

Estudio vulnerabilidad en ambientes dulceacuícolas del PNACC BIO: Peces dulceacuícolas y su respuesta al cambio climático en Chile

Shaw Nozaki Lacy

The School for Field Studies, Center for Climate Studies, Puerto Natales, Chile

Cristian Martínez-González

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile.



Resumen Ejecutivo

Los cuerpos de agua dulce en Chile son variados en su forma y tamaño, una diversidad que se relaciona estrechamente con la variabilidad climática del país. Estos ecosistemas han sido impactados por diferentes actividades humanas, incluyendo los cambios en el uso del suelo, la sobreexplotación de los recursos hídricos y el cambio climático. Hasta la fecha, los esfuerzos de conservación en estos ambientes de agua dulce se han centrado principalmente en garantizar el suministro de agua para el consumo humano, sin embargo, los impactos del cambio climático pueden comprometer este recurso a largo plazo.

Los peces de agua dulce son una componente crucial desde el punto de vista ecológico en estos ecosistemas, pero también son altamente susceptibles a los efectos del cambio climático, a la pérdida y la fragmentación de hábitat, a la contaminación de los cuerpos de agua y a las especies invasoras. Estas amenazas han provocado la disminución de sus poblaciones y la extirpación de algunas especies en diferentes cuencas hidrográficas a lo largo del país. A pesar de esto no se comprende a plenitud la manera en que estas especies se verán afectadas a futuro por el cambio climático a nivel nacional.

Una herramienta práctica para evaluar los impactos del cambio climático sobre las especies de peces de agua dulce es la modelación de nicho ecológico, conocida como ENM (por sus siglas en inglés). En este informe presentamos los primeros modelos de nicho ecológico en alta resolución espacial (1km^2) y a escala nacional para 34 especies de peces de agua dulce nativos, así como para 15 especies de peces de agua dulce exóticos introducidos. El desarrollo de estos ENMs nos permitió predecir los posibles cambios en la distribución de especies de peces de agua dulce en diferentes escenarios climáticos futuros, tanto para las especies de peces nativas como para las especies exóticas introducidas, en las cinco regiones biogeográficas del país: Atacama, Altiplano, Mediterráneo, Lagos Valdivianos y Patagonia. Estas regiones se caracterizan por diferentes climas, hidrología, geología y biodiversidad. Cada una de estas regiones alberga especies endémicas, raras y amenazadas.

Se encontró que el cambio climático tendrá un impacto negativo en la idoneidad del hábitat de la mayoría de las especies nativas, especialmente en las regiones Mediterránea y Patagónica, además, algunas especies nativas podrían perder más del 50% de su área de distribución actual. Por el contrario, se encontró que el cambio climático tendrá un impacto positivo en la idoneidad del hábitat de la mayoría de las especies exóticas, especialmente en la región de los Lagos Valdivianos y la región Patagónica, donde algunas especies introducidas podrían aumentar más del 50% su rango de invasión potencial. Se evaluaron las distribuciones históricas y futuras de las especies nativas vulnerables y en peligro de extinción, identificando las áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad nativa. Se encontró que las áreas con mayor riqueza de especies nativas amenazadas se ubican en las regiones Mediterránea y de los Lagos Valdivianos, y que los hábitats idóneos para las especies nativas de peces en estas regiones podrían reducirse o desplazarse en el futuro debido al cambio climático. Los resultados presentados en este informe son útiles para la identificación de áreas prioritarias para la conservación para este grupo taxonómico en las regiones donde las especies se verán más afectadas, además estos resultados facilitarán el desarrollo de planes de manejo para las especies introducidas que se alineen con la Ley Marco de Cambio Climático, el Servicio de Biodiversidad y Áreas Protegidas (SBAP), el Plan nacional de Adaptación al Cambio Climático en Biodiversidad y los demás planes sectoriales relacionados.

Índice de Contenidos

Resumen Ejecutivo.....	ii
Índice de Contenidos	iii
Introducción.....	1
Especies nativas.....	2
Especies exóticas	3
Impactos esperados del cambio climático en los ecosistemas de agua dulce	4
Métodos	6
Modelos de nicho ecológico para peces dulceacuícolas de Chile	6
Caudal fluvial	7
Escenarios climáticos.....	7
Uso del suelo	8
Datos de presencia de peces.....	8
Proceso de modelado	9
Evaluación de los modelos.....	10
Ensamblaje de los modelos.....	10
Umbral y mapas binarios	10
Análisis de los escenarios climáticos.....	11
Resultados	11
Salida del modelo	11
Patrones de hábitats idóneos	11
Disponibilidad actual de hábitats	12
Cambios netos en el hábitat entre las especies nativas	12
Cambios en las especies nativas en situación de vulnerabilidad.....	12
Cambios en las especies nativas en peligro de extinción.....	13
Cambios netos en el hábitat de especies exóticas.....	13
Discusión	13
Patrones de riqueza de especies.....	14
Especies nativas	14
Especies exóticas	15
Escenarios futuros de cambio climático	16
Brechas de Conocimiento	18
Variables ambientales	18
Enfoque en ríos permanentes	19
No modelización de interacciones entre especies	20
Conectividad de los ríos y movilidad de los peces no evaluados.....	20
Distribución de especies fuera de las cuencas con datos	20
Tablas.....	21
Figuras	30
Bibliografía	37

Introducción

Los cuerpos de agua dulce en Chile son diversos en su forma y extensión, estando esta enorme diversidad altamente relacionada a la variabilidad climática existente del país. Estos ecosistemas dulceacuícolas se han visto afectados por diversos procesos de origen antrópico, incluyendo el desarrollo del territorio con su respectivo cambio en el uso del suelo, la sobreexplotación de los recursos hídricos y el cambio climático (Valdes-Pineda *et al.*, 2014; Lacy, 2020). Hasta ahora, las estrategias de conservación en estos ambientes se han enfocado principalmente en la seguridad hídrica para consumo humano (Vörösmarty *et al.*, 2010). Esta tendencia se observa incluso en los *Objetivos de Desarrollo Sostenible de las Naciones Unidas* (ODS), donde no hay un objetivo exclusivo relacionado con la conservación de la biodiversidad dulceacuícola, a pesar de que estos ecosistemas son fundamentales para impulsar toda la sostenibilidad en el territorio (Lacy, 2020).

Actualmente en Chile, el estudio ecológico de los hábitats de agua dulce se encuentra en un proceso importante de expansión y desarrollo. Sin embargo, gran parte de los esfuerzos investigativos se han enfocado en estudios a escala regional, considerando cuencas fluviales completas como una unidad ecológica (Vila *et al.*, 1999; Habit *et al.*, 2006) o en contextos locales, acotados a una sola sub-cuenca fluvial (Habit *et al.*, 2012). Durante los últimos 15 años, se han estado desarrollando estudios regionales que generan comprensiones unificadas de los procesos que ocurren entre y dentro de las cuencas (Zemlak *et al.*, 2008, 2010; Unmack *et al.*, 2009, 2013; Ruzzante *et al.*, 2011; Lacy *et al.*, 2019; Rojas *et al.*, 2019). Estos estudios regionales se basan en la creciente disponibilidad de datos de peces de agua dulce, pero estos estudios no han examinado los patrones de distribución de especies dentro y entre cuencas a nivel nacional.

Es así como, actualmente, hay un conocimiento muy limitado sobre cómo se distribuyen estas especies de agua dulce entre las cuencas fluviales a lo largo de todo el territorio nacional, y esto dificulta la evaluación de los posibles cambios en la distribución de especies de peces de agua dulce, tanto nativas como exóticas, bajo condiciones de cambio climático. Es por esto que en el presente informe buscamos proporcionar una guía útil para comprender algunas preguntas ecológicas necesarias para responder a las necesidades de planificación de la conservación a escala de paisaje. El **objetivo general** de esta investigación es anticipar los posibles cambios en la distribución de especies de peces de agua dulce, tanto nativas como exóticas, en todo Chile, causados por el cambio climático a través modelos de nicho ecológico. Para lograr esto, hay dos objetivos específicos que esta investigación, asociada a este informe, aborda. El primero es el desarrollo de modelos de nicho ecológico de las distribuciones históricas de peces dulceacuícolas nativos y exóticos. El segundo consiste en la aplicación de escenarios de cambio climático a los modelos de nicho ecológico (desarrollados en el primer objetivo específico) para evaluar las posibles distribuciones futuras del mismo conjunto de peces dulceacuícolas, tanto nativos como exóticos. Un subobjetivo en todos los casos es también evaluar las distribuciones históricas y futuras de especies de peces dulceacuícolas vulnerables y en peligro de extinción. Es importante destacar que como sucede con todos los modelos nuevos, este es un trabajo en progreso, por lo que también proporcionamos una sección que cubre las brechas de conocimiento en la comprensión ecológica de las especies y ecosistemas de agua dulce, las cuales pueden abordarse en futuras iteraciones de estos modelos.

Especies nativas

Chile alberga un número de peces dulceacuícolas nativos que se considera relativamente pequeño. Se han descrito 43 especies nativas en las aguas chilenas¹, considerándose únicamente aquellas especies que son exclusivamente dulceacuícolas o diádromas (Tabla 1). Estas especies que habitan los ecosistemas de agua dulce en Chile se pueden clasificar en diferentes grupos taxonómicos relacionados entre sí dado su origen Gondwánico (Vila *et al.*, 1999; Dyer, 2000; Habit *et al.*, 2006), y el complejo papel de la tectónica de placas, la dispersión biogeográfica, los cambios climáticos y los períodos de aislamiento a largo plazo (Lacy *et al.*, 2019; Alò *et al.*, 2020).

Las 43 especies que componen la comunidad de peces de agua dulce nativos de Chile se agrupan en 17 Géneros, ubicados dentro de 12 Familias, formando parte de 8 órdenes taxonómicos separados (Vila *et al.*, 1999; Dyer, 2000; Habit *et al.*, 2006). Estas especies de acuerdo a su distribución en el país se pueden clasificar en cinco regiones biogeográficas diferentes: Atacama, Altiplano, Mediterráneo,

¹ Más información sobre las especies de peces nativos de Chile, incluyendo detalles sobre su estado de amenaza, historia natural, amenazas y otra información adicional, se puede encontrar en el Inventario nacional de especies de Chile (<http://especies.mma.gob.cl/>).

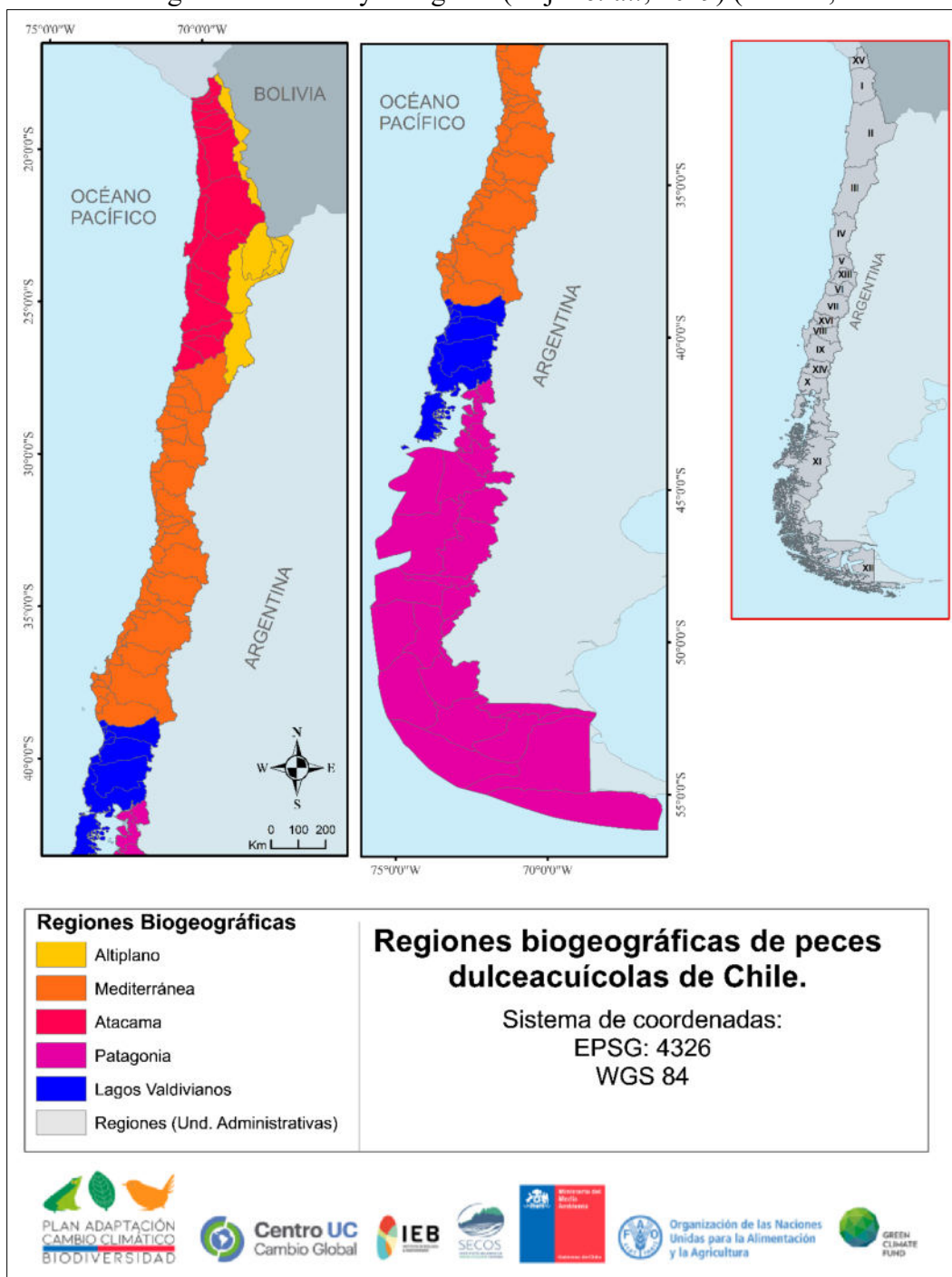
Lagos Valdivianos y Patagonia (Rojas *et al.*, 2019) (Tabla 1,

Figura 1). La región biogeográfica del Altiplano incluye aquellas cuencas que forman parte de los sistemas endorreicos del Altiplano, que incluyen las principales cuencas definidas por la DGA (Dirección General de Aguas) como Altiplánicas y Salar de Atacama, entre otras cuencas endorreicas, áridas/semiáridas y de gran altitud. Los sistemas de agua dulce de estas cuencas son lagunas y bofedales a gran altitud, así como los arroyos que los conectan. En estas cuencas que se encuentran todas las especies del género *Orestias*, así como tres de las siete especies de la familia Trichomycteridae.

Avanzando hacia el oeste y el sur en la región biogeográfica de Atacama se incluyen las cuencas definidas por la DGA en el extremo norte del país, siendo los ríos principales el Río Lluta, el Río Loa y el Río Salado. Aquí, los ríos están alimentados principalmente por el deshielo de los glaciares, y la mayoría de las cuencas fluviales son efímeras y no son hábitats adecuados para el sostenimiento de poblaciones de peces. Los ríos perennes Lluta, Loa y Salado tienen flujos subterráneos activos que ayudan a recargar el agua superficial en las tierras bajas, contrarrestando los efectos de la evaporación y asegurando flujos anuales (Valdes-Pineda *et al.*, 2014). Esto significa que, a pesar de su gran extensión geográfica, la región biogeográfica del Atacama tiene relativamente pocas áreas donde se pueden encontrar peces de agua dulce y según los registros oficiales, alberga solo una especie de pez de agua dulce, *Basilichthys semotilus* (Vila *et al.*, 1999). Algunos informes se indican la presencia de especies típicamente encontradas en la región biogeográfica del Altiplano, como *Trochomycterus rivulatus*, *Orestias agassii* y *O. parinacotensis*, pero es posible que estos registros sean erróneos o se deban a una introducción antrópica de estas especies en cuerpos de agua en la región biogeográfica de Atacama.

Más al sur, en las cuencas hidrográficas de Chile Central, el clima cambia a sistemas climáticos mediterráneos, que van desde un clima más seco en el norte (Río Copiapó) hasta un clima más húmedo en el sur (Río Imperial). Esta región biogeográfica Mediterránea comprende diversas cuencas definidas por la DGA, tales como la cuenca del Río Copiapó, Río Huasco, Río Elqui, Río Limarí, Río Choapa, Río Aconcagua, Río Maipo, Río Rapel, Río Maule, Río Itata, Río Biobío y Río Imperial, así como todas las cuencas menores intermedias. Esta región también alberga la mayor comunidad de peces de agua dulce (Tabla 1), tan solo en la cuenca del Río Biobío se han documentado 18 especies nativas (Vila *et al.*, 1999). Esta región se caracteriza también por presentar unas condiciones climáticas relativamente estables (es decir, sin desertificación o glaciación significativa).

La región biogeográfica de los Lagos Valdivianos se caracteriza por un clima de bosques templados lluviosos, a donde pertenecen a las cuencas definidas por la DGA del Río Toltén, Río Valdivia, Río Bueno, y las cuencas costeras entre Río Bueno y Río Puelo y la Isla de Chiloé. Las cuencas fluviales en esta área también se caracterizan por tener pendientes bajas y un flujo constante de ríos, que están regulados por los grandes sistemas lacustres aguas arriba (Valdes-Pineda *et al.*, 2014). Estos sistemas lacustres oligotróficos son un remanente de la importante glaciación en la zona (Davies *et al.*, 2020). Sin embargo, la glaciación no fue tan extensa como para exterminar los peces de agua dulce no migratorios, teniendo estos áreas de refugio dentro de las cuencas o en áreas cercanas a estas (en el caso de Chiloé) (Sérsic *et al.*, 2011).

La región biogeográfica ubicada más al sur corresponde a la región Patagónica. Esta región cubre la mayor área de todas las regiones biogeográficas y se caracteriza por ríos que emergen de capas de hielo glacial y diversos lagos proglaciales (Valdes-Pineda *et al.*, 2014). En esta zona, casi toda el área estuvo cubierta por glaciares (Davies *et al.*, 2020), sin refugios glaciares extensos disponibles para las especies de peces de agua dulce (Sérsic *et al.*, 2011). Esto significó una completa extirpación de los peces de agua dulce no migratorios, con una recolonización impulsada por la captura glacial de ríos durante del periodo de la última desglaciación del Pleistoceno (Ruzzante *et al.*, 2006, 2011; Zemplak *et al.*, 2008, 2010) y/o por migraciones diádromas (Zemplak *et al.*, 2010). Dados los extensos efectos de la glaciación en la región, no es sorprendente que la comunidad de peces de agua dulce en la región biogeográfica Patagónica sea relativamente baja y esté dominada por especies diádromas (p.ej., *Geotria australis*,

Mordacia lapicida, *Aplochiton marinus*, *Galaxias maculatus*) y por especies con distribuciones transandinas (p.ej., *Galaxias maculatus* y *G. platei*).

