea *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt: su morfología y distribución en Chile. *Gayana Bot.* 70(1)154 : 154-158. Comunicación breve
- **Roemer S.C., Hoagland K.D. y Rosowski J.R.** 1984. Development of a freshwater periphyton community as influenced by diatom mucilages. *Canadian Journal of Botany* 62(9): 1799–1813.
- **San Martín, Ramírez C.C. y Álvarez M.** 2003. Macrofitos como bioindicadores: una propuesta metodológica para caracterizar ambientes dulceacuícolas. *Revista Geográfica de Valparaíso* 34: 243- 253 pp.
- **Sastre AV, Santinelli NH, Bauer GA, Ayestarán MG y Uyua NM.** 2013. First record of the invasive diatom *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) Schmidt in a Patagonian Andean river of Argentina. *BioInvasions Records* 2: 11-17.
- **Siemann E., Tilman D., Haarstad J.** 1996. Insect species diversity, abundance and body size relationships. *Nature* 380, 704–706.
- **Smith R. y Smith T.,** 2001. *Ecología*. Editorial Pearson, 4ª Edición: 304 – 305 pp.
- **Spaulding SA. y Elwell L.** 2007. Increase in nuisance blooms and geographic expansion of the freshwater diatom *Didymosphenia geminata*: U.S. Geological Survey Open-File Report 2007-1425: 38.
- **Sokal R. y Rohlf J.** 1981 *Biometry*. Second Edition. W. H. Freeman and Company, New York, New York. 859 pp.

- **Strahler A.** 1950. Davis' concepts of slope development viewed in the light of recent quantitative investigations. *Annals of the Association of American Geographers*, Vol. 40: 3,209-213 pp.
- **Strahler A.** 1964. Quantitative geomorphology of drainage basins and channel networks. *Handbook of applied hydrology*. Mc Graw-Hill, New York, USA.
- **Tilman D.** 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS* July 27, vol. 101, no. 30
- **Valdovinos C.** 2004. Ecosistemas estuarinos. En: Werlinger C (ed) *Biología marina y oceanografía: Conceptos y procesos*: 395-414. Trama Impresores S.A., Concepción, Chile
- **Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J.C. y Simberloff D.** 2009. Invasive species can also be native. *Trends in Ecology and Evolution*: 24-11.
- **Wardle D.A.** 2001. Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility—evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect. *Oikos* 95: 161–170.
- **Wardle, D. A.** 1998. A more reliable design for biodiversity study? *Nature* 394:30.
- **Zgłobicka I.** 2013. Aspects of Structural Biology of *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt (Bacillariophyta). *International Journal on Algae* 15(4): 291-310.

VIII APENDICE

Tabla 1. Lista de ríos estudiados en función del fitoplancton con sus respectivas variables fisicoquímicas, índices comunitarios y ubicación geográfica.