Especies exóticas

La introducción de especies de peces exóticos en las aguas dulces chilenas ha supuesto importantes desafíos para la fauna nativa de agua dulce, causando desplazamiento (Pardo *et al.*, 2009; Penaluna *et al.*, 2009; Figueroa *et al.*, 2010), extinciones locales (Lacy *et al.*, 2018b) y una homogeneización general de la comunidad de peces de agua dulce en Chile (Rojas *et al.*, 2019). Con el tiempo, se han introducido al menos 28 especies de peces pertenecientes a 11 familias, correspondientes a 8 órdenes diferentes, en las aguas continentales chilenas.

El grupo con mayor cantidad de especies introducidas (19 especies) corresponde a la familia Salmonidae. Otras familias comunes con especies introducidas son Poeciliidae (guppies) con tres especies, Cyprinidae (carpa y pez dorado) con tres especies, e Ictaluridae (bagres) con tres especies. Este patrón parece reflejar los procesos socioeconómicos históricos y a gran escala que llevaron a la introducción de estas especies exóticas (Iriarte *et al.*, 2005). Por ejemplo, la familia Salmonidae fue introducida por primera vez a principios del siglo XX para apoyar la pesca deportiva, reducir la dependencia de las conservas de salmón importado y satisfacer los gustos de las nuevas oleadas de inmigrantes europeos (Wurmann, 2007). Por otro lado, la expansión del número de especies de la familia Salmonidae está asociada al desarrollo de la piscicultura en Chile, que comenzó a mediados de la década de 1970 (Iriarte *et al.*, 2005; Wurmann, 2007); lo que apoyó su posterior expansión en los cursos de agua de Chile y a lo largo de las costas (Consuegra *et al.*, 2011), favorecido por su alta capacidad de dispersión, su especialización en sistemas de agua fría y a su voraz apetito (Arismendi *et al.*, 2014; Vila & Habit, 2015). De manera similar a la introducción del salmón, *Cyprinus carpio* fue introducido en Chile por inmigrantes alemanes entre 1895 y 1920 para satisfacer sus preferencias gastronómicas; en este caso, las fugas de lagunas artificiales durante este tiempo fueron facilitadas por inundaciones causadas por intensas precipitaciones invernales de la época (Prochelle & Campos, 1985). Similarmente, tanto *Gambusia affinis* como *G. holbrooki* fueron introducidos como controladores biológicos de mosquitos (*Anopheles spp.*) en el norte de Chile desde el año 1937 (López-Cepeda *et al.*, 2014), como parte de una campaña global para prevenir la propagación de la malaria (Gachelin *et al.*, 2018).

Es esencial comprender la historia de las introducciones de especies y cómo estas se relacionan con las repercusiones ecológicas y las decisiones socioeconómicas más amplias para evaluar mejor cómo las decisiones actuales y futuras sobre las introducciones de especies pueden afectar a las ecologías locales.

De las introducciones de especies exóticas registradas en Chile, once especies están incluidas en la Base de Datos Global de Especies Invasoras (GISD), desarrollada por la Comisión de Supervivencia de Especies (SSC) de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (Pagad *et al.*, 2015). Además, cuatro de estas especies exóticas son consideradas por la GISD como parte de las "100 especies exóticas más dañinas del mundo" (

Tabla 2), específicamente *Cyprinus carpio* (carpa europea), *Gambusia affinis* (gambusia occidental), *Oncorhynchus mykiss* (trucha arcoíris) y *Salmo trutta* (trucha café). La consideración para su inclusión en la GISD se basa en una evaluación realizada por expertos sobre los impactos causados por las especies exóticas sobre la biodiversidad nativa en áreas fuera de su rango de distribución natural, con el objetivo de identificar aquellas especies que causan los efectos más perjudiciales en la biodiversidad.

Finalmente, es importante señalar que la distribución de las especies exóticas se concentra en las zona Mediterránea, de los Lagos Valdivianos y la Patagonia. Esto se debe, en parte, a la mayor cantidad de población humana en la zona Mediterránea, que puede actuar como vector de introducción de especies, y también a la expansión significativa de la acuicultura de salmón en las regiones de Lagos Valdivianos y Patagonia (Rojas *et al.*, 2019).

Comprender la posible extensión del rango geográfico de las especies exóticas de peces de agua dulce no es simplemente un ejercicio académico. Dado el evidente impacto ecológico que muchas de estas especies exóticas tienen en las especies de peces nativos y sus ecosistemas, es crucial entender cómo estas especies no nativas se distribuyen en las cuencas hidrográficas del país. Especialmente debido a la dificultad para monitorear los sistemas de agua dulce (Radinger *et al.*, 2019), al alto nivel de peligro para los peces nativos debido a las presiones causadas por los peces exóticos (Vila & Habit, 2015; Rojas *et al.*, 2019) y a la continua división de la gobernanza sobre los ecosistemas dulceacuícolas en Chile (Andreoli *et al.*, 2012), siendo aún más crucial desarrollar una perspectiva geográfica de la distribución de estas especies, basada en un enfoque de modelado de nicho ecológico (Kulhanek *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2020).

Impactos esperados del cambio climático en los ecosistemas de agua dulce

Se espera que el cambio climático tenga diversas implicaciones en los ecosistemas de agua dulce, desde cambios físicos en la hidrología de los cuerpos de agua hasta efectos secundarios en las dinámicas ecológicas de las especies residentes (Rose *et al.*, 2023). Estos efectos esperados, junto con cambios en los procesos paisajísticos y climáticos alterarán de varias maneras a los diferentes tipos de ecosistemas dulceacuícolas. En ese sentido, para este informe, consideramos más apropiado evaluar los impactos a gran escala que se esperan observar, en lugar de evaluar los procesos específicos.

El aumento de la temperatura del aire tendrá impactos significativos en los ecosistemas de agua dulce. El efecto más inmediato se producirá en los cambios de las propiedades térmicas de los cuerpos de agua, específicamente el aumento de la temperatura del agua (Aranda *et al.*, 2021), y la estratificación térmica en lagos (Winder & Schindler, 2004; Aranda *et al.*, 2021), además de una disminución de la resistencia y grosor de las capas de hielo superficiales de algunos lagos (Sharma *et al.*, 2019), y la potencial inestabilidad de los glaciares (Hock & Huss, 2021).

Los peces de agua dulce son organismos de sangre fría, lo que significa que la temperatura del agua que los rodea regula su propia temperatura corporal. A medida que aumenta la temperatura del agua, aumentan las tasas metabólicas de los peces, lo que puede tener algunos impactos negativos. Por ejemplo, el aumento de las tasas metabólicas puede llevar a un mayor requerimiento de oxígeno a medida que alcanzan su límite térmico fisiológico superior, lo que dificulta que los peces obtengan el oxígeno necesario para sobrevivir (León-Muñoz *et al.*, 2023). El aumento potencial de la temperatura del agua implicará *per se* una disminución del oxígeno disuelto, ya que las aguas más cálidas retienen menos

oxígeno disuelto, lo que puede agravar los efectos del estrés térmico e incluso llevar a ambientes anóxicos (Saari *et al.*, 2018). Las mayores temperaturas del agua también pueden afectar el momento y los tipos de floraciones de algas en sistemas marinos y de agua dulce, incluyendo la posibilidad de floraciones de algas nocivas (Griffith & Gobler, 2020).

Los ecosistemas de agua dulce que están gobernados por el deshielo de los glaciares experimentarán un aumento en el deshielo y en el flujo de agua asociado hasta que la masas de hielo disponibles disminuyan hasta un punto en el que ya no puedan suministrar agua a los ecosistemas (Escanilla-Minchel *et al.*, 2020). Esto significa que se espera un aumento en el caudal de los ríos a corto plazo, los deshielos compensarán los cambios en los regímenes hidrológicos dada la probable disminución en la precipitación anual. Sin embargo, la tendencia a largo plazo sería una disminución terminal en el agua de deshielo asociada con los caudales de los ríos (Birrell *et al.*, 2020). Además, se espera que los efectos de la disminución en el deshielo de los glaciares tengan impactos significativos en la afloración de las algas debido a la disminución de la turbidez causada por la reducción de los niveles de sedimentos finos de los glaciares (Elser *et al.*, 2020). Finalmente, se espera que los sistemas de deshielo glaciar afecten la diversidad y dinámica de las redes tróficas, especialmente en las cuencas hidrográficas más grandes, donde existirán limitaciones de nutrientes para los peces dulceacuícolas (Bellmore *et al.*, 2022).

Además de los cambios en la temperatura, se espera que el cambio climático tenga efectos en los regímenes de precipitación, con estimaciones de una disminución en la precipitación total, contrastando con un aumento en la intensidad de las lluvias y una menor cantidad de precipitación en forma de nieve (Aguayo *et al.*, 2019; Escanilla-Minchel *et al.*, 2020; León-Muñoz *et al.*, 2023). Estos cambios en los regímenes de precipitación tendrán como resultado una disminución gradual con el tiempo de los caudales de los ríos, sumados a aumento en la variabilidad de la velocidad de flujo (o corriente de un río) (Birrell *et al.*, 2020). Se espera que esta disminución en el caudal de los ríos tenga efectos perjudiciales importantes en la riqueza de especies, las abundancias y la salud de las poblaciones de peces de agua dulce, ya que la velocidad de flujo del río es un factor ambiental fundamental para definir la ecología de los peces a nivel regional (Xenopoulos & Lodge, 2006). En áreas donde la nieve es significativa, el cambio hacia una mayor cantidad de precipitación anual en forma de lluvia cambiará la estacionalidad de los regímenes de flujo, al tiempo que conducirá a una disminución de la infiltración de agua, aumentando la posibilidad de sequías (Cook *et al.*, 2018). Se esperan también afectaciones en la disponibilidad de agua subterránea (acuíferos) que brindan soporte (recarga) a los caudales, especialmente en ríos de clima árido y mediterráneo (Bonada & Resh, 2013).

En resumen, los efectos del cambio climático probablemente representen importantes desafíos fisiológicos para las especies de peces de agua dulce debido a los efectos directos e indirectos de las forzantes climáticas, como, por ejemplo, el aumento de la temperatura del aire y de los cuerpos de agua en general, sumados a los cambios en los regímenes de precipitación. Esto independientemente de los efectos asociados del cambio en el paisaje causado por el cambio climático en los sistemas terrestres y a los impactos humanos del cambio en el uso del suelo.

Métodos

Con el fin de comprender en cuales cuencas hidrográficas de Chile se espera encontrar las diferentes especies de peces de agua dulceacuícolas, se decidió utilizar un enfoque de Modelado de Nicho

Ecológico (ENM, por sus siglas en inglés). El enfoque de ENM se basa en el concepto de nicho ecológico, que postula que una especie tendrá una mayor preferencia por un lugar donde las condiciones ambientales necesarias para su supervivencia están maximizadas. Los modelos de nicho ecológico se han utilizado para evaluar la distribución de diversas especies de peces para ayudar en la planificación y gestión de poblaciones nativas y exóticas (Steen *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2007; Kulhanek *et al.*, 2011; Valencia-Rodríguez *et al.*, 2021).

Modelos de nicho ecológico para peces dulceacuícolas de Chile

Al construir un modelo ecológico, es necesario determinar el propósito y la funcionalidad de este, para asegurarse de que será aplicable a la tarea que se pretende realizar. Para alcanzar los objetivos de este proyecto, era necesario que los modelos de ENM pudieran construirse basados en datos ambientales y ecológicos disponibles y que los modelos fueran sensibles al cambio climático. Esto presentó una serie de desafíos, dada el estado de conocimiento y la disponibilidad de datos; ambientales para los ríos y de ocurrencias de peces dulceacuícolas en Chile. En general, al desarrollar un ENM para una especie de pez de agua dulce, es útil incluir variables que cubran parámetros clave del caudal del río (flujo promedio anual, variabilidad del flujo), temperatura del agua (temperatura mínima, temperatura máxima, temperatura promedio, rango de temperatura diurna), cobertura regional del uso del suelo (urbano, tierras de cultivo, bosques, praderas, etc.), métricas clave de calidad del agua (oxígeno disuelto, pH, turbidez, niveles de contaminación orgánica), topología (conectividad de los ríos, orden de ríos) y geomorfología (tamaño de sedimentos, sinuosidad del cauce, pendiente), entre otros. Además, estos datos deben asignarse a tramos ecológicamente relevantes de cada río (Seelbach *et al.*, 2006; Wiley *et al.*, 2010). Todas estas categorías de datos antes mencionadas simplemente no están disponibles para todos los ríos de Chile, sin embargo, se han desarrollado ciertos proyectos centrados en cuencas fluviales particulares (PUC-TECO, 2016). Aun así, incluso para estos casos limitados, los datos para cada tramo solo están disponibles para la condición climática "actual". Todas estas variables tendrían que ser modeladas para condiciones futuras si se construyera una serie de modelos de cambio climático. En este trabajo se optó por basarse en datos de acceso público ampliamente utilizados en la construcción de los ENM. Específicamente, las fuentes de datos fueron EarthEnv (Robinson *et al.*, 2014), HydroSHEDS (Lehner & Grill, 2013), WorldClim versión 2 (Fick & Hijmans, 2017) y Benavidez-Silva *et al.* (2021). Las variables elegidas tenían condiciones actuales y futuras modeladas, cuando correspondía (Tabla 3). Todas las variables tenían una resolución espacial de 30 segundos sexagesimales ($\pm 1\text{km}^2$). Se aseguran de que todos los datos espaciales tenían el mismo sistema de coordenados.

Caudal fluvial

Un desafío en el desarrollo de modelos de nicho ambiental para sistemas fluviales es que el caudal de los ríos es una variable ecológica fundamental para evaluar la riqueza de especies, la abundancia y, en última instancia, la presencia de las especies (Xenopoulos & Lodge, 2006; Xu *et al.*, 2016). Sin embargo, modelar el caudal de los ríos no es una tarea sencilla y es un área continua de investigación importante para muchos hidrólogos e ingenieros hidrológicos. Además, dado los diversos regímenes hidrológicos que se encuentran en todo Chile (Valdes-Pineda *et al.*, 2014), no sorprende que aún no se disponga de un modelo de ríos unificado y de alta resolución para la mayoría de los sistemas fluviales de Chile. Dada esta limitación, se recurre al uso de variables *proxy* basadas en la geometría de las cuencas hidrológicas,

específicamente a la relación entre el área y la descarga de los ríos (*proxy* de la cantidad de agua que transporta por unidad de área) (Leopold, 1994). La relación entre el caudal y el área de la cuenca aguas arriba está altamente correlacionada dentro de una misma cuenca, lo que hace que el área de la cuenca aguas arriba sea un *proxy* útil para el caudal del río. Sin embargo, es menos útil al considerar ríos con diferentes patrones de precipitación y regímenes hidrológicos (Leopold, 1994; Lacy *et al.*, 2018a). Para resolver esta cuestión, se utilizaron valores de precipitación en el área de la cuenca aguas arriba como un indicador del caudal de los ríos en diferentes regímenes hidrológicos (Oberdorff *et al.*, 2011; Lacy *et al.*, 2019).

Existen problemas al utilizar la precipitación total en la cuenca aguas arriba como una variable *proxy* para el caudal del río (ver la sección sobre "**Brechas de Conocimiento**"). Aun así, actualmente es uno de los métodos más sólidos utilizados para desarrollar una variable *proxy* para el caudal del río en grandes áreas (Tims & Saupe, 2023), especialmente dada la falta de un conjunto de mediciones de caudal estandarizada para todo Chile en la escala espacial necesaria para este proyecto.

Escenarios climáticos

Los datos climáticos para los escenarios actual y futuros se obtuvieron de la última actualización de las proyecciones esperadas de cambio climático: simulaciones CMIP6 con el Modelo del Sistema Terrestre CMCC (CMCC-ESM2), descargadas del sitio web de WorldClim (Fick & Hijmans, 2017; Lovato *et al.*, 2022). Se utilizaron las representaciones del modelo de las condiciones climáticas futuras para 2050 (promedio para 2041-2060) y para 2070 (promedio para 2061-2080) en dos líneas radiativas posibles: Trayectorias Socioeconómicas Compartidas (SSP, por sus siglas en inglés) de 1-2.6 y 5-8.5 Wm⁻² para 2050 y 2070, respectivamente. Estos escenarios SSP fueron seleccionadas principalmente por el aumento progresivo pronosticado en la temperatura media en todo el país, que será mayor en un futuro lejano (escenario SSP5-8.5) que en un futuro cercano (escenario SSP1-2.6) (López-López, 2021; Wu *et al.*, 2022), afectando a las especies de peces nativos de Chile (Cussac *et al.*, 2020).

Utilizando el Factor de inflación de Varianza (VIF, por sus siglas en inglés) (Zuur *et al.*, 2010), se seleccionaron cinco de las 19 variables bioclimáticas disponibles (resolución de 30 arcseg). Para evitar problemas de colinealidad, se eliminaron las variables con valores de VIF >10 (Dormann *et al.*, 2013). Las variables bioclimáticas seleccionadas de WorldClim 2.0 fueron: temperatura media anual (bio1), variación estacional de la temperatura (bio4), temperatura máxima del mes más cálido (bio5), precipitación anual (bio12) y variación estacional de la precipitación (coeficiente de variación) (bio15). Estas variables seleccionadas coinciden con las variables identificadas por Fuentes-Castillo *et al.* (2019) como las variables más representativas de las tendencias anuales de estacionalidad y valores extremos de las condiciones climáticas en el país.

Investigaciones previas han demostrado el impacto significativo de la precipitación en la temperatura de los ríos, lo que influye en las poblaciones y ensamblajes de peces (Poole & Berman, 2001). Además, la variación en la frecuencia de las precipitaciones también desempeña un papel crucial en la forma en que se distribuyen las especies de peces dulceacuícolas y sus patrones migratorios (Buisson *et al.*, 2008). Dada esta importancia, se utilizaron las variables, bio12 y bio15, junto con la acumulación de flujo (*proxy* de escorrentía) para modelar el caudal de los ríos en los escenarios climáticos seleccionados (Importancia del **caudal fluvial** mostrada en la sección anterior).

También se consideró la pendiente debido a su conexión con la velocidad del flujo (corriente) y la estructura del hábitat, lo que potencialmente afecta la selección y dispersión del hábitat de los peces en un curso de agua. Esta influencia puede restringir la presencia o abundancia de géneros de peces específicos aguas arriba (Camana *et al.*, 2016). Las variables de pendiente y acumulación de flujo se obtuvieron a partir de imágenes rasters con una resolución espacial de $\pm 1 \text{ km}^2$, descargados del proyecto EarthEnv (Domisch *et al.*, 2015). Se delimitaron todas las variables bioclimáticas utilizadas para cada celda de la cuadrícula a lo largo de la red de ríos HydroSHEDS (Lehner & Grill, 2013) para que coincidieran con la misma resolución espacial de las variables de EarthEnv. Todos los datos climáticos seleccionados se han utilizado en varios ENMs y se consideraron un estándar para modelar las distribuciones de especies terrestres y de agua dulce (McGarvey *et al.*, 2018; Booth, 2022).