Ríos	latitudo	longitudo	cuenca	Riqueza	Diversidad	Equitatividad	Velocidad(m/s)
Pilmaiquén	-40,38486111	-73,00305556	1	18	171	0,59	1,11
Golgoi	-40,66011111	-72,25366667	1	15	141	0,61	0,66
Rahue	-40,76375	-72,92083333	1	17	131	0,48	1,80
Coyhueco	-40,82669444	-72,9183889	1	16	146	0,59	1,26
Las Nalcas	-40,89225	-72,33066667	1	13	140	0,58	1,62
Peulla 1	-41,0465556	-77,89088333	1	18	208	0,72	0,34
Negro 2	-41,04539722	-72,02658056	1	9	0,56	0,25	0,50
Tronador	-41,055525	-71,95230278	1	18	195	0,67	0,37
Petrohué 4	-41,148675	-72,42900278	1	26	2,23	0,70	0,34
Petrohué 1	-41,17890278	-72,45206944	1	30	2,41	0,71	0,64
Petrohué 2	-41,17899722	-72,45930556	1	25	1,52	0,48	0,27
Petrohué 3	-41,19531111	-72,47449167	1	21	1,45	0,48	0,09
Blanco 2	-41,25827778	-72,48063611	1	8	2,30	0,79	0,06
Hueñu-Hueñu	-41,2591667	-72,47664167	1	8	168	0,81	1,06
Pescado	-41,275	-72,7763889	1	8	124	0,64	1,11
Petrohué 5	-41,35376111	-72,38962778	1	23	2,41	0,77	0,79
Los Cuarteles	-41,35805556	-72,27877778	1	24	2,00	0,63	0,29
Reloncaví	-41,38211111	-72,27993889	1	17	138	0,52	0,34
del Este 0	-41,38395	-72,27393056	1	9	127	0,58	1,00
Mauñin	-41,40072222	-73,20738889	1	14	140	0,53	1,25
Blanco 1	-41,4057778	-72,62511111	1	16	174	0,63	1,04
Chamiza	-41,4421944	-72,7733611	1	11	131	0,55	0,78
Rollizo	-41,44531111	-72,3333944	1	21	188	0,63	0,06
Cochamo 1	-41,45866944	-72,218944	1	10	0,41	0,16	0,40
del Este	-41,49422778	-72,25900556	1	11	0,75	0,31	0,40
Cochamo 2	-41,49803889	-72,26664444	1	13	0,54	0,21	0,70
Puelo 8 (Apretura)	-41,6168889	-72,20214444	1	9	0,91	0,41	0,80
Puelo 9	-41,62324722	-72,24677778	1	27	169	0,51	0,82
Barraco	-41,64321667	-72,6736944	1	6	0,73	0,41	0,60
Puelo 7	-41,64436944	-72,6955278	1	16	158	0,48	0,73
Desague Tagua-Tagu	-41,64544444	-72,6897778	1	11	126	0,57	0,50
Puelo 10	-41,64819444	-72,29502778	2	14	192	0,74	0,20
Puelo Chico 2	-41,65863333	-72,288525	2	16	0,84	0,30	0,20
Puelo 6	-41,68836389	-72,11115	2	31	2,26	0,66	0,17
Islofe Castilla	-41,69927222	-72,14239444	2	16	142	0,53	1,11
Puelo chico 1	-41,69963889	-72,28933889	2	29	2,54	0,75	1,45
Botapiedra	-41,70984444	-72,110325	2	9	0,88	0,38	0,41
Puelo 5	-41,7186	-72,07876389	2	27	194	0,58	0,61
Puelo chico 0	-41,74591111	-72,2659722	2	13	2,01	0,78	0,80
Traidor	-41,78485833	-71,103778056	2	17	1,17	0,41	0,47
Negro	-41,83633056	-71,96208333	2	13	129	0,50	0,43
Negro 1	-41,83633056	-71,96208333	2	22	1,10	0,39	0,44
Alerce	-41,85669167	-71,94603056	2	24	2,27	0,71	0,39
Mapocho	-41,90406944	-71,19016	2	22	2,36	0,76	0,69
Puelo 3	-41,93391111	-71,92710556	2	24	2,31	0,73	0,38
Puelo 2	-41,99822778	-71,91049444	2	27	2,24	0,68	0,43
Ventisquero	-41,99874444	-71,93261111	2	22	1,29	0,42	0,81
Chepu 1	-42,04896667	-73,97428056	2	10	2,10	0,91	0,10
Puntra	-42,11702222	-73,81826111	2	10	183	0,63	0,70
Buticura	-42,2797667	-73,70861111	2	12	146	0,59	0,80
Grande	-42,29325556	-73,73562778	2	10	191	0,79	1,40
Amarillo 2	-43,04938889	-72,48108333	2	9	3,22	0,81	0,95
Michimahuida 2	-43,0975	-72,47619444	2	17	2,21	0,80	1,12
Yeicho 3	-43,17608333	-72,43961111	2	11	134	0,54	0,64
Frío 1	-43,17666667	-72,46461111	2	14	2,04	0,77	1,49
Futaleufu	-43,19297222	-71,84127778	2	29	194	0,58	0,81
Frío 2	-43,19686111	-72,33297222	2	10	1,12	0,49	0,59
Salto 2	-43,64955556	-71,86897222	2	16	143	0,62	0,99
Oeste	-43,66147222	-72,33144444	2	23	2,61	0,84	1,77
Torrente	-43,69391667	-72,1255556	2	12	143	0,57	0,13
Tranquilo 2	-43,71697222	-72,16077778	2	10	138	0,58	0,71
Palena 4	-43,92202778	-72,39638889	2	10	1,16	0,55	3,20
Quinto	-43,95669444	-72,23027778	2	16	1,18	0,49	0,89
Melimoyu	-43,97025	-72,77658333	3	16	2,23	0,81	1,02
Rosset 2	-43,99002778	-72,30583333	3	14	132	0,60	1,00
Dinamarca	-44,03325	-72,5875	3	18	2,65	0,92	1,04
Riso Patrón 2	-44,098	-72,45672222	3	14	1,61	0,67	0,64
Figueras 2	-44,18063889	-72,07305556	3	25	2,93	0,94	0,92
Pico 2	-44,19825	-71,84980556	3	10	172	0,75	1,86
Cáceres	-44,6027778	-71,65155556	3	13	152	0,59	2,30
Ríos	latitudo	longitudo	cuenca	Riqueza	Diversidad	Equitatividad	Velocidad(m/s)
Grande	-44,64211111	-72,28005556	3	10	2,14	0,93	0,30
Moro	-44,66605556	-71,8255556	3	55	107	0,60	1,10
de las Torres	-44,71644444	-72,16083333	3	10	133	0,58	1,60
Traveso	-44,75155556	-72,2023889	3	13	0,41	0,16	0,80

Ríos	P/A	Orden	Pendiente(%)	OD(mg/L)	Caudal (m3/s)
Pilmaiquén	0	2	0,23	0,50	50,00
Golgol	0	2	0,56	2,10	19,60
Rahue	0	1	0,66	0,60	20,30
Coyhueco	0	2	0,64	0,80	15,60
Las Naicas	0	1	1,10	0,68	10,90
Peulla 1	0	1	1,06	2,00	190
Negro 2	0	1	0,01	9,04	0,99
Tronador	0	2	1,14	2,60	2,10
Petrohué 4	0	1	0,44	0,20	0,10
Petrohué 1	0	1	0,89	0,40	170
Petrohué 2	0	1	2,84	9,10	7,82
Petrohué 3	0	1	2,12	13,00	2,00
Blanco 2	0	1	2,59	11,80	1,10
Huefú-Huefú	0	2	0,71	2,75	6,18