Uso del suelo

El uso de suelo (aguas arriba y local) es una variable importante al considerar la riqueza de especies de peces de agua dulce y la presencia de especies (Steen *et al.*, 2006). El desafío de esta evaluación consistió en determinar cómo se espera que cambie el uso del suelo de coberturas naturales a superficies destinadas para actividades humanas a lo largo del tiempo, en línea con el cambio climático. Para ello, se utilizaron los escenarios futuros de cobertura terrestre desarrollados por Benavidez-Silva *et al.* (2021), ya que proporcionaban datos que cubren la totalidad de Chile con resoluciones espaciales y temporales que se ajustan a los requisitos de este proyecto. Clasificar los tipos de uso del suelo en clases estándar también permite que este estudio sea comparable con otros ENMs desarrollados utilizando clasificaciones de uso del suelo/cobertura terrestre.

Datos de presencia de peces

Los datos utilizados en el desarrollo de los ENMs provienen de diversas fuentes de información, incluyendo bases de datos públicas y artículos de investigación que contenían datos georreferenciados. La distribución espacial de los datos de presencia de peces no fue uniforme, si no que están mayoritariamente distribuidos en la zona central de Chile, en comparación con otras regiones del país. De manera similar, diferentes especies tuvieron diferentes cantidades de datos de presencia (

Tabla 4). Cuanto mayor sea el número de datos de puntos de presencia, es probable que mayor sea la robustez del modelo de nicho ecológico predicho. Aunque teóricamente es posible crear modelos con muy pocos puntos de datos (Proosdij *et al.*, 2016), con el fin de crear los modelos de nicho ecológico para este proyecto, solo se modelaron especies que contaban con un mínimo de 20 puntos de ocurrencia datos con al menos 1 km² de distancia entre estos. Esto significó la producción de 34 modelos para especies nativas y 14 modelos para especies exóticas.

Aunque la fauna de peces de agua dulce nativos de Chile se puede dividir en cuatro regiones ictiográficas diferentes (Rojas *et al.*, 2019), muchas especies tienen rangos que se extienden entre dos (o más) regiones (Tabla 1), y el rango de la mayoría de las especies se extiende solo parcialmente a lo largo de una región. Los conjuntos de datos utilizados para desarrollar los Modelos de Nicho Ecológico en este proyecto no son exhaustivos. Específicamente, no ha habido un intento nacional de monitorear sistemáticamente la presencia de peces en todos los ríos andinos, por no mencionar siquiera que en la mayoría de las cuencas costeras no se tiene registro de muestreos realizados. Esto ha planteado el dilema de cómo evaluar la extensión de norte a sur de cada especie y cómo considerar la presencia de especies en las principales cuencas andinas en comparación con las cuencas costeras.

Para abordar estos desafíos, se decidió utilizar un enfoque conservador al considerar la extensión de norte a sur de cada especie. Específicamente, se evaluaron cuáles eran las cuencas fluviales más septentrionales y meridionales para cada especie, basándose en los datos de presencia disponibles de las especies y suponiendo que las especies modeladas podrían encontrarse en todas las cuencas fluviales intermedias (andinas y costeras). Por esta razón, al considerar las distribuciones potenciales de peces nativos y exóticos, es esencial comprender que muchas cuencas fluviales costeras mostrarán la presencia de una especie, incluso si no hay datos de presencia de la especie en esa cuenca. Los modelos predicen si existen condiciones ambientales óptimas para esa especie en esa cuenca en particular.

Proceso de modelado

Utilizando el enfoque de ENM, se combinaron los datos de presencia de peces (ocurrencias) con las variables ambientales (caudal del río, uso del suelo, variables bioclimáticas y topográficas) utilizando tres algoritmos de modelamiento diferentes: GLM (Kienast *et al.*, 2012), Random Forest (RF) (Zhang & Li, 2017) y Máxima Entropía (MaxEnt) (Phillips *et al.*, 2006), para predecir la idoneidad de los hábitats dentro de las máximas extensiones geográficas del rango histórico de cada especie. El uso conjunto de estos algoritmos aumenta la precisión de las predicciones del rango de distribución de especies raras. Por ejemplo, los modelos en conjunto pueden mejorar las predicciones de las especies con pocos puntos de ocurrencias, distribuidas en grandes áreas históricamente submuestreadas; esto no quiere decir que se pretende maximizar el rango distribución predicho, sino que se utiliza sólo las áreas de consenso de los modelos utilizados, esto es especialmente útil para especies con diferentes tolerancias de nicho (Peterson & Soberón, 2012). En total se ejecutaron 7650 modelos: 25 veces cada algoritmo (GLM, RF, MaxEnt) para cada una de las especies (34 spp) en cada uno de los escenarios climáticos (Actual, 2050, 2070), para esto se utilizó el paquete para el modelado de distribución de especies por ensamble "Biomod2" (Thuiller, 2003) en el programa R (R Core Team, 2021), información adicional de los algoritmos utilizados se encuentra en el material suplementario.²

² Se encuentra la información en el anexo "PNACC Bio Peces Dulceacuícolas Material Suplementario" y en la plataforma GitHub: https://github.com/cmartinez2/Modelos_Peces_dulceacuicolas_PNACC_BIO_Chile_2023

Evaluación de los modelos

Para evaluar los modelos, se utilizó la técnica de *bootstrap* (Efron, 1992). En resumen, para cada especie, se dividieron aleatoriamente los datos de presencia en dos grupos, uno con el 75% de los datos para generar los modelos y otro grupo con el 25% de los datos para probar dichos modelos (Guisan & Zimmermann, 2000). El grupo de prueba de presencias se utilizó para verificar errores de omisión o comisión (Fielding & Bell, 1997) (es decir, la capacidad del modelo para predecir las observaciones de cada grupo de prueba). Además, utilizando la métrica TSS (True Skill Statistics), se estimó la *sensibilidad* de los modelos (la proporción de presencias predichas con precisión) y la *especificidad* (la proporción de ausencias predichas con precisión) (Allouche *et al.*, 2006). En otras palabras, esta métrica evaluó el riesgo de sobreajuste y subajuste, es decir, la capacidad predictiva de los modelos generados. El valor de la métrica TSS varía de -1 a 1, donde 1 indica una predicción perfecta, 0 indica una predicción aleatoria y -1 indica una predicción completamente opuesta. Los valores de TSS de $\pm 0,5$ se consideran "buenos" en términos generales. Por lo anterior, se seleccionó un valor umbral de TSS:0,6 para seleccionar los modelos que se usarían para construir el ensamblaje de ENMs.

Ensamblaje de los modelos.

Cada uno de los modelos realizados predice escenarios ligeramente diferentes, generando incertidumbre en las estimaciones de la idoneidad del hábitat de las especies analizadas (Diniz-Filho *et al.*, 2009). Para evitar esta incertidumbre y minimizar errores, se ensamblaron solo los modelos que obtuvieron un valor de TSS $\geq 0,6$ como indicador de la capacidad predictiva de dichos modelos, esta métrica también es independiente de la prevalencia de las especies (es decir, la frecuencia de ocurrencias). El enfoque de pronósticos por ensamble proporcionó un resultado consenso para cada escenario climático para cada una de las especies (102 modelos), reduciendo la incertidumbre y los errores de los modelos individuales (Araújo & Guisan, 2006).

Umbral y mapas binarios

Se transformaron en proyecciones binarias las frecuencias continuas de los 102 modelos obtenidos por el método de ensamble; esto significa que las proyecciones continuas del ensamble (0-100) que indican la probabilidad de que la especie estuviera presente en cada celda del mapa ($\pm 1 \text{ km}^2$ de tamaño) se transformaron en valores binarios (1: Presencia / 0: Ausencia). Para ello, se aplicó el mismo valor umbral utilizado previamente (TSS $\geq 0,6$) para seleccionar solo las unidades del mapa con valores (70-100) como presencia de la especie (predicciones conservadoras). El escenario propuesto es el más realista posible para predecir la zona potencial de distribución de especies con un bajo número de ocurrencias; por esta razón, este umbral se utiliza ampliamente en ecología de la conservación (Wisn *et al.*, 2008).

Finalmente, para transformar el valor de área a longitud, se multiplica cada celda por 1,1381, que indica el promedio de las distancias posibles que conecten dos esquinas de una celda cuadrada. En este modo, se transforman áreas modeladas a kilometraje fluvial. Esta transformación es necesaria, ya que la resolución espacial del modelo original (en km^2) no se corresponde con las extensiones terrestres ocupadas por un río las cuales pueden constituir una porción mínima de esa área (Andreadis *et al.*, 2013; Gurnell *et al.*, 2016; Allen *et al.*, 2018). Al transformar el área en kilometraje fluvial, se proporciona una indicación más apropiada del hábitat fluvial disponible.

Análisis de los escenarios climáticos

Con el fin de realizar un análisis comparativo de los escenarios climáticos, se ejecutaron comparaciones del tamaño del rango entre las proyecciones en los escenarios Actual, 2050 y 2070 para cada especie. Utilizando la función "BIOMOD_RangeSize" del paquete de R "Biomod2", se calculó el número absoluto de celdas perdidas, estables y ganadas, así como las proporciones relativas correspondientes entre dos escenarios de proyecciones binarias, Actual-2050 y Actual-2070.

Resultados

Salida del modelo

Los modelos de nicho ecológico (ENM) muestran la extensión del hábitat potencial dentro de las cuencas fluviales de Chile para 34 especies nativas y 15 especies exóticas de peces de agua dulce. Esto abarca la totalidad de Chile continental, excepto las cuencas endorreicas y pequeñas cuencas costeras en el Desierto de Atacama. La falta de predicciones en estas áreas se debe a la ausencia de datos de presencia de peces en estas cuencas, lo que las excluyó de ser incluidas en cualquier ENM.

Las predicciones del modelo cubren tres períodos de tiempo diferentes: "Actual", año 2050-SSP 1-2.6 y año 2070-SSP 5-8.5. La bondad de ajuste de los modelos varía de 0,828 a 1,000 TSS. La información se divide en cuencas definidas por la DGA y se proporcionará como información adicional. A continuación, se presentan resúmenes basados en las regiones biogeográficas de agua dulce (Rojas *et al.*, 2019) (consultar Tabla 1 y Tabla 2).

Patrones de hábitats idóneos

Cuando se superponen los modelos para los peces nativos, se observa que la tendencia general de la riqueza de especies de peces nativos dentro de una cuenca se incrementa a medida que se desciende por el río. Los tramos de cabecera tienen una menor riqueza de especies en comparación con los tramos del valle dentro de la misma cuenca, siendo la mayor riqueza de especies encontrada en o cerca de la desembocadura del río. Al analizar los patrones de máxima riqueza de especies entre cuencas hidrográficas, se identifican las cuencas del río Itata, Biobío, Imperial y Toltén como las de mayor riqueza de especies (Figura 2).

De manera similar, las especies exóticas muestran una tendencia general de aumento en la riqueza de especies a medida que se avanza aguas abajo. La máxima riqueza de especies a nivel de cuenca se encuentra en las cuencas de los ríos Mediterráneos, como los ríos Maipo, Rapel y Biobío (Figura 3), ubicados ligeramente más al norte que el patrón observado entre los peces nativos. Al norte del río Aconcagua y al sur del río Biobío, se registra una menor riqueza de especies exóticas.

Disponibilidad actual de hábitats

El total actual de hábitats idóneos dentro de las cuencas hidrográficas del país para todas las especies nativas fue de 532.298 km, mientras que para las especies exóticas fue de 253.390 km. La mayor parte del espacio idóneo para las especies nativas se ubicó en la región biogeográfica Mediterránea (264.342 km), y lo mismo ocurrió para las especies exóticas (130.631 km) (Tabla 5).

Al considerar las especies con riesgos para su conservación (Tabla 1), aquellas clasificadas como "Vulnerables" (VU) tenían hábitats idóneos que cubrían 208.413 km, abarcando las 12 especies en esta categoría de conservación. Las especies categorizadas como "En Peligro" (EN) tenían hábitats idóneos

que cubrían 205.652 km, abarcando 17 especies de las 22 especies enumeradas en esta clasificación de conservación para Chile. Cabe destacar que las evaluaciones de los cambios en las poblaciones de *Galaxias maculatus* y *Basilichthys australis* clasificadas como "Vulnerables" solo evaluaron esas poblaciones desde la Región del Maule hacia el norte de sus respectivos rangos, según sus clasificaciones oficiales de vulnerabilidad (Tabla 1). No se realizaron modelos para *Cheirodon kiliiani*, *Galaxias globiceps*, *Orestias agassii*, *O. chungarensis*, *O. parinacotensis* y *Tricomys chunarensis* debido a la falta de datos disponibles para estas especies (Tabla 4). No se pudieron modelar las especies clasificadas como "En Peligro Crítico" (CR), específicamente *Orestias gloriae* y *O. piacotensi*, debido a la falta de datos disponibles para estas especies (Tabla 4).

Cambios netos en el hábitat entre las especies nativas

Las especies responden de manera diferente a las condiciones climáticas futuras. El rango de cada especie incorporará un cambio en el área de hábitat probable dentro de una cuenca fluvial. Esto se puede considerar como una pérdida de área de hábitat en una parte de la cuenca, una ganancia de área de hábitat en otra parte de la cuenca y una cantidad de su hábitat histórico que permanece sin cambios. Al considerar el cambio neto en el hábitat en 2050 bajo el escenario climático SSP 1-2.6 (Figura 4., Tabla 6), las especies nativas perdieron un total de 203.811 km y se expandieron en 106.878 km (cambio neto: -96.933 km). Todas las regiones biogeográficas mostraron una pérdida en el área de hábitat para las especies de peces nativas.

Al considerar el cambio neto en el hábitat en 2070 bajo el escenario climático SSP 5-8.5 (Tabla 6), las especies nativas perdieron un total de 201.426 km y se expandieron en 114.963 km (cambio neto: -86.463 km). Todas las regiones biogeográficas mostraron una pérdida neta de hábitat para las especies de peces nativas, excepto las regiones biogeográficas del Altiplano y la Patagonia.

Cambios en las especies nativas en situación de vulnerabilidad

Se espera que las especies nativas modeladas actualmente clasificadas como "Vulnerables" (VU) sufran un cambio de -40.920 (-19,63%) en 2050 en comparación con el rango actual (Figura 4, Tabla 8). También se prevé que los rangos de distribución de las especies disminuyan en las regiones de los Lagos Valdivianos y la Patagonia, pero se pronostica que la región Mediterránea expanda ligeramente su cantidad de kilometraje fluvial. Para 2070, se espera que el área de hábitat de estas especies sufra un cambio de -33.496 (-16,00%) en comparación con el rango actual. Los rangos en este momento se espera que disminuyan en la región biogeográfica de los Lagos Valdivianos en comparación con su rango actual. Sin embargo, se espera una ligera expansión en la región biogeográfica del Atacama y una expansión moderada en la región biogeográfica de la Patagonia en comparación con los rangos actuales (Tabla 8). No hay presencias modeladas de especies nativas vulnerables para las regiones biogeográficas del Altiplánico para el Atacama.

Cambios en las especies nativas en peligro de extinción

Considerando las especies nativas modeladas clasificadas como "En Peligro" (EN), se espera que su rango de hábitat cambie en -52.104 (-25,34%) para 2070, en comparación con el rango actual (Figura 9, Tabla 9). Se espera que los rangos de hábitat disminuyan en las regiones biogeográficas Atacama, Mediterránea y los Lagos Valdivianos; mientras que se prevé que los rangos se expandan ligeramente en las regiones biogeográficas del Altiplano y la Patagonia. Para 2070, se espera que el área de hábitat de

estas especies sufra un cambio de -29.823 (-14,50%) en comparación con el rango actual. Se espera que los rangos de hábitat disminuyan en todas las regiones biogeográficas en 2070, en comparación con el período actual, excepto en la región Patagónica (Tabla 9).

Cambios netos en el hábitat de especies exóticas

A diferencia de la tendencia general de pérdida de hábitat idóneo futuro para las especies nativas, en 2050 las especies exóticas perdieron 42.522 km y se expandieron en 107.471 km (cambio neto: +64.950 km), con las mayores expansiones en la región Patagónica (+40.183 km), seguida de los Lagos Valdivianos (+13.531 km), Mediterránea (+11.650 km) y del Altiplano (+494 km). Solo la región del Atacama mostró una disminución en el área de hábitat disponible (-908 km) en comparación con el período actual (Figura 7, Tabla 7).

La predicción para 2070 indica que las especies exóticas pierden 44.249 km, pero se expanden en 105.717 km (cambio neto: +61.467 km). En este momento, todas las regiones biogeográficas muestran expansiones en el área de hábitat disponible, con la mayor expansión en la región Patagónica (+43.491 km), seguida de la Mediterránea (+10.805 km), los Lagos Valdivianos (+5.639 km), Atacama (+1.402 km) y el Altiplano (+130 km), en comparación con el período actual (Figura 7, Tabla 7).

Discusión

Los modelos aquí desarrollados presentan una comprensión actualizada y de vanguardia sobre la distribución de 34 especies peces dulceacuícolas nativos de Chile. Esto representa un avance importante en el conocimiento de la distribución espacial de las comunidades de peces de agua dulce de Chile, que hasta la publicación de este informe se basaba principalmente en información de presencia de peces entre cuencas, en rangos de distribución predichos por expertos (Tognelli *et al.*, 2008) o entre regiones administrativas (Vila & Pardo, 2009). La mayoría de los estudios caracterizan la distribución de taxones específicos en diversas cuencas fluviales (Unmack *et al.*, 2009; Véliz *et al.*, 2012; Zamorano *et al.*, 2019) o estudian la presencia de una especie dentro de una sola cuenca (Cruz-Jofré *et al.*, 2016). Al utilizar un enfoque de modelado de nicho ecológico para los sistemas de agua dulce, estos modelos son el primer ejemplo que proporciona una perspectiva espacialmente explícita de la distribución de peces de agua dulce entre cuencas y dentro de las cuencas a lo largo del todo el territorio chileno. Estos modelos además amplían significativamente las evaluaciones de peces de agua dulce realizadas por el proyecto del Ministerio de Energía sobre hidroelectricidad sostenible (Ministerio de Energía, 2016), al expandir la metodología de modelado a todo el país.

Patrones de riqueza de especies

Especies nativas

En general, la riqueza de especies dentro de una cuenca con ríos permanentes sigue el amplio patrón del Concepto del Continuum Fluvial (Vannote *et al.*, 1980), que es un concepto fundamental que subyace en la distribución esperada de especies de agua dulce dentro de una cuenca. En Chile, los sistemas fluviales caracterizados por ríos permanentes se encuentran principalmente en las regiones biogeográficas: Mediterránea (especialmente en el sur de esta), de los Lagos Valdivianos y la Patagónica.

En norte de país (Grande y Chico) donde el clima seco es predominante, los sistemas fluviales están caracterizados por tener tramos que fluyen de manera intermitente a lo largo del año, los roles

complementarios de los tramos intermitentes y de flujo constante son de vital importancia para preservar la diversidad global de peces de agua dulce (Allen *et al.*, 2020). En términos generales, la riqueza taxonómica en diferentes grupos acuáticos disminuye de manera continua a medida que aumenta la severidad de la intermitencia (Davey & Kelly, 2007; Datry *et al.*, 2014). En Chile, se encuentran sistemas fluviales que se caracterizan por la presencia de tramos intermitentes en las regiones biogeográficas de Mediterránea (especialmente en el norte de esta región), Altiplano y Atacama. Sin embargo, cabe destacar que no se asumen interacciones de modelos de nichos ecológicas distintas a las de los ríos permanentes (consulte la sección "**Brechas de Conocimiento**" para obtener más información).