Pescado	0	2	0,02	11,52	9,10
Petrohué 5	0	2	0,63	2,00	184
Los Cuarteles	0	3	0,77	2,80	7,52
Reloncaví	0	1	3,09	2,00	0,70
del Este 0	0	2	0,35	2,65	8,39
Mauñín	0	2	0,14	9,04	24,60
Blanco 1	0	1	0,65	0,80	2,20
Chamiza	0	1	1,94	0,70	0,80
Rollizo	0	2	2,39	2,50	1,10
Cochamo 1	0	2	0,02	2,10	6,35
del Este	0	1	0,01	9,80	184
Cochamo 2	0	2	0,00	9,75	32,73
Puelo 8 (Apretura)	0	2	0,01	9,40	4,47
Puelo 9	1	4	0,09	2,00	49,38
Barraco	0	1	0,02	9,70	1,19
Puelo 7	1	4	0,44	2,00	28,73
Desague Tagua-T	1	4	0,01	8,17	37,34
Puelo 10	1	4	0,00	8,78	16,90
Puelo Chico 2	0	2	0,01	8,44	0,87
Puelo 6	1	4	0,16	11,50	18,67
Isote Castilla	1	1	7,41	14,00	3,78
Puelo chico 1	0	2	1,11	11,00	8,61
Botapiedra	0	1	2,48	14,00	2,93
Puelo 5	1	4	0,28	2,00	48,82
Puelo chico 0	0	2	0,01	11,00	8,35
Traidor	1	2	0,38	14,00	32,73
Negro	0	1	6,12	14,00	3,17
Negro 1	0	1	0,89	0,60	11,72
Alerce	0	2	5,00	11,10	191
Mapocho	0	1	1,42	11,80	2,62
Puelo 3	1	3	0,32	2,00	23,16
Puelo 2	1	3	0,24	14,00	22,07
Ventisquero	0	3	0,48	2,11	100
Chepu 1	0	4	0,00	2,10	8,02
Puntra	0	3	0,02	2,30	5,16
Butalcura	0	3	0,01	9,70	3,92
Grande	0	3	0,00	2,10	13,86
Amarillo 2	0	5	0,26	2,85	2477,20
Michimahuida 2	0	5	1,09	9,05	2477,20
Yelcho 3	0	2	0,25	11,39	14,44
Frío 1	0	1	0,06	0,92	34,91
Futaleufu	1	3	0,44	3,00	25,00
Frío 2	0	2	0,97	8,50	2477,20
Salto 2	0	4	0,70	0,99	37,10
Oeste	0	2	1,00	0,69	10,95
Torrente	0	2	0,11	9,30	160
Tranquilo 2	0	1	1,29	9,02	17,20
Palena 4	0	1	2,18	2,26	9,66
Quinto	0	3	0,61	11,15	13,50
Melimoju	0	1	0,34	11,23	34,94
Rosselot 2	0	2	1,34	0,86	7,50
Dinamarca	0	3	0,15	0,87	17170
Risopatrón 2	1	2	0,25	11,39	30,95
Figueroa 2	1	1	0,49	9,65	12,98
Pico 2	1	1	0,36	2,07	9,55
Cáceres	0	5	0,30	0,30	400,97
Ríos	P/A	Orden	Pendiente(%)	OD(mg/L)	Caudal (m3/s)
Grande	0	2	0,63	11,00	13,88
Moro	0	1	0,36	11,70	56 57,90
de las Torres	0	4	0,51	11,10	69,72
Traveso	0	2	0,40	9,20	155,00

Tabla 2. Lista de ríos estudiados en función del fitobentos con sus respectivas variables fisicoquímicas e índices comunitarios.

Ríos	Riqueza	Diversidad	Equitatividad	Velocidad(m/s)	P/A	Orden del río	Pendiente(%)	OD(mg/L)	Caudal (m ³ /s)
Golgoi	24,00	3,51	0,77	0,88	0	2	0,56	12,10	8,80
Pikmaiquén	29,00	4,24	0,87	1,11	0	2	0,23	10,50	50,00
Rahue	28,00	4,31	0,90	1,80	0	1	0,66	10,60	20,30
Coyhueco	13,00	2,76	0,74	1,26	0	2	0,64	10,80	6,80
Las Nalcas	17,00	2,75	0,67	1,62	0	1	1,10	10,68	10,90
Maulín	25,00	3,12	0,67	1,25	0	2	0,34	9,04	24,60
Pescado	19,00	2,85	0,67	1,11	0	2	0,02	11,52	9,10
Alerce	13,00	2,89	0,73	0,39	0	2	5,00	11,10	1,91
Botapiedra	7,00	1,48	0,53	0,41	1	1	2,48	14,00	2,93
Isote Castilla	5,00	0,81	0,35	1,11	1	1	7,41	14,00	3,78
Futaleufu	15,00	2,68	0,68	0,81	1	3	0,44	13,00	25,00
Mapocho	14,00	3,27	0,88	0,69	0	1	1,42	11,80	2,82
Negro	17,00	2,75	0,67	0,43	0	1	6,12	14,00	3,17
Manso	9,00	2,93	0,92	0,80	1	3	0,44	13,00	25,00
Puelo 2	13,00	2,47	0,67	0,43	0	3	0,24	14,00	22,07
Puelo 3	11,00	2,36	0,68	0,38	0	3	0,32	12,00	23,15
Puelo 5	20,00	3,05	0,71	0,61	1	4	0,28	12,00	48,82
Puelo 6	13,00	2,77	0,75	0,17	1	4	0,16	11,50	8,67
Puelo 7	9,00	2,53	0,80	0,73	0	4	0,44	12,00	28,73
Puelo 8	9,00	2,98	0,94	0,82	0	4	0,09	12,00	49,98
Puelo chico 1	10,00	2,77	0,83	1,45	0	2	1,11	11,00	8,81
Traidor	9,00	2,81	0,89	0,47	1	2	0,38	14,00	32,73
Ventisquero	10,00	2,53	0,76	0,81	0	3	0,48	12,11	1,00
Puelo 10B	10,00	1,95	0,74	0,20	0	4	0,00	8,78	8,90
Desague Tagua-Tagua	17,00	1,96	0,57	0,60	1	4	0,01	8,17	37,34
Puelo Chico 2	15,00	0,84	0,30	0,20	0	2	0,01	8,44	0,87
Puelo chico 0	12,00	2,01	0,78	0,80	0	2	0,01	11,00	8,35
Barraco	10,00	0,73	0,41	0,80	0	1	0,02	9,70	1,19
Puelo 8 (Apretura)	11,00	0,91	0,41	0,80	0	2	0,01	9,40	4,47
Cochamo 1	12,00	0,41	0,38	0,40	0	2	0,02	12,10	6,35
del Este	10,00	0,75	0,31	0,40	0	1	0,01	9,80	1,84
Cochamo 2A	11,00	0,54	0,21	0,79	0	2	0,00	9,75	32,73
Chepu 1	11,00	2,10	0,91	0,10	0	4	0,00	12,10	8,02
Puntra	12,00	1,83	0,79	0,70	0	3	0,02	12,30	5,15
Grande	3,00	1,91	0,83	1,40	0	3	0,00	12,10	13,88
Batalcura	9,00	1,46	0,59	0,80	0	3	0,01	9,70	3,92
Negro 2	7,00	0,66	0,25	0,50	0	1	0,01	8,04	0,99
Blanco 2	16,00	2,53	0,65	1,04	0	1	0,65	10,80	2,20
Los Cuarteles	14,00	3,48	0,91	0,08	0	1	2,59	11,60	1,10
Negro 1	21,00	3,17	0,72	0,29	0	3	0,77	12,80	7,52
Petrohué 1	10,00	2,83	0,85	0,44	0	1	0,89	10,60	11,72
Petrohué 2	14,00	3,30	0,87	0,64	0	1	0,89	10,40	1,70
Petrohué 3	8,00	2,89	0,81	0,27	0	1	2,84	9,10	7,82
Petrohué 4	12,00	3,05	0,85	0,09	0	1	2,12	13,00	2,00
Petrohué 5	16,00	3,20	0,80	0,34	0	1	0,44	11,20	0,10
Peulla 1	3,00	0,59	0,37	0,79	0	2	0,83	12,00	1,84
Reloncavi	13,00	3,50	0,95	0,34	0	1	1,06	12,00	1,90
Rolizo	9,00	2,86	0,90	0,34	0	1	3,09	12,00	0,70
Tronador	8,00	2,08	0,69	0,06	0	2	2,39	12,50	1,10
Hueñu-Hueñu	12,00	3,09	0,88	0,37	0	2	1,14	12,60	2,10