Al combinar modelos de peces nativos, es posible observar que las cabeceras generalmente presentan una baja riqueza de especies, con un aumento de la riqueza de especies a medida que se viaja aguas abajo. Este patrón se puede apreciar mejor en el río Biobío (Figura 2d), que muestra el mayor aumento en riqueza de especies a lo largo de la mayor distancia. Patrones igualmente marcados se pueden observar en los ríos Bueno y Valdivia (Figura 2e). En comparación, el patrón es mucho menos pronunciado en los ríos Maipo y Aconcagua (Figura 2c), debido a que estos ríos tienen una riqueza de especies globalmente más baja. En contraste, los ríos de las regiones biogeográficas de Patagonia, Atacama y Altiplano (Figura 2a, b, f) no albergan muchas especies y por eso sus cuencas no muestran patrones de acumulación de riqueza de especies.

Para este proyecto, es útil considerar cómo se distribuyen los peces nativos en Chile y cómo se espera que esta distribución cambie en condiciones de cambio climático. En comparación con evaluaciones previas a nivel nacional, la distribución de especies nativas de peces de agua dulce muestra que el río Biobío tiene la mayor riqueza de especies, con 15 especies nativas que potencialmente ocupan áreas de nicho superpuestas. En contraste, los ríos de las regiones biogeográficas del Altiplano, Atacama y Patagónica tienen un número relativamente bajo de especies (Figura 2). Aunque no se pueden realizar comparaciones directas, esto es ampliamente comparable con los patrones reportados anteriormente (Vila *et al.*, 1999), donde la riqueza de especies nativas alcanza un máximo nacional en el área del río Biobío. Al norte de la cuenca del río Aconcagua, se observa una disminución en los hábitats idóneos para diferentes especies. Se presenta una tendencia similar al sur del río Maullín. Estos patrones también concuerdan con las tendencias previamente reportadas en la riqueza de especies derivadas de recolecciones de campo (Vila *et al.*, 1999; Dyer, 2000; Habit *et al.*, 2006; Lacy *et al.*, 2019). La congruencia brinda confianza en la corrección a gran escala de los modelos ENM desarrollados. Sin embargo, cabe destacar que no se asumen interacciones entre especies (consulte la sección "**Brechas de Conocimiento**" para obtener más información).

Para las especies nativas vulnerables (VU) y en peligro de extinción (EN) (Tabla 1), comprender las ubicaciones de su hábitat óptimo puede ayudar en los esfuerzos de monitoreo y conservación focalizados para contribuir a la conservación de las poblaciones.

En contraste, los ENMs predicen que las especies exóticas tienden a encontrarse con mayor frecuencia en las regiones de los Lagos Valdivianos y Patagónica de Chile, y a mayores altitudes en otras regiones. Al profundizar en este resultado, es posible comprender por qué existe este patrón. Gran parte del sur de Chile y los Andes tienen espacios de nicho ecológico óptimos para las necesidades de flujo de corriente para los salmónidos introducidos. Estas especies prosperan en los ríos fríos y torrenciales (Steen *et al.*, 2006; Cianfrani *et al.*, 2015) que caracterizan estas zonas biogeográficas (Valdes-Pineda *et al.*,

2014). Si se observa la distribución de las demás especies exóticas introducidas, hay una mayor superposición de distribuciones con los peces nativos de agua dulce chilenos.

Cabe destacar que los modelos actuales no incorporan interacciones entre especies. Sin embargo, parece evidente que existe una superposición en las preferencias de nicho ecológico entre los salmónidos y las especies de peces nativos, como se indica en estudios publicados que examinan la capacidad invasiva de estas especies en lagos y ríos chilenos (Pardo *et al.*, 2009; Penaluna *et al.*, 2009).

Especies exóticas

El patrón de riqueza de especies exóticas sigue los patrones generales dentro de la cuenca, como se observan con las especies nativas, con acumulaciones de riqueza de especies a medida que se avanza aguas abajo (Figura 3). Sin embargo, dado que las especies exóticas provienen de una colección desordenada de especies, es útil comprender cómo diferentes grupos se distribuyen geográficamente. Esto nos ayudará a comprender lo que podría suceder con sus distribuciones bajo el cambio climático futuro.

La mayoría de las especies exóticas pertenecen a la Familia Salmonidae (Tabla 2), con 6 de las 15 especies exóticas modeladas. Por eso, el patrón de riqueza de especies exóticas está fuertemente influenciado por los patrones de hábitats adecuados para salmónes y truchas, especialmente en las regiones biogeográficas de Lagos Valdivianos y Patagonia, donde estas especies constituyen la totalidad de la riqueza exótica. Entre las seis especies modeladas de Salmonidae, se enumeran cuatro especies en la Base de Datos Global de Especies Invasoras (GISD), y dos especies están incluidas entre las 100 especies exóticas más dañinas del mundo (Tabla 2). Esto implica diferentes aspectos en diferentes cuencas hidrográficas, dependiendo de las condiciones ambientales a medida que se avanza desde las cabeceras hasta la desembocadura. En general, se sabe que las especies introducidas de la Familia Salmonidae prefieren aguas más frías, con altos niveles de oxígeno disuelto (León-Muñoz *et al.*, 2023), lo que se corresponde con condiciones encontradas en diferentes elevaciones en distintas cuencas a medida que se viaja de sur a norte. En general, esto significa que las truchas y salmónes exóticos pueden ocupar la mayoría de las cuencas hídricas de la Patagonia, donde las temperaturas del agua son bajas (Penaluna *et al.*, 2009; Macchi & Vigliano, 2014). Sin embargo, en lagos y ríos proglaciales, las temperaturas del agua suelen ser demasiado frías para las truchas y salmónes, lo que limita su distribución en cuencas fuertemente glaciares. En contraste, en el norte de Chile, estas especies exóticas están limitadas sólo a elevaciones extremas, donde las temperaturas del agua permanecen lo suficientemente frías durante todo el año (Aguilera *et al.*, 2006). Entre estos dos extremos geográficos, se puede observar un desplazamiento general hacia zonas más altas en el hábitat preferido de salmónes y truchas a medida que se avanza hacia el norte. Este desplazamiento está fuertemente influenciado por la temperatura, que es determinada fuertemente por elevación (Purkett, 1951), pero en futuros escenarios de cambio climático, las distribuciones de Salmonidae pueden expandirse significativamente en áreas históricamente caracterizadas por glaciares, ya que estas aguas se vuelven lo suficientemente cálidas como para que los salmónes y las truchas puedan habitar en ellas. Al mismo tiempo, se espera que sus distribuciones en cuencas sin glaciares se desplacen más aguas arriba (León-Muñoz *et al.*, 2023).

Entre las especies exóticas modeladas restantes, solo las especies pertenecientes a la Familia Poeciliidae conforman un grupo relativamente coherente de especies. De estas tres especies (*Cnesterodon decemmaculatus*, *Gambusia affinis* y *G. holbrooki*), dos están listadas en la GISD, y una de ellas también

está incluida entre las 100 especies exóticas más dañinas del mundo (Tabla 2). En general, estas especies pueden sobrevivir en una amplia variedad de condiciones ambientales, pero prefieren aguas cálidas, lentas y poco profundas, y suelen encontrarse en áreas vegetadas en aguas salobres o dulces (Jourdan *et al.*, 2021). Sus requerimientos de hábitat muy generales significan que también pueden encontrarse en paisajes modificados por humanos (Rautenberg *et al.*, 2015). Tienen una distribución que se extiende desde el río Biobío hasta el norte del río Atacama (Rojas *et al.*, 2019) (Tabla 2), y debido a sus amplios requerimientos de hábitat, se espera que potencialmente se encuentren en toda la sección de tierras bajas de las cuencas andinas y costeras. Bajo contextos de cambio climático, se espera que estas especies puedan expandir sus impactos a medida que las condiciones térmicas aumenten, convirtiéndose en una de las pocas especies capaces de sobrevivir en aguas más cálidas (Jourdan *et al.*, 2021).

Las otras especies exóticas modeladas (*Ameiurus nebulosus*, *Australoheros facetus*, *Cyprinus carpio*, *Cheirodon interruptus*, *Jenynsia multidentata* y *Odontesthes bonariensis*), al igual que las especies de Poeciliidae descritas anteriormente, tienden a preferir aguas más cálidas, y se encuentran principalmente en aguas chilenas en la región biogeográfica mediterránea (Tabla 2). Entre ellas, hay especies reconocidas por la GISD, y también es probable que expandan sus áreas de hábitat en condiciones de cambio climático.

Escenarios futuros de cambio climático

Los cambios en el área de hábitat modelado para los peces nativos no lucen muy prometedores en los escenarios futuros. Para el año 2050, se espera una pérdida de hábitat de 86.463 km, lo que representa aproximadamente el 16,24% del área de hábitat modelado actual. La región biogeográfica que se espera sea la más afectada es la región de los Lagos Valdivianos, con una pérdida neta porcentual del 54,03% respecto a la disponibilidad de hábitat modelado actual. Esto refleja los posibles impactos importantes del cambio climático en esta región, con una disminución de la precipitación y un aumento de las temperaturas. Para bien o para mal, los cambios modelados en el área de hábitat de las especies de peces nativos no difieren demasiado de las predicciones para 2050.

Gran parte de la pérdida de hábitat se debe al hecho de que 29 de las 32 especies nativas de peces de agua dulce que se modelaron están clasificadas como "Vulnerables" (12 especies) o "En Peligro" (17 especies), lo que indica que muchas tienen pocas probabilidades de prosperar en escenarios futuros con mayores desafíos fisiológicos. De hecho, al examinar las implicaciones del cambio climático en especies con preocupación de conservación (Tabla 1), es posible observar grandes disminuciones en el área de hábitat tanto en 2050 como en 2070 para las especies "Vulnerables" (Tabla 8) y también para las especies "En Peligro" (Tabla 9). Además, la magnitud de estos impactos es lo suficientemente grande como para hacer que muchas de estas especies aumenten su estado de peligro (es decir, "Vulnerable" cambiará a "En Peligro"), si no se implementan medidas activas de conservación en su área de distribución.

En contraste, los escenarios futuros de cambio climático (tanto en 2050 como en 2070) parecen mostrar expansiones masivas en el área de hábitat para las especies exóticas. Especialmente al observar la región biogeográfica Patagónica, en 2050 se muestra una expansión del 71,26% del área de hábitat de especies exóticas, y en 2070 se muestra una expansión adicional del 77,12% en comparación con las áreas de hábitat actuales. En este ámbito biogeográfico, esta expansión está compuesta enteramente por especies de Salmoniformes. Esto refleja una mayor disponibilidad de hábitat debido a las temperaturas

más altas a medida que se derriten los campos de hielo, lo que abre aún más espacio de hábitat para estas especies debido al cambio climático.

Brechas de Conocimiento

Como ocurre con todos los modelos, los modelos actuales presentan una serie de brechas de conocimiento, cuya consideración quedó fuera del alcance de este proyecto. Se espera que la identificación de estas brechas de conocimiento ayude a enfocar futuros proyectos de investigación para que puedan abordarse y se pueda mejorar nuestra comprensión de las distribuciones de peces de agua dulce, tanto en períodos históricos como futuros.

VARIABLES AMBIENTALES

Estos modelos de nicho ecológico se basan en la consideración de diversas variables ambientales a escala del paisaje identificadas como cruciales para modelar el nicho ecológico de las especies de peces fluviales (Chen *et al.*, 2007; Kulhanek *et al.*, 2011; Valencia-Rodríguez *et al.*, 2021; Tims & Saupe, 2023). Además, estos modelos buscan incluir variables ambientales y de uso de suelo sensibles al cambio climático para poder evaluar posibles cambios de las condiciones históricas. Sin embargo, estos modelos requieren el uso de variables *proxy* para representar las variables ecológicamente cruciales como la descarga de ríos (Q) y la temperatura del agua (T_{agua}). Además, las amplias diferencias en las condiciones climáticas dan lugar a diversos regímenes hidrológicos en todo el país (Valdes-Pineda *et al.*, 2014). Este desafío implica que, aunque el área de la cuenca aguas arriba funciona como un *proxy* eficiente para la descarga anual promedio (Leopold, 1994), el efecto del clima en los patrones de precipitación, y por lo tanto en la descarga de ríos, hace que el área de la cuenca aguas arriba requiera la inclusión de un parámetro de precipitación para aproximarse mejor a las diversas realidades de descarga de ríos en diferentes ríos chilenos (Lacy *et al.*, 2018a). Sin embargo, la precipitación total que cae en el área de la cuenca aguas arriba no es lo mismo que la descarga de ríos modelada, especialmente en áreas donde el agua subterránea, la dinámica de los lagos y la dinámica de los glaciares son significativos. Específicamente en el caso de Chile, esto significa que nuestro *proxy* de la descarga de ríos probablemente no represente fidedignamente las características de la descarga de ríos en la región del Atacama por ejemplo, o en los ríos semiáridos de la región norte de Chile Central (Oyarzún *et al.*, 2014), así como los ríos dominados por glaciares en la Patagonia.

De manera similar, los modelos utilizan la temperatura del aire como un *proxy* de la temperatura del agua. Esta técnica se emplea en estudios previos de modelado ecológico de peces de agua dulce (Kulhanek *et al.*, 2011; Lacy *et al.*, 2019; Tims & Saupe, 2023). Esto en términos generales funciona cuando el patrón espacial de la temperatura del agua del río se correlaciona con el patrón espacial de la temperatura del aire, lo cual no suele ser el caso en sistemas fluviales dominados por aguas subterráneas (Alò *et al.*, 2020). Sin embargo, en lugares donde las interacciones entre la superficie y las aguas subterráneas son significativas, la fiabilidad de la temperatura del aire como *proxy* de la temperatura del agua es menos confiable (O’Driscoll & DeWalle, 2006). En el caso de Chile, esto significa que la variable *proxy* de temperatura es menos predecible para los ríos de la región biogeográfica del Atacama, donde la ecología nativa está fuertemente ligada a temperaturas bajas y estables de los ríos alimentados por aguas subterráneas (Lobos *et al.*, 2016), y el patrón espacial de las temperaturas del aire no se correlaciona con el de las temperaturas del agua.

Al considerar las implicaciones del cambio climático, se mantiene el marco de utilizar variables *proxy* para el caudal de los ríos y la temperatura del agua. Una preocupación es que el uso de este *proxy* implica que las condiciones futuras de los ríos no se relacionan de manera directa y lineal con las

condiciones históricas. En el caso de la descarga, es incierto cómo los patrones futuros de precipitación darán lugar a regímenes futuros de descarga de ríos. De manera similar, es incierto cómo los patrones futuros de temperatura del aire se correlacionarán espacialmente con los patrones futuros de temperatura del agua (Snyder *et al.*, 2015).

El alcance de esta brecha de conocimiento es fundamental, pero se encuentra fuera del alcance de este estudio. De hecho, el modelado de las aguas subterráneas, su conexión con las aguas superficiales y los impactos del cambio climático en esta hidrología acoplada superficie-agua subterránea es una tarea que está siendo llevada a cabo por la DGA a través de varios Planes Estratégicos de Gestión Hídrica que se están desarrollando para cada cuenca hidrográfica principal. Estos proyectos desarrollan modelos de aguas subterráneas de alta resolución y modelos de superficie multifactoriales que generan estimaciones de los valores de descarga mensual en diversas ubicaciones a lo largo de la cuenca. Sin embargo, cada plan puede llevar más de un año en desarrollarse por un equipo dedicado de modeladores hidrológicos. Por lo tanto, la escala requerida para estimar los flujos históricos, actuales y futuros de aguas subterráneas y aguas superficiales (sin mencionar las temperaturas) va mucho más allá del alcance de este proyecto. Incluso la unificación a escala nacional de los diversos modelos de aguas subterráneas desarrollados para cada plan requeriría varios meses de un equipo dedicado de modeladores de aguas subterráneas para tratar de armonizar los diversos modelos en las extensiones espaciales para las que fueron diseñados, sin mencionar el tiempo adicional necesario para modelar las áreas geográficas sin modelos. Y el resultado final solo podría tener un efecto significativo en las áreas donde la dinámica de las aguas subterráneas es crucial para comprender la dinámica del agua superficial, como los ríos de la región del Atacama y del Altiplano, que se caracterizan por un número relativamente pequeño de especies distintas (Tabla 1).

Enfoque en ríos permanentes

Los modelos de nicho ecológico se desarrollan para analizar la red hidrológica de agua dulce de Chile, pero no tienen en cuenta realmente las diferencias entre ríos permanentes, ríos intermitentes, lagos y humedales. Esto se debe en parte a la distribución espacial de los datos utilizados en el modelado, que se inclina hacia el examen de la distribución de peces dentro de los sistemas fluviales permanentes y no hacia cómo se distribuyen en ríos intermitentes, lagos o humedales. Es cierto, especialmente en las cuencas de las regiones biogeográficas de Altiplano, Atacama y el norte de Mediterránea, hay presencia de ríos intermitentes, que crean sus propias interacciones entre la hidrología y la ecología fluvial. Además, con el cambio climático, la magnitud de los impactos de intermitencia va a aumentar – y este efecto no es incluido en estos modelos. En adición, es cierto que los lagos contienen resultados del modelo, pero es necesario entender que el modelo actual no considera los lagos como entidades hidrológicas separadas con dinámicas ecológicas propias. Finalmente, el modelo no incorpora los impactos ecológicos de los humedales fluviales. Estas implicaciones son especialmente relevantes al considerar los efectos de la sequía o la intermitencia de los ríos y las historias de vida de las especies. Es importante comprender que el modelo actual no considera a los humedales como unidades hidrológicas que tienen patrones y procesos ecológicos interconectados e independientes.

Las futuras versiones de los modelos de nicho ecológico de peces dulceacuícolas deberían incorporar dinámicas de todas las formas de ecosistemas dulceacuícolas de manera espacial y temporalmente apropiada.

No modelización de interacciones entre especies

Los modelos de nicho ecológico no evalúan los posibles impactos de las interacciones entre especies. Especialmente considerando los efectos negativos de las especies invasoras, se sabe que estas interacciones son factores significativos que determinan el comportamiento de los peces nativos y que pueden causar extinciones locales (Pardo *et al.*, 2009; Penaluna *et al.*, 2009; Figueroa *et al.*, 2010). También se anticipa que existen interacciones entre especies nativas que pueden dar lugar a una separación de nicho (Arratia, 1983). Sin embargo, actualmente no hay estudios que evalúen estas interacciones de manera que puedan incorporarse en un modelo de nicho ecológico.

Conectividad de los ríos y movilidad de los peces no evaluados

El movimiento de los peces dentro de la red fluvial no fue considerado. Específicamente, no se realizó una evaluación de la conectividad ecológica de la red hidrológicas para evaluar la capacidad de los peces para desplazarse de un tramo a otro dentro de una misma cuenca. Incorporar los costos energéticos para cada especie, considerando sus propios patrones de movimiento de natación (Link & Habit, 2014), queda fuera del alcance de este estudio, ya que no es posible relacionar la energética de los peces, especie por especie, con los flujos modelados.