Ríos	Riqueza	Diversidad	Equitatividad	Velocidad(m/s)	P/A	Orden del río	Pendiente(%)	OD(mg/L)	Caudal (m ³ /s)
del Este 0	7,00	2,05	0,73	0,88	0	1	1,94	0,70	0,80
Amarillo 2	21,00	1,74	0,75	1,08	0	2	0,71	2,75	8,15
Michimahuida 2	5,00	2,49	0,82	1,00	0	2	0,35	12,85	8,39
Frio 2	2,00	1,25	0,62	0,64	0	2	0,25	11,39	14,44
Baker 1	11,00	2,03	0,59	0,95	0	5	0,26	12,85	2477,20
Baker 3	17,00	3,58	0,88	1,12	1	5	1,09	9,05	2477,20
Baker 4	11,00	2,82	0,81	0,58	0	5	0,97	8,50	2477,20
Baker 5	19,00	3,41	0,82	1,20	0	5	1,91	11,80	2477,20
Risopatrón 2	13,00	2,29	0,82	0,70	0	1	0,02	11,04	22,10
Tranquilo	10,00	2,43	0,73	0,82	0	1	0,72	7,60	9,55
Dinamarca	11,00	2,74	0,79	0,88	0	1	0,58	10,75	11,50
Figueras 2	20,00	3,12	0,72	1,10	1	3	0,03	10,08	21,15
Melimoyu	9,00	1,91	0,60	0,27	0	1	1,10	11,88	3,42
Oeste	8,00	0,84	0,26	0,39	0	1	1,55	11,90	5,70
Palena 4	14,00	2,92	0,77	1,04	0	3	0,15	10,87	17,170
Pico 2	7,00	3,75	0,92	0,92	1	1	0,49	9,55	12,98
Quinto	9,00	2,29	0,72	1,19	0	1	0,06	10,92	34,91
Rosset 2	22,00	3,27	0,73	1,02	0	1	0,34	11,23	34,94
Salto 2	22,00	3,36	0,75	1,77	0	2	1,00	10,89	10,95
Torrente	7,00	2,24	0,80	3,20	0	1	2,18	12,28	9,88
Tranquilo 2	10,00	2,23	0,67	1,88	0	1	0,38	12,07	9,55
Ciara	12,00	2,27	0,83	0,89	0	3	0,81	11,15	13,50
Picaflor	14,00	2,01	0,53	1,00	0	2	1,34	10,88	7,50
La Paloma	23,00	3,03	0,87	0,99	0	4	0,70	10,99	37,10
Los Palos	19,00	3,22	0,78	0,13	0	2	0,11	9,30	1,80
Riesco	22,00	3,81	0,88	0,71	0	1	1,29	9,02	17,20
Toqui	8,00	0,58	0,19	0,81	0	2	1,09	10,88	4,70
Picacho	20,00	2,82	0,68	2,59	0	3	0,28	11,02	62,80
Oscuro	9,00	2,22	0,70	1,33	0	3	0,79	10,28	25,80
Grande	17,00	2,49	0,81	0,72	0	3	2,91	11,64	2,10
Moro	18,00	2,26	0,54	0,82	0	2	0,87	11,50	17,80
Travieso	28,00	3,28	0,68	1,35	0	2	2,38	10,44	12,80
Cáceres	25,00	3,44	0,74	0,37	0	4	0,55	11,50	7,80
de las Torres	11,00	2,35	0,68	1,17	0	3	1,56	10,83	19,00
Panilentes	19,00	3,28	0,77	0,50	0	2	0,18	12,10	7,90
Rubens	11,00	1,03	0,30	0,30	0	2	0,83	11,00	13,88
Paine	10,00	3,27	0,78	1,10	0	1	0,38	11,70	57,80
Serrano	10,00	2,79	0,84	0,80	0	2	0,40	9,20	15,00
Cisnes	28,00	4,11	0,88	2,30	0	5	0,30	10,30	400,97
Nrehuao	11,00	3,27	0,94	1,60	1	4	0,51	11,10	69,72
Emperador Guillermo	28,00	4,01	0,85	2,80	1	4	1,18	11,30	77,22
Simpson	23,00	3,74	0,83	1,90	0	5	0,55	11,50	243,18
Coyhaique	24,00	3,98	0,87	1,50	0	3	3,70	10,00	34,10
Blanco	34,00	4,40	0,87	0,80	0	4	0,23	12,80	88,15