De manera similar, este modelo no evalúa la presencia de barreras naturales (p.ej., cascadas) o artificiales (p.ej., represas) que puedan limitar el movimiento dentro de la cuenca hidrográfica. La inclusión de estas barreras en el modelo solo tendría sentido si se realizara una evaluación del movimiento de los peces dentro de la red fluvial. Dado que el movimiento de los peces no se incluyó en este análisis, la evaluación de estos factores también queda fuera del alcance de estos modelos desarrollados.

Distribución de especies fuera de las cuencas con datos

Especialmente al considerar especies no diádromas con una distribución en múltiples cuencas hidrográficas (p.ej., *Trichomycterus areolatus*), no está claro cómo se habría sustentado la distribución de especies en las cuencas costeras, incluso con cambios históricos en el nivel del mar (Unmack *et al.*, 2013). Además, no está claro qué tan bien las cuencas costeras pequeñas habrían logrado mantener la riqueza de especies, con las dificultades de aislamiento a largo plazo (Habit *et al.*, 2007). Dado esto, los modelos de nicho ecológico aquí desarrollados indican la presencia en un tramo de río bajo una serie de variables ambientales significativas para una especie en particular. Evaluar la presencia real de especies, especialmente en cuencas sin datos históricos de peces, está fuera del alcance de este proyecto.

Tablas

Tabla 1. Lista de especies de peces dulceacuícolas nativas que se encuentran en aguas continentales de Chile. (Elaboración propia, basada en Vila & Pardo, 2009 y Rojas et al, 2019)

Orden	Familia	Especie	Endémico	Categoría de Conservación	Región Biogeográfica
Petromyzontiformes	Petromyzontidae	<i>Geotria australis</i> (Gray, 1851)	No	VU	MED, VAL, PAT
Characiformes	Characidae	<i>Mordacia lapicida</i> (Gray, 1851)	Sí	EN	MED, VAL, PAT
		<i>Cheirodon australe</i> (Eigenmann, 1927)	Sí	VU	VAL
		<i>Cheirodon galusdae</i> (Eigenmann, 1927)	Sí	VU	MED
		<i>Cheirodon kiliani</i> (Campos, 1982)	Sí	EN	VAL
Siluriformes	Nematogenyidae	<i>Nematogenys inermis</i> (Guichenot, 1848)	Sí	EN	MED
	Trichomycteridae	<i>Bullockia maldonadoi</i> (Eigenmann 1927)	Sí	EN	MED
		<i>Hatcheria macraei</i> (Girard, 1854)	No	VU	VAL, PAT
		<i>Trichomycterus areolatus</i> (Valenciennes, 1848)	No	VU	MED, VAL, PAT
		<i>Trichomycterus chiltoni</i> (Eigenmann, 1927)	Sí	EN	MED
		<i>Trichomycterus chungarensis</i> (Arratia, 1983)	Sí	EN	ALT
		<i>Trichomycterus laucaensis</i> (Arratia, 1983)	Sí	EN	ALT
		<i>Trichomycterus rivulatus</i> (Valenciennes, 1846)	No	EN	ALT
		<i>Diplomystes camposensis</i> (Arratia, 1987)	Sí	EN	MED, VAL
		<i>Diplomystes chilensis</i> (Molina, 1782)	Sí	EN	MED
		<i>Diplomystes incognitus</i> (Arratia & Quezada-Romegialli, 2017)	Sí	Sin información	MED
<i>Diplomystes nahuelbutaensis</i> (Arriata, 1987)	Sí	EN	MED		
Osmeriformes	Galaxiidae	<i>Aplochiton marinus</i> (Eigenmann, 1928)	No	EN	VAL, PAT
		<i>Aplochiton taeniatus</i> (Jenyns, 1842)	Sí	EN	VAL, PAT
		<i>Aplochiton zebra</i> (Jenyns, 1842)	Sí	EN	MED, VAL, PAT
		<i>Brachygalaxias bullocki</i> (Regan, 1908)	Sí	VU	MED, VAL
		<i>Brachygalaxias gothei</i> (Busse, 1982)	Sí	Sin información	MED, VAL
		<i>Galaxias globiceps</i> (Eigenmann, 1927)	Sí	EN	VAL
		<i>Galaxias maculatus</i> (Jenyns, 1842)	No	(N) VU, (S) LC*	MED, VAL, PAT
Mugiliformes	Mugilidae	<i>Galaxias platei</i> (Steindachner, 1898)	No	LC	VAL, PAT
		<i>Mugil cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	No	LC	ATA, MED, VAL
Cyprinodontiformes	Cyprinodontidae	<i>Orestias agassii</i> (Valenciennes, 1848)	No	EN	ALT
		<i>Orestias ascotanensis</i> (Parenti 1984)	Sí	EN	ALT
		<i>Orestias chungarensis</i> (Vila & Pinto, 1987)	Sí	EN	ALT
		<i>Orestias gloriae</i> (Vila, et al., 2012)	Sí	CR	ALT
		<i>Orestias laucaensis</i> (Arratia, 1982)	Sí	EN	ALT
		<i>Orestias parinacotensis</i> (Arratia, 1982)	Sí	EN	ALT
		<i>Orestias piacotensis</i> (Vila, 2011)	Sí	CR	ALT
		<i>Basilichthys australis</i> (Eigenmann, 1928)	Sí	(N) VU, (S) NT*	MED, VAL
Atheriniformes	Atherinopsidae	<i>Basilichthys microlepidotus</i> (Jenyns, 1841)	Sí	VU	MED
		<i>Basilichthys semotilus</i> (Cope, 1874)	No	EN	ATA
		<i>Odontesthes hatcheri</i> (Eigenmann, 1909)	No	NT	VAL, PAT
		<i>Odontesthes mauleanum</i> (Steindachner, 1896)	Sí	VU	MED, VAL
		<i>Percichthys melanops</i> (Girard 1855)	Sí	VU	MED
Perciformes	Percichthyidae	<i>Percichthys trucha</i> (Valenciennes, 1833)	No	(N) NT, (S) LC*	MED, VAL, PAT
	Perciliidae	<i>Percilia gillissi</i> (Girard, 1854)	Sí	EN	MED, VAL
		<i>Percilia irwini</i> (Eigenmann 1928)	Sí	EN	MED

Clasificación de Conservación: LC: Preocupación menor; NT: Casi amenazada; VU: Vulnerable; EN: En peligro; CR: En peligro crítico.

Regiones Biogeográficas: ATA: Atacama; ALT: Altiplano; MED: Mediterránea; VAL: Lagos Valdivianos; PAT: Patagonia

* Hay categorías de conservación distinta en la zona norte (N; río Maule hacia el norte) y sur (S; río Itata hacia el sur) del rango geográfico de la especie.

Tabla 2. Lista de especies exóticas de peces dulceacuícolas que se encuentran en Chile (Rojas *et al.*, 2019; Global Invasive Species Database, 2023)

Orden	Familia	Especie	Región Biogeográfica	Incluida en la GISD
Acipenseriformes	Acipenseridae	<i>Acipenser baeri</i> (Brandt, 1869)	MED, PAT	
		<i>Acipenser transmontanus</i> (Richardson, 1836)	MED	
Atheriniformes	Atherinopsidae	<i>Odontesthes bonariensis</i> (Valenciennes, 1835)	MED, VAL	
Characiformes	Characidae	<i>Cheirodon interruptus</i> (Jenyns, 1842)	MED	
Cichliformes	Cichlidae	<i>Australoheros facetus</i> (Jenyns, 1842)	MED	
Cypriniformes	Cyprinidae	<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	MED	Sí
		<i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	MED	
Cyprinodontiformes	Tincidae	<i>Cyprinus carpio</i> (Linnaeus, 1758)	MED, VAL	Sí†
		<i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	MED	Sí
	Xenocyprididae	<i>Ctenopharyngodon idella</i> (Cuvier & Valenciennes, 1884)	MED	Sí
	Anablepidae	<i>Jenynsia multidentata</i> (Jenyns, 1841)	MED	
	Poeciliidae	<i>Cnesterodon decemmaculatus</i> (Jenyns, 1842)	MED	
		<i>Gambusia affinis</i> (Baird & Girard, 1853)	ATA, MED, VAL	Sí†
		<i>Gambusia holbrooki</i> (Girard, 1859)	ATA, MED, VAL	Sí
Salmoniformes	Salmonidae	<i>Coregonus clupeaformis</i> (Mitchill, 1818)	MED	
		<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum, 1792)	PAT	
		<i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792)	PAT	
		<i>Oncorhynchus kisutch</i> (Walbaum, 1792)	VAL, PAT	
		<i>Oncorhynchus masou</i> (Brevoort, 1856)	PAT	
		<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)	ALT, ATA, MED, PAT	Sí†
		<i>Oncorhynchus nerka</i> (Walbaum, 1792)	PAT	
		<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (Walbaum, 1792)	VAL, PAT	
		<i>Salmo salar</i> (Linnaeus, 1758)	VAL, PAT	Sí
		<i>Salmo trutta</i> (Linnaeus, 1758)	ATA, MED, VAL, PAT	Sí†
		<i>Salvelinus fontinalis</i> (Mitchill, 1814)	MED, VAL, PAT	Sí
Siluriformes	Ictaluridae	<i>Ameiurus melas</i> (Rafinesque, 1820)	MED	
		<i>Ameiurus nebulosus</i> (Lesueur, 1819)	MED	Sí
		<i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)	MED	

Regiones Biogeográficas: ATA: Atacama; ALT: Altiplano; MED: Mediterráneo; VAL: Lagos Valdivianos; PAT: Patagonia
† Esta especie es considerada una de las 100 de las especies exóticas más dañinas del mundo.

Tabla 3. Lista de variables ambientales y climáticas utilizadas en la elaboración de los modelos de nicho ecológico. (Elaboración propia)

Variables Ambientales	Escenarios climáticos	Unidades	Fuente
Rango de elevación		[m]	1, 2
Elevación media		[m]	1, 2
Rango de la pendiente	NA	[°] * 100	1, 2
Pendiente media		[°] * 100	1, 2
Temperatura media anual		°C * 10	3
Estacionalidad de la Temperatura (desviación estándar ×100)		°C * 10	3
Temperatura máxima en el mes más cálido	Histórico	°C * 10	3
Número de celdas de cuadrícula de captación aguas arriba + Precipitación anual	2050 SSP 1-2.5	count + [mm]	1, 2, 3
Número de celdas de la cuadrícula de captación aguas arriba + Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)	2070 SSP 5-8.5	count *100	1, 2, 3
Uso del Suelo		Landcover clases	4
Fuentes: 1: EarthEnv (Robinson <i>et al.</i> , 2014), 2: HydroSHEDS (Lehner & Grill, 2013), 3: WorldClim (Fick & Hijmans, 2017), 4: Benavidez-Silva <i>et al.</i> (2021)			

Tabla 4. Número de presencias disponibles para cada especie nativa y exótica. También se proporciona el ajuste general del modelo para las especies modeladas. (Elaboración propia, basada en Rojas *et al.*, 2019)

Especies nativas			Especies exóticas		
Nombre científico	Nº de presencias	TSS _{actual}	Nombre científico	Nº de presencias	TSS _{actual}
<i>Aplochiton marinus</i>	38	0,929	<i>Acipenser baeri</i>	--	NA
<i>Aplochiton taeniatus</i>	201	0,883	<i>Acipenser transmontanus</i>	--	NA
<i>Aplochiton zebra</i>	279	0,946	<i>Ameiurus melas</i>	--	NA
<i>Basilichthys australis</i>	525	0,882	<i>Ameiurus nebulosus</i>	20	0,906
<i>Basilichthys microlepidotus</i>	997	0,877	<i>Australoheros facetus</i>	128	0,999
<i>Basilichthys semotilus</i>	35	0,955	<i>Carassius auratus</i>	--	NA
<i>Brachygalaxias bulloki</i>	295	0,947	<i>Carassius carassius</i>	--	NA
<i>Brachygalaxias gothei</i>	2	NA	<i>Cheirodon interruptus</i>	44	0,924
<i>Bullockia maldonadoi</i>	260	0,937	<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	97	0,975
<i>Cheirodon australe</i>	189	0,964	<i>Coregonus clupeaformis</i>	--	NA
<i>Cheirodon galusdae</i>	519	0,924	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	--	NA
<i>Cheirodon kiliani</i>	10	NA	<i>Cyprinus carpio</i>	214	0,925
<i>Cheirodon pisciculus</i>	484	0,933	<i>Gambusia affinis</i>	182	0,895
<i>Diplomystes camposensis</i>	107	0,966	<i>Gambusia holbrooki</i>	260	0,947
<i>Diplomystes chilensis</i>	29	0,971	<i>Ictalurus punctatus</i>	--	NA
<i>Diplomystes incognitus</i>	95	0,980	<i>Jenynsia multidentata</i>	26	0,999
<i>Diplomystes nahuelbutaensis</i>	201	0,957	<i>Odontesthes bonariensis</i>	20	0,974
<i>Galaxias globiceps</i>	4	NA	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	--	NA
<i>Galaxias maculatus</i>	1.266	0,886	<i>Oncorhynchus keta</i>	--	NA
<i>Galaxias platei</i>	357	0,911	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	69	0,902
<i>Geotria australis</i>	545	0,890	<i>Oncorhynchus masou</i>	--	NA
<i>Hatcheria macraei</i>	94	0,926	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	1.765	0,829
<i>Mordacia lapicida</i>	122	0,922	<i>Oncorhynchus nerka</i>	--	NA
<i>Mugil cephalus</i>	-	NA	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	203	0,891
<i>Nematogenys inermis</i>	268	0,955	<i>Salmo salar</i>	44	0,879
<i>Odontesthes brevianalis</i>	91	0,966	<i>Salmo trutta</i>	1.188	0,879
<i>Odontesthes hatcheri</i>	26	0,884	<i>Salvelinus fontinalis</i>	20	0,923
<i>Odontesthes mauleanum</i>	171	0,915	<i>Tinca tinca</i>	--	NA
<i>Orestias agassii</i>	7	NA			
<i>Orestias ascotanensis</i>	34	0,999			
<i>Orestias chungarensis</i>	10	NA			
<i>Orestias gloriae</i>	3	NA			
<i>Orestias laucaensis</i>	28	0,998			
<i>Orestias parinacotensis</i>	9	NA			
<i>Orestias piacotensis</i>	4	NA			
<i>Percichthys melanops</i>	126	0,919			
<i>Percichthys trucha</i>	737	0,841			
<i>Percilia gillissi</i>	1.086	0,906			
<i>Percilia irwini</i>	470	0,906			
<i>Trichomycterus areolatus</i>	2.385	0,843			
<i>Trichomycterus chiltoni</i>	185	0,976			
<i>Trichomycterus chungarensis</i>	12	NA			
<i>Trichomycterus laucaensis</i>	40	1,000			
<i>Trichomycterus rivulatus</i>	48	0,994			

TSS: True Skill Statistics

Tabla 5. El área idónea total para especies de peces dulceacuícolas nativas y exótica en el período actual. También se indica el espacio ecológico modelado total. (Elaboración propia)

Región Biogeográfica	Área idónea		Área total modelada
	Especies nativas	Especies exóticas	
Altiplano	3.543	6	5.759
Atacama	5.754	2.159	15.066
Mediterránea	264.342	130.631	478.029
Lagos Valdivianos	156.630	58.209	273.644
Patagonia	102.029	56.391	450.707

Tabla 6. Disponibilidad de hábitat idóneo para especies de peces nativos de agua dulce en 2050 en el escenario de cambio climático SSP 1-2.6 y en 2070, en el escenario de cambio climático SSP 5-8.5. (Elaboración propia)

Región biogeográfica	Especies Nativas en 2050, SSP 1-2.6				Especies Nativas en 2070, SSP 5-8.5			
	Área Perdida	Área ganada	Cambio neto	Cambio Porcentual %	Área Perdida	Área ganada	Cambio neto	Cambio Porcentual %
Altiplano	551	531	-20	-0,55%	261	343	82	2,31%
Atacama	1.456	835	-621	-10,78%	1,108	891	-217	-3,78%
Mediterránea	48.615	40.490	-8.125	-3,07%	53,807	43,712	-10,095	-3,82%
Lagos Valdivianos	117.013	32.391	-84.622	-54,03%	114,771	34,633	-80,138	-51,16%
Patagonia	36.176	32.631	-3.545	-3,47%	31,479	35,384	3,905	3,83%

Tabla 7. Disponibilidad de hábitat idóneo para especies de peces exóticos de agua dulce en 2050 en el escenario de cambio climático SSP 1-2.6 y en 2070, en el escenario de cambio climático SSP 5-8.5. (Elaboración propia)

Región biogeográfica	Especies exóticas en 2050, SSP 1-2.6				Especies exóticas en 2070, SSP 5-8.5			
	Área Perdida	Área ganada	Cambio neto	Cambio Porcentual %	Área Perdida	Área ganada	Cambio neto	Cambio Porcentual %
Altiplano	3	497	494	8680,00%	0	130	130	2280,00%
Atacama	1.391	483	-908	-42,07%	412	1,814	1,402	64,94%
Mediterránea	20.613	32.263	11.650	8,92%	22,007	32,812	10,805	8,27%
Lagos Valdivianos	6.486	20.016	13.530	26,49%	8,295	13,935	5,639	11,04%
Patagonia	14.029	54.212	40.183	71,26%	13,535	57,026	43,491	77,12%

Tabla 8. Cambio en disponibilidad hábitat idóneo en 2050 en el escenario de cambio climático SSP 1-2.6 y en 2070, en el escenario de cambio climático SSP 5-8.5 para las especies amenazadas clasificadas como "Vulnerables" (VU). (Elaboración propia)

Región biogeográfica	Área actual	Especies Vulnerables en 2050, SSP 1-2.6				Especies Vulnerables en 2070, SSP 5-8.5			
		Área Perdida	Área ganada	Cambio neto	Cambio Porcentual %	Área Perdida	Área ganada	Cambio neto	Cambio Porcentual %
Altiplano	0	0	0	0	--	0	0	0	--
Atacama	0	0	0	0	--	0	0	0	--
Mediterránea	132.119	19.903	20.483	580	0,44%	23.505	23.715	211	0,16%
Lagos Valdivianos	62.782	54.604	16.975	-37.628	-59,93%	53.213	18.366	-34.847	-55,50%
Patagonia	13.512	6.232	2.360	-3.872	-28,65%	3.304	4.591	1.287	9,53%

Tabla 9. Cambio en disponibilidad hábitat idóneo en 2050 en el escenario de cambio climático SSP 1-2.6 y en 2070, en el escenario de cambio climático SSP 5-8.5 para las especies amenazadas clasificadas como "En Peligro de extinción" (EN). (Elaboración propia)

Región biogeográfica	Área actual	Especies en Peligro en 2050, SSP 1-2.6				Especies en Peligro en 2070, SSP 5-8.5			
		Área Perdida	Área ganada	Cambio neto	Cambio Porcentual %	Área Perdida	Área ganada	Cambio neto	Cambio Porcentual %
Altiplano	3.543	551	531	-19	-0,55%	261	343	82	2,31%
Atacama	5.754	1.456	835	-620	-10,78%	1.108	891	-217	-3,78%
Mediterránea	89.180	22.518	9.968	-12.550	-14,07%	19.247	13.962	-5.285	-5,93%
Lagos Valdivianos	54.701	36.894	4.969	-31.925	-58,36%	34.234	7.628	-26.606	-48,64%
Patagonia	52.473	20.203	13.213	-6.990	-13,32%	18.111	20.315	2.203	4,20%

Figuras

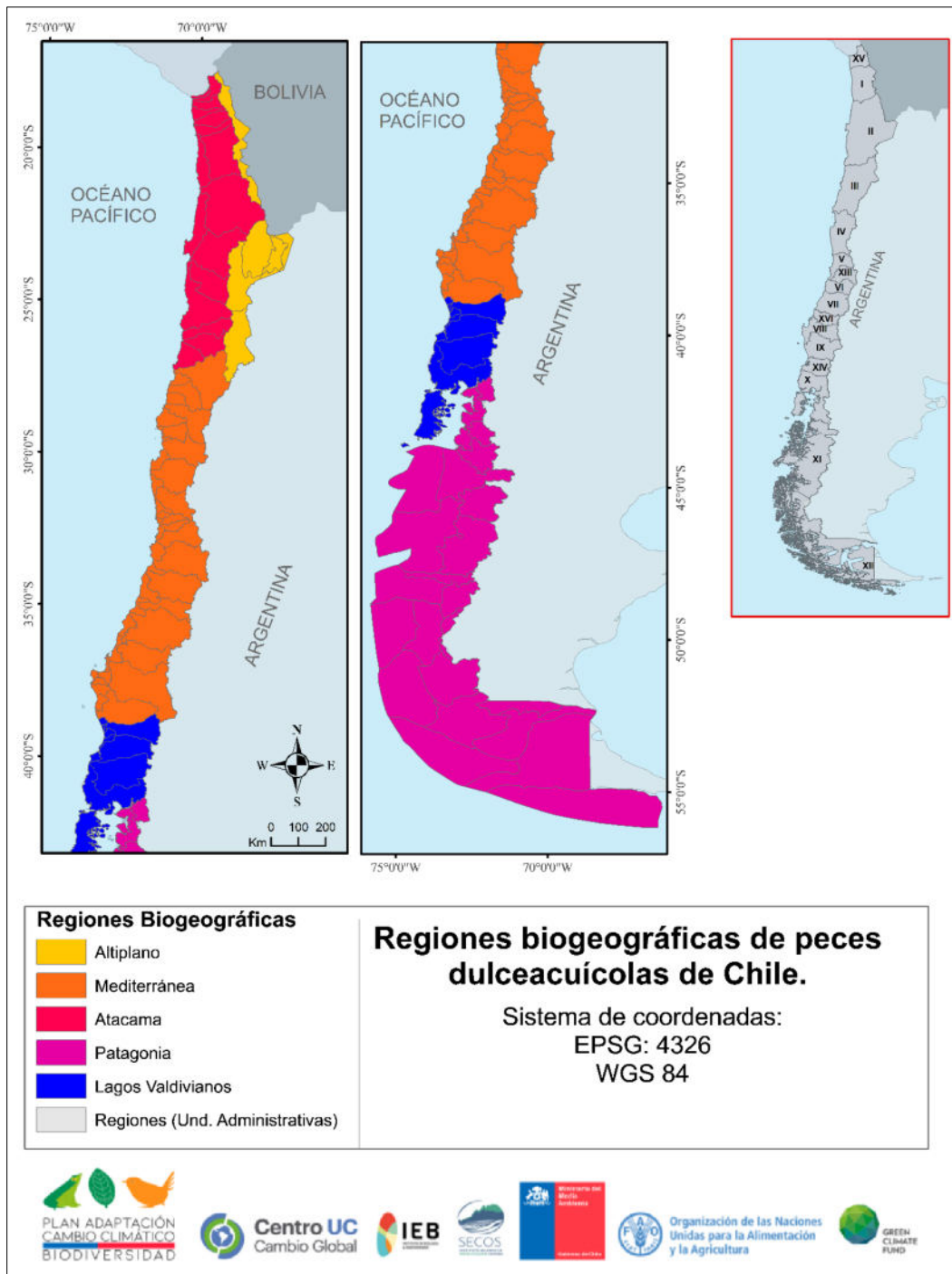


Figura 1. Regiones biogeográficas de peces dulceacuícolas de Chile. Se puede distinguir las cuencas hidrográficas dentro de cada región biogeográfica.

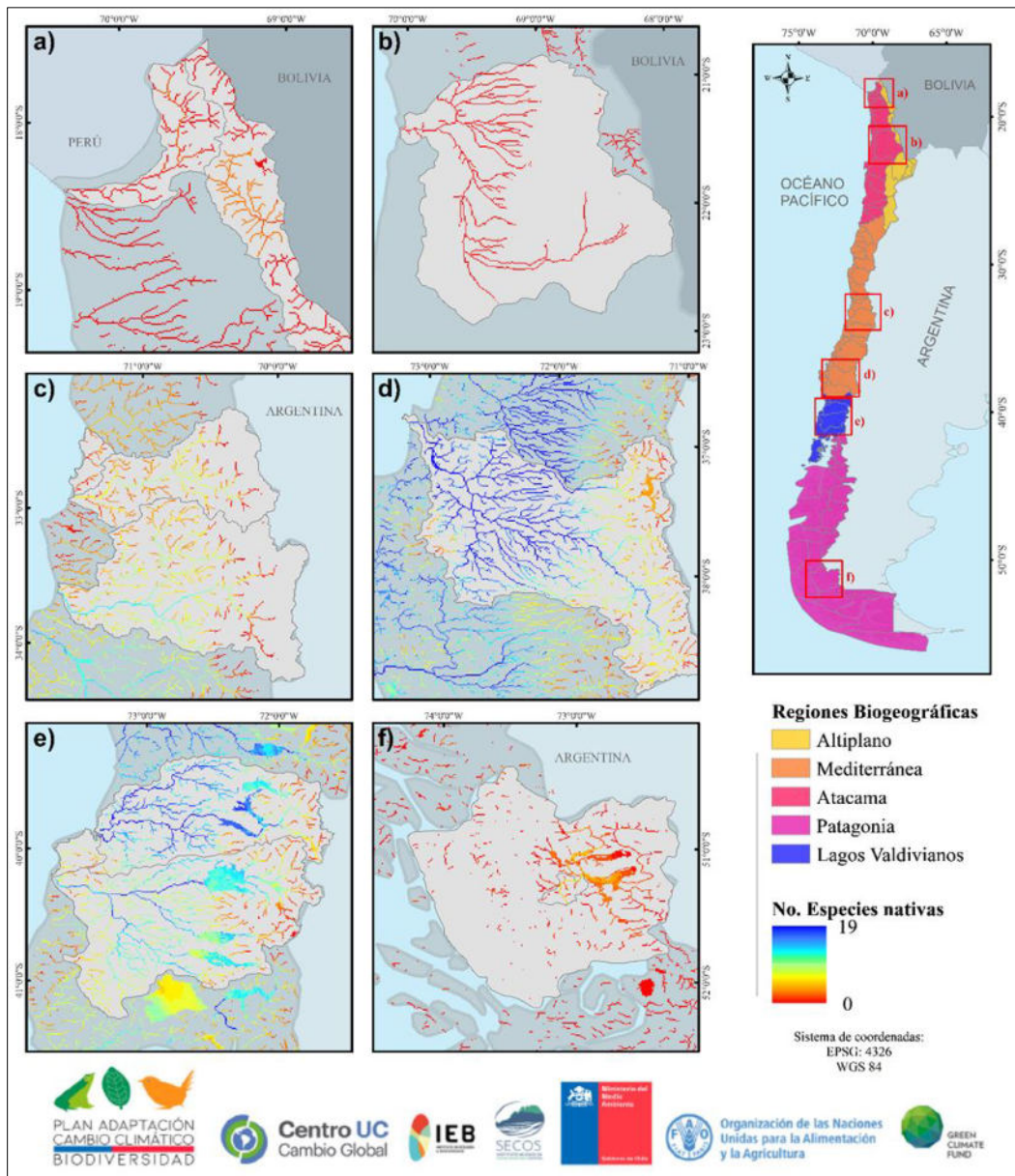


Figura 2. Ejemplos de riqueza de especies de peces dulceacuícolas nativos dentro de cuencas hidrográficas, enfocando en el (a) Río Lluta y el Altiplano, (b) Río Loa, (c) Río Aconcagua y Río Maipo, (d) Río Biobío, (e) Río Valdivia y Río Bueno y (f) Río Serrano.

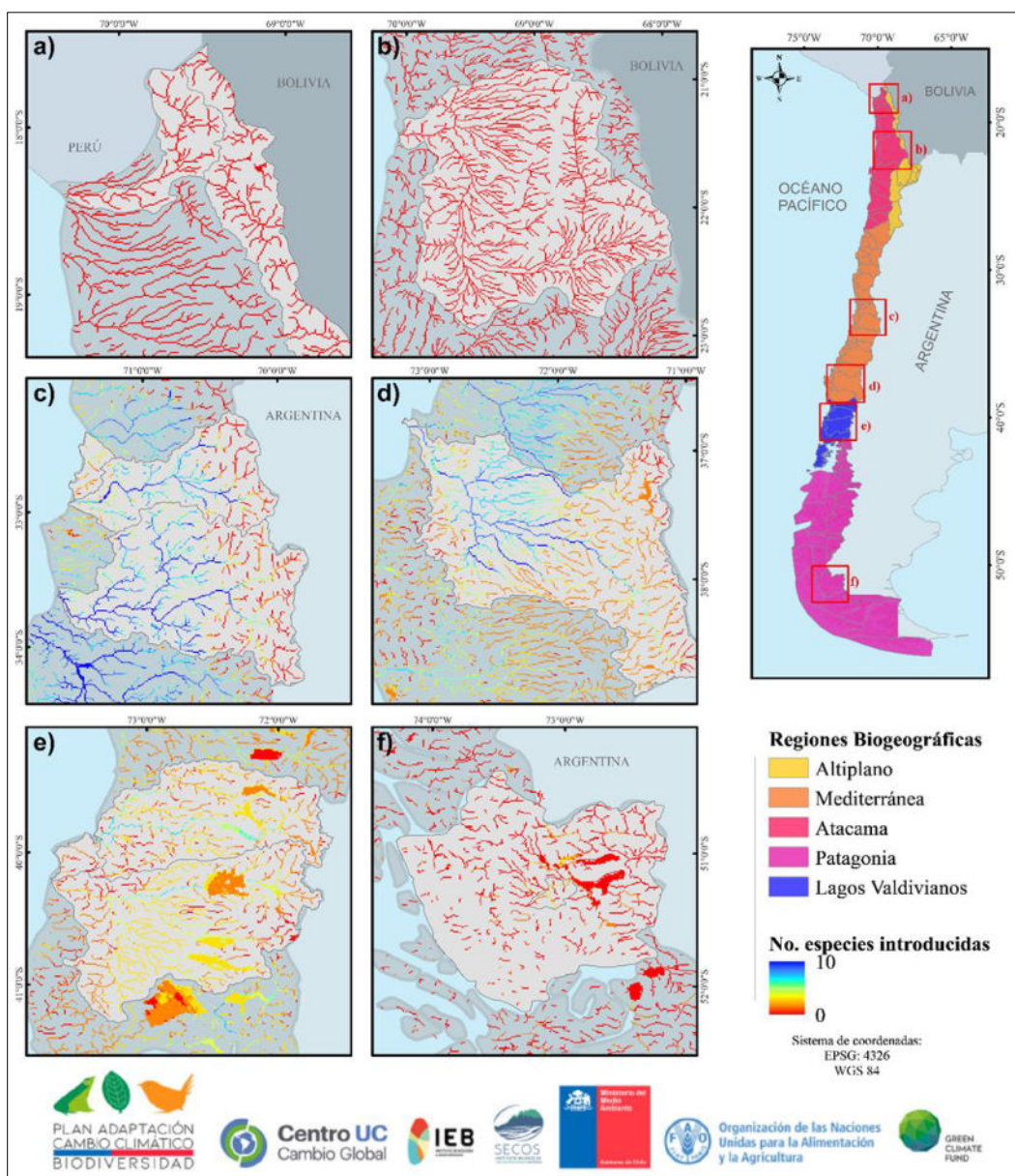


Figura 3. Ejemplos de riqueza de especies de peces dulceacuícolas exóticos dentro de cuencas hidrográficas, enfocando en el (a) Río Lluta y el Altiplano, (b) Río Loa, (c) Río Aconcagua y Río Maipo, (d) Río Biobío, (e) Río Valdivia y Río Bueno y (f) Río Serrano.

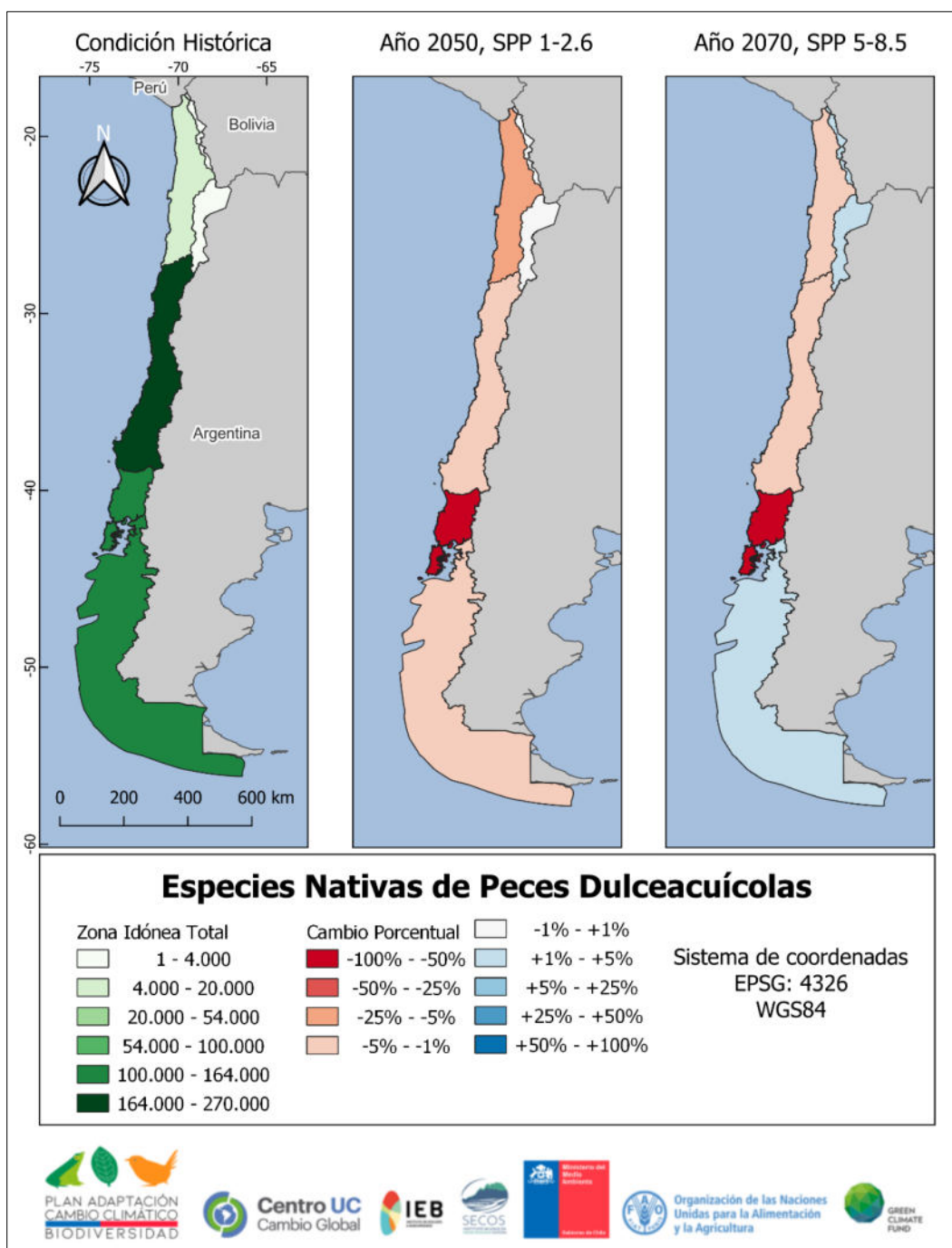


Figura 4. Kilometraje total de zona idónea (km) en el periodo actual y los cambios porcentuales de área de hábitat de especies nativas de peces dulceacuícolas en 2050 en el escenario de cambio climático SSP 1-2.6 y en 2070, en el escenario de cambio climático SSP 5-8.5.

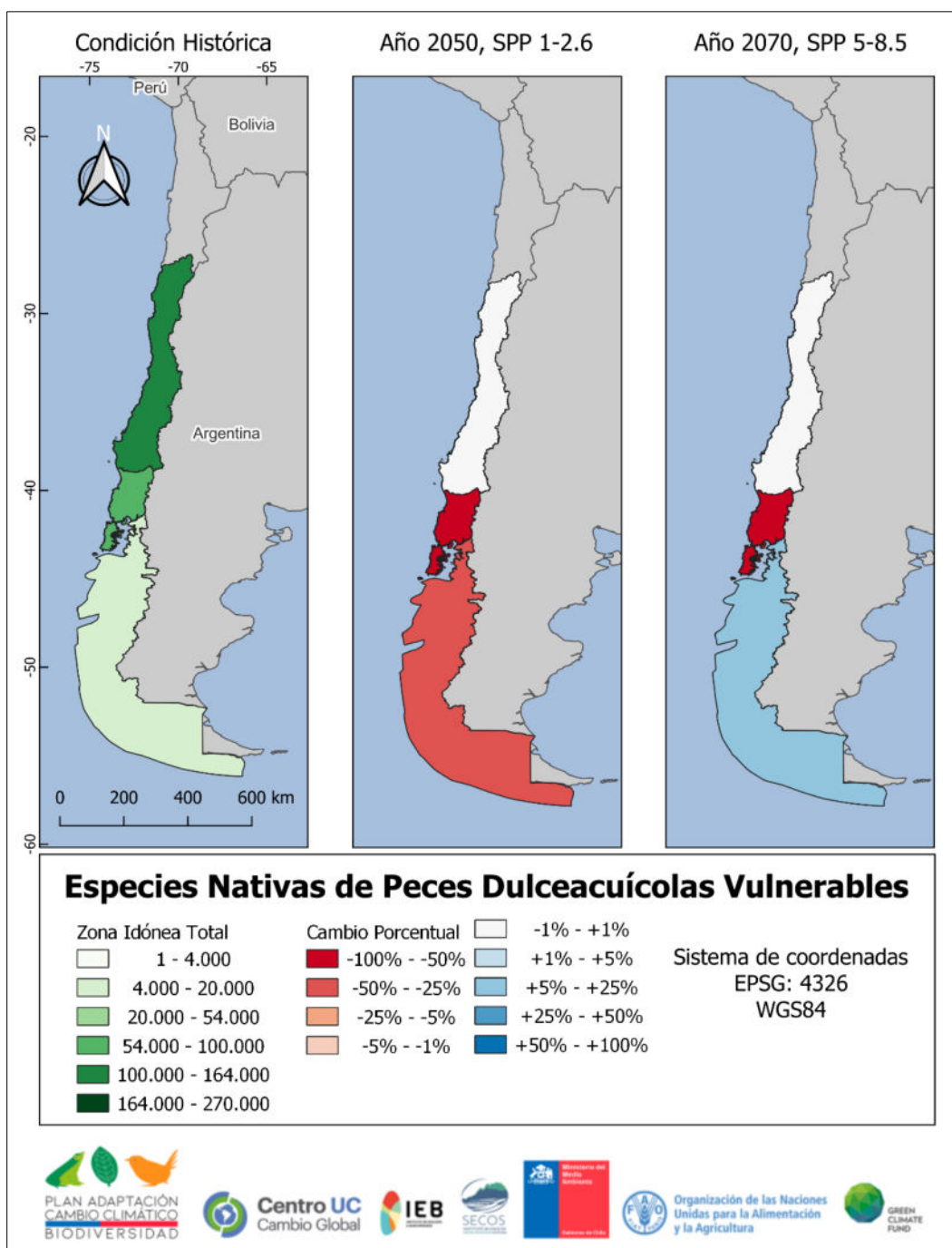


Figura 4. Kilometraje total de zona idónea (km) en el periodo actual y los cambios porcentuales de área de hábitat de especies vulnerables a extinción (clasificación “VU”) de peces dulceacuícolas en los años 2050 en el escenario de cambio climático SSP 1-2.6 y en 2070, en el escenario de cambio climático SSP 5-8.5.

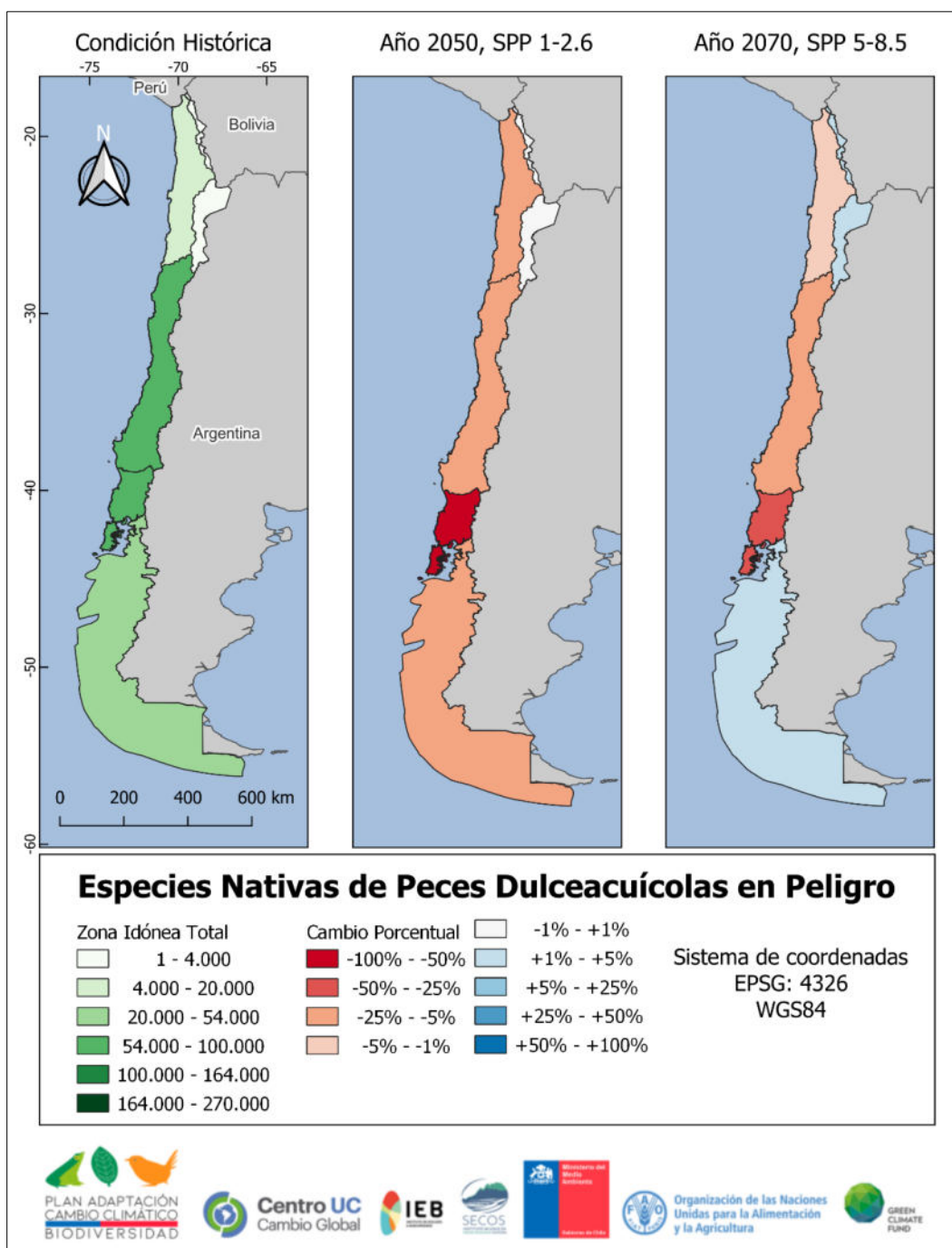


Figura 6. Kilometraje total de zona idónea (km) en el periodo actual y los cambios porcentuales de área de hábitat de especies en peligro de extinción (clasificación “EN”) de peces dulceacuícolas en los años 2050 en el escenario de cambio climático SSP 1-2.6 y en 2070, en el escenario de cambio climático SSP 5-8.5.

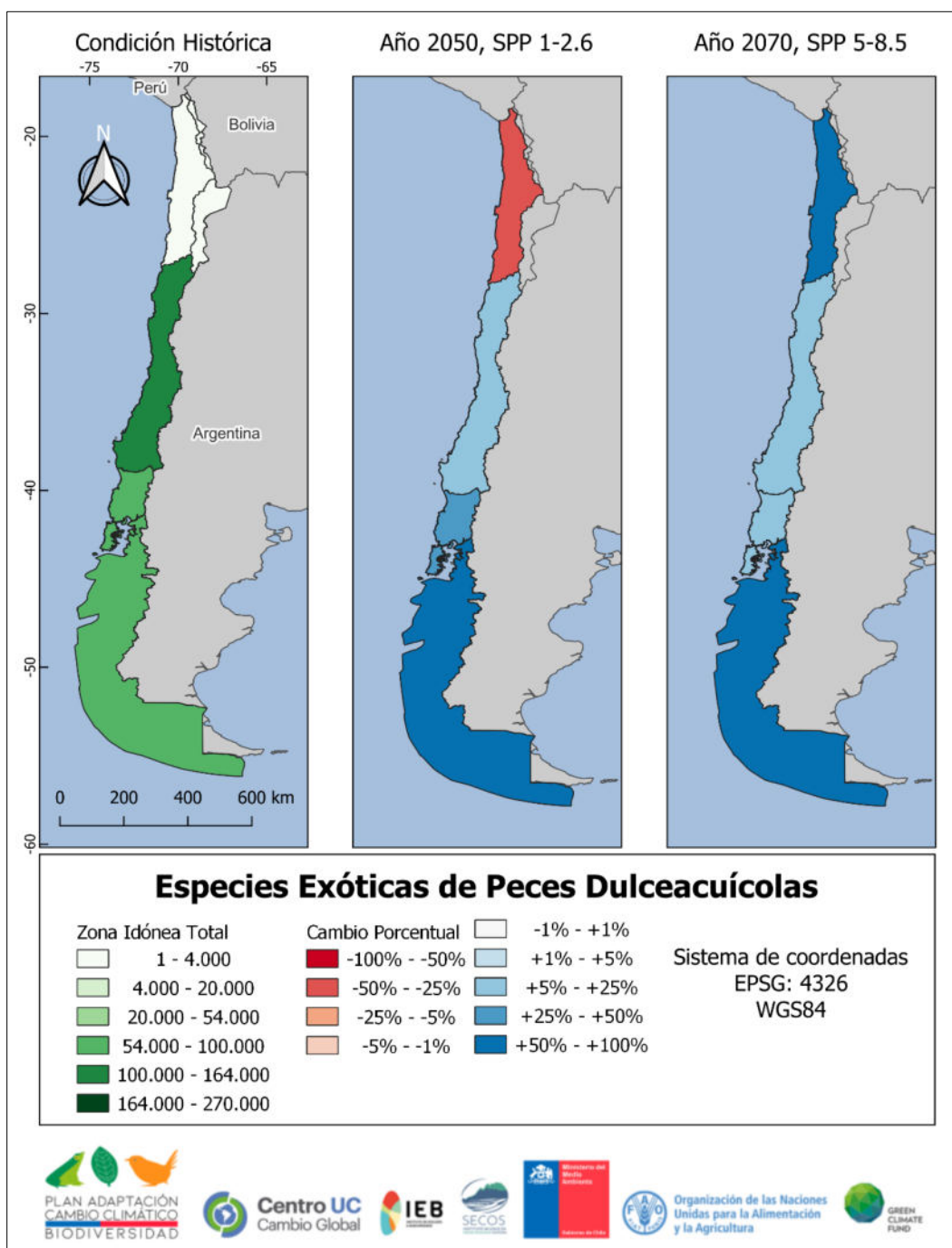


Figura 7. Kilometraje total de zona idónea (km) en el periodo actual y los cambios porcentuales de área de hábitat de especies exóticas de peces dulceacuícolas en 2050 en el escenario de cambio climático SSP 1-2.6 y en 2070, en el escenario de cambio climático SSP 5-8.5.

Bibliografía

- Aguayo, R., J. León-Muñoz, J. Vargas-Baecheler, A. Montecinos, R. Garreaud, M. Urbina, D. Soto, & J. L. Iriarte, 2019. The glass half-empty: climate change drives lower freshwater input in the coastal system of the Chilean Northern Patagonia. *Climatic Change Climatic Change*.
- Aguilera, X., S. Declerck, L. De Meester, M. Maldonado, & F. Ollevier, 2006. Tropical high Andes lakes: A limnological survey and an assessment of exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Limnologia* 36: 258–268.
- Allen, D. C., T. Datry, K. S. Boersma, M. T. Bogan, A. J. Boulton, D. Bruno, M. H. Busch, K. H. Costigan, W. K. Dodds, K. M. Fritz, S. E. Godsey, J. B. Jones, T. Kaletova, S. K. Kampf, M. C. Mims, T. M. Neeson, J. D. Olden, A. V. Pastor, N. L. Poff, B. L. Ruddell, A. Ruhi, G. Singer, P. Vezza, A. S. Ward, & M. Zimmer, 2020. River ecosystem conceptual models and non-perennial rivers: A critical review. *WIREs Water* 7: e1473.
- Allen, G. H., T. M. Pavelsky, E. A. Barefoot, M. P. Lamb, D. Butman, A. Tashie, & C. J. Gleason, 2018. Similarity of stream width distributions across headwater systems. *Nature Communications Springer US* 9: 610.
- Allouche, O., A. Tsoar, & R. Kadmon, 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology Blackwell Publishing Ltd* 43: 1223–1232.
- Alò, D., S. N. Lacy, A. Castillo, H. A. Samaniego, & P. A. Marquet, 2020. The macroecology of fish migration. *Global Ecology and Biogeography* geb.13199.
- Andreadis, K. M., G. J. P. Schumann, & T. Pavelsky, 2013. A simple global river bankfull width and depth database. *Water Resources Research* 49: 7164–7168.
- Andreoli, A., L. Mao, A. Iroumé, J. L. Arumí, A. Nardini, R. Pizarro, D. Caamaño, C. Meier, & O. Link, 2012. The need for a hydromorphological approach to Chilean river management. *Revista Chilena de Historia Natural* .
- Aranda, A. C., D. Rivera-Ruiz, L. Rodríguez-López, P. Pedreros, J. L. Arumí-Ribera, L. Morales-Salinas, G. Fuentes-Jaque, & R. Urrutia, 2021. Evidence of Climate Change Based on Lake Surface Temperature Trends in South Central Chile. *Remote Sensing* 13: 4535.
- Araújo, M. B., & A. Guisan, 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677–1688.
- Arismendi, I., B. E. Penaluna, J. B. Dunham, C. García de Leaniz, D. Soto, I. A. Fleming, D. Gomez-Uchida, G. Gajardo, P. V. Vargas, J. León-Muñoz, D. G. Gonzalo, P. V. Vargas, & J. Leo, 2014. Differential invasion success of salmonids in southern Chile: Patterns and hypotheses. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 24: 919–941.
- Arratia, G., 1983. Preferencias de habitat de peces siluriformes de aguas continentales de Chile (Fam. Diplomystidae y Trichomycteridae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 18: 217–237.

- Bellmore, J. R., J. B. Fellman, E. Hood, M. R. Dunkle, & R. T. Edwards, 2022. A melting cryosphere constrains fish growth by synchronizing the seasonal phenology of river food webs. *Global Change Biology* 28: 4807–4818.
- Benavidez-Silva, C., M. Jensen, & P. Pliscoff, 2021. Future Scenarios for Land Use in Chile: Identifying Drivers of Change and Impacts over Protected Area System. *Land* 10: 408.
- Birrell, J. H., A. A. Shah, S. Hotaling, J. J. Giersch, C. E. Williamson, D. Jacobsen, & H. A. Woods, 2020. Insects in high-elevation streams: Life in extreme environments imperiled by climate change. *Global Change Biology* 26: 6667–6684.
- Bonada, N., & V. H. Resh, 2013. Mediterranean-climate streams and rivers: Geographically separated but ecologically comparable freshwater systems. *Hydrobiologia* 719: 1–29.
- Booth, T. H., 2022. Checking bioclimatic variables that combine temperature and precipitation data before their use in species distribution models. *Austral Ecology* 47: 1506–1514.
- Buisson, L., W. Thuiller, S. Lek, P. Lim, & G. Grenouillet, 2008. Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology* 14: 2232–2248.
- Camana, M., R. B. Dala-Corte, & F. G. Becker, 2016. Relation between species richness and stream slope in riffle fish assemblages is dependent on spatial scale. *Environmental Biology of Fishes* 99: 603–612.
- Chen, P., E. O. Wiley, & K. M. Mcnyset, 2007. Ecological niche modeling as a predictive tool: Silver and bighead carps in North America. *Biological Invasions* 9: 43–51.
- Cianfrani, C., H. F. Satizábal, & C. Randin, 2015. A spatial modelling framework for assessing climate change impacts on freshwater ecosystems: Response of brown trout (*Salmo trutta* L.) biomass to warming water temperature. *Ecological Modelling Elsevier B.V.* 313: 1–12.
- Consuegra, S., N. Phillips, G. Gajardo, & C. G. De Leaniz, 2011. Winning the invasion roulette: Escapes from fish farms increase admixture and facilitate establishment of non-native rainbow trout. *Evolutionary Applications* 4: 660–671.
- Cook, B. I., J. S. Mankin, & K. J. Anchukaitis, 2018. Climate Change and Drought: From Past to Future. *Current Climate Change Reports* 4: 164–179.
- Cruz-Jofré, F., P. Morales, I. Vila, Y. Esquer-Garrigos, B. Hugueny, P. Gaubert, E. Poulin, & M. A. Méndez, 2016. Geographical isolation and genetic differentiation: the case of *Orestias ascotanensis* (Teleostei: Cyprinodontidae), an Andean killifish inhabiting a highland salt pan. *Biological Journal of the Linnean Society* 117: 747–759.
- Cussac, V. E., M. E. Barrantes, C. C. Boy, K. Górski, E. Habit, M. E. Lattuca, & J. H. Rojo, 2020. New Insights into the Distribution, Physiology and Life Histories of South American Galaxiid Fishes, and Potential Threats to This Unique Fauna. *Diversity* 12: 178.
- Datry, T., S. T. Larned, & K. Tockner, 2014. Intermittent Rivers: A Challenge for Freshwater Ecology. *BioScience* 64: 229–235.

- Davey, A. J. H., & D. J. Kelly, 2007. Fish community responses to drying disturbances in an intermittent stream: a landscape perspective. *Freshwater Biology* 52: 1719–1733.
- Davies, B. J., C. M. Darvill, H. Lovell, J. M. Bendle, J. A. Dowdeswell, D. Fabel, J. L. García, A. Geiger, N. F. Glasser, D. M. Gheorghiu, S. Harrison, A. S. Hein, M. R. Kaplan, J. R. V. Martin, M. Mendelova, A. Palmer, M. Pelto, Á. Rodés, E. A. Sagredo, & V. R. Thorndycraft, 2020. The evolution of the Patagonian Ice Sheet from 35 ka to the present day (PATICE). *Earth-Science Reviews* 204: 103152.
- Diniz-Filho, J. A. F., L. Mauricio Bini, T. Fernando Rangel, R. D. Loyola, C. Hof, D. Nogués-Bravo, & M. B. Araújo, 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography* 32: 897–906.
- Domisch, S., G. Amatulli, & W. Jetz, 2015. Near-global freshwater-specific environmental variables for biodiversity analyses in 1 km resolution. *Scientific Data* 2: 150073.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. G. Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell, & S. Lautenbach, 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27–46.
- Dyer, B. S. B. S., 2000. Systematic Review and Biogeography of the Freshwater Fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos* 19: 77–98.
- Efron, B., 1992. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife In Kotz, S., & N. L. Johnson (eds), *Breakthroughs in Statistics*. Springer New York, New York, NY: 569–593, http://link.springer.com/10.1007/978-1-4612-4380-9_41.
- Elser, J. J., C. Wu, A. L. González, D. H. Shain, H. J. Smith, R. Sommaruga, C. E. Williamson, J. Brahney, S. Hotaling, J. Vanderwall, J. Yu, V. Aizen, E. Aizen, T. J. Battin, R. Camassa, X. Feng, H. Jiang, L. Lu, J. J. Qu, Z. Ren, J. Wen, L. Wen, H. A. Woods, X. Xiong, J. Xu, G. Yu, J. T. Harper, & J. E. Saros, 2020. Key rules of life and the fading cryosphere: Impacts in alpine lakes and streams. *Global Change Biology* 26: 6644–6656.
- Escanilla-Minchel, R., H. Alcayaga, M. Soto-Alvarez, C. Kinnard, & R. Urrutia, 2020. Evaluation of the Impact of Climate Change on Runoff Generation in an Andean Glacier Watershed. *Water* 12: 3547.
- Fick, S. E., & R. J. Hijmans, 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302–4315.
- Fielding, A. H., & J. F. Bell, 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation Cambridge University Press* 24: 38–49.
- Figueroa, R., V. H. Ruiz, P. Berrios, A. Palma, P. Villegas, & A. Andreu-Soler, 2010. Trophic ecology of native and introduced fish species from the Chillán River, South-Central Chile. *Journal of Applied Ichthyology* 26: 78–83.
- Fuentes-Castillo, T., R. A. Scherson, P. A. Marquet, J. Fajardo, D. Corcoran, M. J. Román, & P. Plissock, 2019. Modelling the current and future biodiversity distribution in the Chilean Mediterranean hotspot. The role of protected areas network in a warmer future. *Diversity and Distributions* 25: 1897–1909.

- Gachelin, G., P. Garner, E. Ferroni, J. P. Verhave, & A. Opinel, 2018. Evidence and strategies for malaria prevention and control: a historical analysis. *Malaria Journal* 17: 96.
- Global Invasive Species Database, 2023. Global Invasive Species Database. , <http://www.iucngisd.org/gisd/search.php>.
- Griffith, A. W., & C. J. Gobler, 2020. Harmful algal blooms: A climate change co-stressor in marine and freshwater ecosystems. *Harmful Algae* 91: 101590.
- Guisan, A., & N. E. Zimmermann, 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147–186.
- Gurnell, A. M., W. Bertoldi, K. Tockner, G. Wharton, & G. Zolezzi, 2016. How large is a river? Conceptualizing river landscape signatures and envelopes in four dimensions. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water* 3: 313–325.
- Habit, E., M. Belk, P. Victoriano, & E. Jaque, 2007. Spatio-temporal distribution patterns and conservation of fish assemblages in a Chilean coastal river. *Biodiversity and Conservation* 16: 3179–3191.
- Habit, E., J. Gonzalez, D. E. Ruzzante, & S. J. Walde, 2012. Native and introduced fish species richness in Chilean Patagonian lakes: Inferences on invasion mechanisms using salmonid-free lakes. *Diversity and Distributions* 18: 1153–1165.
- Habit, E. M., B. S. Dyer, & I. Vila, 2006. Estado de conocimiento de los peces dulceacuícolas de Chile. *Gayana (Concepción)* 70: 100–113.
- Hock, R., & M. Huss, 2021. *Glaciers and climate change* Climate Change. Elsevier: 157–176, <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780128215753000098>.
- Iriarte, J. A., G. A. Lobos, & F. M. Jaksic, 2005. Invasive vertebrate species in Chile and their control and monitoring by governmental agencies. *Revista Chilena de Historia Natural* .
- Jourdan, J., R. Riesch, & S. Cunze, 2021. Off to new shores: Climate niche expansion in invasive mosquitofish (*Gambusia* spp.). *Ecology and Evolution* 11: 18369–18400.
- Kienast, F., J. Bolliger, & N. E. Zimmerman, 2012. Species Distribution Modeling (SDM) with GLM, GAM and CART. *Lecture Notes* 24: 1–16.
- Kulhanek, S. A., B. Leung, & A. Ricciardi, 2011. Using ecological niche models to predict the abundance and impact of invasive species: application to the common carp. *Ecological Applications* 21: 203–213.
- Lacy, S. N., 2020. Freshwater Ecosystems: A Foundation for Life on Land In Leal Filho, W., A. M. Azul, L. Brandli, P. G. Özuyar, & T. Wall (eds), *Life on Land*. Springer International Publishing, Cham: 1–10, http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-71065-5_75-1.
- Lacy, S. N., D. Corcoran, D. Alò, J. Lessmann, F. Meza, & P. A. Marquet, 2019. Main drivers of freshwater fish diversity across extra-tropical Southern Hemisphere rivers. *Hydrobiologia* 9: 155–172.

- Lacy, S. N., P. Di Giminiani, & L. Mao, 2018a. What defines a river? Modelling the interplay between physical and social driving factors in characterising the waterways in Chile. *The Geographical Journal* 184: 342–356.
- Lacy, S. N., F. Ugalde, & L. Mao, 2018b. Invasive Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) Are Not Affected by Different Land Uses in a Multi-Use, Mediterranean Climate Landscape. *Fishes* 3: 37.
- Lehner, B., & G. Grill, 2013. Global river hydrography and network routing: Baseline data and new approaches to study the world's large river systems. *Hydrological Processes* 27: 2171–2186.
- León-Muñoz, J., R. Aguayo, D. Soto, R. Avendaño-Herrera, J. Nimptsch, S. Wolfl, J. Simon, C. Echeverría, M. Aguayo, C. Salazar, O. Garay, & S. Fox, 2023. Landscape dependency of land-based salmon farming under climate change. *Climate Risk Management* 40: 100504.
- Leopold, L. B., 1994. *A View of the River*. Harvard University Press. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Link, O., & E. M. Habit, 2014. Requirements and boundary conditions for fish passes of non-sport fish species based on Chilean experiences. *Reviews in Environmental Science and Biotechnology* 14: 9–21.
- Liu, C., C. Wolter, W. Xian, & J. M. Jeschke, 2020. Most invasive species largely conserve their climatic niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117: 23643–23651.
- Lobos, G., N. Rebolledo, A. Charrier, & O. Rojas, 2016. Natural history notes of *Telmatobius dankoi* (Anura, Telmatobiidae), a critically endangered species from northern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 1–6.
- López-Cepeda, J., P. Pacheco-Cartagena, & A. Vilaxa-Olcay, 2014. Diferencias morfométricas de *Gambusia holbrooki* (Pisces: Poeciliidae) que habitan en los estanques de regadío de los valles de Lluta y Azapa, Chile. *Idesia (Arica)* 32: 59–64.
- López-López, E., 2021. Editorial: Freshwater Ecosystems in Arid and Semiarid Zones Facing Multiple Stressors: Human Disturbances, Climate Change, and Dryland River Conservation. *Frontiers in Environmental Science* 9: 814225.
- Lovato, T., D. Peano, M. Butenschön, S. Materia, D. Iovino, E. Scoccimarro, P. G. Fogli, A. Cherchi, A. Bellucci, S. Gualdi, S. Masina, & A. Navarra, 2022. CMIP6 Simulations With the CMCC Earth System Model (CMCC-ESM2). *Journal of Advances in Modeling Earth Systems* 14: e2021MS002814.
- Macchi, P. J., & P. H. Vigliano, 2014. Salmonid introduction in Patagonia: the ghost of past, present and future management. *Ecología Austral* 24: 162–172.
- McGarvey, D. J., M. Menon, T. Woods, S. Tassone, J. Reese, M. Vergamini, & E. Kellogg, 2018. On the use of climate covariates in aquatic species distribution models: are we at risk of throwing out the baby with the bath water?. *Ecography* 41: 695–712.
- Ministerio de Energía, 2016. Estudio de Cuencas. Análisis de las Condicionantes para el Desarrollo Hidroeléctrico en las Cuencas del Maule, Biobío, Toltén, Valdivia, Bueno, Puelo, Yelcho, Palena, Cisnes, Aysén, Baker y Pascua. Gobierno de Chile, Santiago.

- Oberdorff, T., P. A. Tedesco, B. Hugueny, F. Leprieur, O. Beauchard, S. Brosse, & H. H. Dürr, 2011. Global and regional patterns in riverine fish species richness: A review. *International Journal of Ecology* 2011: 1–12.
- O’Driscoll, M. A., & D. R. DeWalle, 2006. Stream–air temperature relations to classify stream–ground water interactions in a karst setting, central Pennsylvania, USA. *Journal of Hydrology* 329: 140–153.
- Oyarzún, R., F. Barrera, P. Salazar, H. Maturana, J. Oyarzún, E. Aguirre, P. Alvarez, H. Jourde, & N. Kretschmer, 2014. Multi-method assessment of connectivity between surface water and shallow groundwater: the case of Limarí River basin, north-central Chile. *Hydrogeology Journal* 22: 1857–1873.
- Pagad, S., P. Genovesi, L. Carnevali, R. Scalera, & M. Clout, 2015. IUCN SSC Invasive Species Specialist Group: invasive alien species information management supporting practitioners, policy makers and decision takers. *Management of Biological Invasions* 6: 127–135.
- Pardo, R., I. Vila, & J. J. Capella, 2009. Competitive interaction between introduced rainbow trout and native silverside in a Chilean stream. *Environmental Biology of Fishes* .
- Penaluna, B. E., I. Arismendi, & D. Soto, 2009. Evidence of Interactive Segregation between Introduced Trout and Native Fishes in Northern Patagonian Rivers, Chile. *Transactions of the American Fisheries Society* 138: 839–845.
- Peterson, A. T., & J. Soberón, 2012. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza & Conservação* 10: 102–107.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson, & R. E. Schapire, 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- Poole, G. C., & C. H. Berman, 2001. An Ecological Perspective on In-Stream Temperature: Natural Heat Dynamics and Mechanisms of Human-Caused Thermal Degradation. *Environmental Management* 27: 787–802.
- Prochelle, O., & H. Campos, 1985. The biology of the introduced carp *cyprinus carpio* L., in the river Cayumapu, Valdivia, Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 20: 65–82.
- Proosdij, A. S. J., M. S. M. Sosef, J. J. Wieringa, & N. Raes, 2016. Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography* 39: 542–552.
- PUC-TECO, 2016. Análisis de las condicionantes para el desarrollo hidroeléctrico en las cuencas del Maule, Biobío, Toltén, Valdivia, Bueno, Yelcho, y Puelo, desde el potencial de generación a las dinámicas socio-ambientales. Centro de Cambio Global, Pontificia Universidad Católica de Chile, Macul: 684.
- Purkett, C. A., 1951. Growth Rate of Trout in Relation to Elevation and Temperature. *Transactions of the American Fisheries Society* 80: 251–259.
- R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, Austria, <http://www.r-project.org/>.

- Radinger, J., J. R. Britton, S. M. Carlson, A. E. Magurran, J. D. Alcaraz-Hernández, A. Almodóvar, L. Benejam, C. Fernández-Delgado, G. G. Nicola, F. J. Oliva-Paterna, M. Torralva, & E. García-Berthou, 2019. Effective monitoring of freshwater fish. *Fish and Fisheries* *faf.12373*.
- Rautenberg, G. E., M. V. Amé, M. V. Monferrán, R. I. Bonansea, & A. C. Hued, 2015. A multi-level approach using *Gambusia affinis* as a bioindicator of environmental pollution in the middle-lower basin of Suquia River. *Ecological Indicators* *48*: 706–720.
- Robinson, N., J. Regetz, & R. P. Guralnick, 2014. EarthEnv-DEM90: A nearly-global, void-free, multi-scale smoothed, 90m digital elevation model from fused ASTER and SRTM data. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* *87*: 57–67.
- Rojas, P., I. Vila, E. Habit, & S. A. Castro, 2019. Homogenization of the freshwater fish fauna of the biogeographic regions of Chile. *Global Ecology and Conservation Elsevier B.V.* e00658.
- Rose, K. C., B. Bierwagen, S. D. Bridgham, D. M. Carlisle, C. P. Hawkins, N. L. Poff, J. S. Read, J. R. Rohr, J. E. Saros, & C. E. Williamson, 2023. Indicators of the effects of climate change on freshwater ecosystems. *Climatic Change* *176*: 23.
- Ruzzante, D. E., S. J. Walde, V. E. Cussac, M. L. Dalebout, J. Seibert, S. Ortubay, & E. M. Habit, 2006. Phylogeography of the Percichthyidae (Pisces) in Patagonia: Roles of orogeny, glaciation, and volcanism. *Molecular Ecology* *15*: 2949–2968.
- Ruzzante, D. E., S. J. Walde, P. J. Macchi, M. Alonso, & J. P. Barriga, 2011. Phylogeography and phenotypic diversification in the Patagonian fish *Percichthys trucha*: The roles of Quaternary glacial cycles and natural selection. *Biological Journal of the Linnean Society* *103*: 514–529.
- Saari, G. N., Z. Wang, & B. W. Brooks, 2018. Revisiting inland hypoxia: diverse exceedances of dissolved oxygen thresholds for freshwater aquatic life. *Environmental Science and Pollution Research* *25*: 3139–3150.
- Seelbach, P. W., M. J. Wiley, M. E. Baker, & K. E. Wehrly, 2006. Initial classification of river valley segments across Michigan's Lower Peninsula. *American Fisheries Society Symposium* *48*: 25–48.
- Sérsic, A. N., A. Cosacov, A. A. Cocucci, L. A. Johnson, R. Pozner, L. J. Avila, J. W. SITES Jr., & M. Morando, 2011. Emerging phylogeographical patterns of plants and terrestrial vertebrates from Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society* *103*: 475–494.
- Sharma, S., K. Blagrove, J. J. Magnuson, C. M. O'Reilly, S. Oliver, R. D. Batt, M. R. Magee, D. Straile, G. A. Weyhenmeyer, L. Winslow, & R. I. Woolway, 2019. Widespread loss of lake ice around the Northern Hemisphere in a warming world. *Nature Climate Change* *9*: 227–231.
- Snyder, C. D., N. P. Hitt, & J. A. Young, 2015. Accounting for groundwater in stream fish thermal habitat responses to climate change. *Ecological Applications* *25*: 1397–1419.
- Steen, P. J., D. R. Passino-Reader, & M. J. Wiley, 2006. Modeling brook trout presence and absence from landscape variables using four different analytical methods. *American Fisheries Society Symposium* *2006*: 513–531.

- Thuiller, W., 2003. BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9: 1353–1362.
- Tims, A. R., & E. E. Saupe, 2023. Forecasting climate-driven habitat changes for Australian freshwater fishes. *Diversity and Distributions* 29: 641–653.
- Tognelli, M. F., P. I. R. de Arellano, & P. A. Marquet, 2008. How well do the existing and proposed reserve networks represent vertebrate species in Chile?: Chilean vertebrate gap analysis. *Diversity and Distributions* 14: 148–158.
- Unmack, P. J., A. P. Bennin, E. M. Habit, P. F. Victoriano, & J. B. Johnson, 2009. Impact of ocean barriers, topography, and glaciation on the phylogeography of the catfish *Trichomycterus areolatus* (Teleostei: Trichomycteridae) in Chile. *Biological Journal of the Linnean Society* 97: 876–892.
- Unmack, P. J., M. P. Hammer, M. Adams, J. B. Johnson, & T. E. Dowling, 2013. The role of continental shelf width in determining freshwater phylogeographic patterns in south-eastern Australian pygmy perches (Teleostei: Percichthyidae). *Molecular Ecology* 22: 1683–1699.
- Valdes-Pineda, R., R. Pizarro, P. Garcia-Chevesich, J. B. Valdes, C. Olivares, M. Vera, F. Balocchi, F. Perez, C. Vallejos, R. Fuentes, A. Abarza, B. Helwig, R. Valdés-Pineda, R. Pizarro, P. García-Chevesich, J. B. Valdés, C. Olivares, M. Vera, F. Balocchi, F. Pérez, C. Vallejos, R. Fuentes, A. Abarza, & B. Helwig, 2014. Water governance in Chile: Availability, management and climate change. *Journal of Hydrology* 519: 2538–2567.
- Valencia-Rodríguez, D., L. Jiménez-Segura, C. A. Rogéliz, & J. L. Parra, 2021. Ecological niche modeling as an effective tool to predict the distribution of freshwater organisms: The case of the Sabaleta *Brycon henni* (Eigenmann, 1913). *PLOS ONE* 16: e0247876.
- Vannote, R. L. L., W. G. G. Minshall, K. W. W. Cummins, J. R. R. Sedell, C. E. E. Cushing, G. W. Minshall, K. W. W. Cummins, J. R. R. Sedell, & C. E. E. Cushing, 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130–137.
- Véliz, D., L. Catalán, R. Pardo, P. Acuña, A. Díaz, E. Poulin, & I. Vila, 2012. The genus *Basilichthys* (Teleostei: Atherinopsidae) revisited along its Chilean distribution range (21° to 40° S) using variation in morphology and mtDNA. *Revista Chilena de Historia Natural* 85: 49–59.
- Vila, I., L. Fuentes, & M. Contreras, 1999. Peces Límnicos de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 48: 61–75.
- Vila, I., & E. Habit, 2015. Current situation of the fish fauna in the Mediterranean region of Andean river systems in Chile. *FISHMED Fishes in Mediterranean Environments* 1–19.
- Vila, I., & R. Pardo, 2009. Peces límnicos Biodiversidad de Chile, Patrimonio y Desafíos especies.: : 302–307.
- Vörösmarty, C. J., P. B. McIntyre, M. O. Gessner, D. Dudgeon, A. Prusevich, P. Green, S. Glidden, S. E. Bunn, C. A. Sullivan, C. R. Liermann, & P. M. Davies, 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467: 555–561.

- Wiley, M. J., D. W. Hyndman, B. C. Pijanowski, A. D. Kendall, C. Riseng, E. S. Rutherford, S.-T. Cheng, M. L. Carlson, J. A. Tyler, R. J. Stevenson, P. J. Steen, P. L. Richards, P. W. Seelbach, J. M. Koches, & R. R. Rediske, 2010. A multi-modeling approach to evaluating climate and land use change impacts in a Great Lakes River Basin. *Hydrobiologia* 657: 243–262.
- Winder, M., & D. E. Schindler, 2004. Climatic effects on the phenology of lake processes. *Global Change Biology* 10: 1844–1856.
- Wisz, M. S., R. J. Hijmans, J. Li, A. T. Peterson, C. H. Graham, A. Guisan, & NCEAS Predicting Species Distributions Working Group†, 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14: 763–773.
- Wu, W., F. Ji, S. Hu, Y. He, Y. Wei, Z. Xu, & H. Yu, 2022. Future evolution of global land surface air temperature trend based on Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 models. *International Journal of Climatology* 42: 7611–7627.
- Wurmann, C. F., 2007. Salmon Farming in Chile: History, Policies, and Development Strategies In Leung, P., C.-S. Lee, & P. J. O’Byrne (eds), *Species and System Selection for Sustainable Aquaculture*. Blackwell Publishing, Ames, Iowa, USA: 415–444.
- Xenopoulos, M. A., & D. M. Lodge, 2006. Going with the flow: Using species-discharge relationships to forecast losses in fish biodiversity. *Ecology* 87: 1907–1914.
- Xu, Z. H., X. A. Yin, C. Zhang, & Z. F. Yang, 2016. Piecewise model for species–discharge relationships in rivers. *Ecological Engineering Elsevier B.V.* 96: 208–213.
- Zamorano, D., F. A. Labra, M. Villarroel, S. N. Lacy, L. Mao, M. A. Olivares, & M. Peredo-Parada, 2019. Assessing the effect of fish size on species distribution model performance in southern Chilean rivers. *PeerJ* 7: e7771.
- Zemlak, T. S., E. M. Habit, S. J. Walde, M. A. Battini, E. D. M. Adams, & D. E. Ruzzante, 2008. Across the southern Andes on fin: Glacial refugia, drainage reversals and a secondary contact zone revealed by the phylogeographical signal of *Galaxias platei* in Patagonia. *Molecular Ecology* 17: 5049–5061.
- Zemlak, T. S., E. M. Habit, S. J. Walde, C. Carrea, & D. E. Ruzzante, 2010. Surviving historical Patagonian landscapes and climate: molecular insights from *Galaxias maculatus*. *BMC Evolutionary Biology* 10: 67.
- Zhang, J., & S. Li, 2017. A Review of Machine Learning Based Species’ Distribution Modelling. 2017 International Conference on Industrial Informatics - Computing Technology, Intelligent Technology, Industrial Information Integration (ICIICII). IEEE, Wuhan: 199–206, <http://ieeexplore.ieee.org/document/8328619/>.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, & C. S. Elphick, 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems: *Data exploration*. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3–14.