



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Análisis de endemismo de moluscos dulceacuícolas de Chile

Endemism analysis of Chilean freshwater mollusks

CARMEN FUENTEALBA^{1, *}, RICARDO FIGUEROA^{2, 3} & JUAN J. MORRONE⁴¹ Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile² Unidad de Sistemas Acuáticos, Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción, Chile³ Centro de Estudios Patagónicos, CIEP⁴ Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 México, D.F., México

*Autor correspondiente: cfuntea@udec.cl

RESUMEN

La diversidad geológica y climática de Chile continental permite la diferenciación de una gran variedad de ecosistemas terrestres y acuáticos. La evidencia de los actuales patrones de distribución de especies dulceacuícolas sugiere en gran medida una relación con las glaciaciones del Pleistoceno y algunos eventos tectónicos postglaciales que afectaron la hidrografía del país. Las especies de moluscos dulceacuícolas en Chile, a diferencia de las especies marinas, han sido escasamente valoradas, a pesar del papel que cumple un importante número de ellas en los ecosistemas. Actualmente no existen estudios biogeográficos que permitan establecer patrones distribucionales y los procesos que los condicionaron. Un análisis de parsimonia de endemismos (PAE) y de riqueza de cinco zonas hidrográficas, basado en 75 especies de moluscos dulceacuícolas, sugiere la existencia de tres áreas biogeográficas: Norte (entre las latitudes 17°-33° S), Centro-Sur (33°-44° S) y Sur (44°-56° S). La zona hidrográfica V (44°-56° S), incluida en el área Sur, posee el mayor porcentaje de endemismo (75 %), a diferencia de la zona hidrográfica III (17°-26° S), incluida en el área Centro-Norte, la cual registró el valor más bajo (42 %).

Palabras clave: biodiversidad, biogeografía, moluscos dulceacuícolas, PAE, zonas hidrográficas.

ABSTRACT

The Chilean geological and climatic diversity allows the differentiation of a great variety of terrestrial and aquatic ecosystems. Evidence provided by distributional patterns of freshwater species suggests a correspondence with Pleistocene glaciations, and some post-glacial tectonic events that affected the hydrography of the country. The species of freshwater Chilean mollusks, unlike the marine species, have been undervalued. Currently there are no biogeographic studies that would allow identifying distribution patterns and the possible processes that shaped them. A parsimony analysis of endemism (PAE) and the richness of five hydrographic zones, based on 75 freshwater mollusk species, suggests the existence of three main biogeographic areas: Northern (between latitudes 17°-33° S), Central-Southern (33°-44° S) and Southern (44°-56° S). Hydrographic zone V (44°-56° S), included in the Southern area, has the highest endemism percentage (75 %), contrasting with hydrographic zone I (17°-26° S), included in the Central-Northern area, which registered the lowest value (42 %).

Key words: biodiversity, biogeography, freshwater molluscs, hydrographic zones, PAE.

INTRODUCCIÓN

El estudio de los sistemas dulceacuícolas chilenos en la actualidad ha ganado relevancia debido a que constituyen ecosistemas vulnerables que alojan especies endémicas, algunas de ellas consideradas centinelas y potenciales bioindicadores de ecosistemas perturbados (Valdovinos & Cuevas 1996, Silva et al. 2007). Pese a que los moluscos dulceacuícolas constituyen un componente importante en el flujo de energía y ciclo de

nutrientes, ya que representan una porción significativa de la masa macrobentónica, no han sido considerados al estimar cuestiones de biodiversidad, biogeografía y conservación (Letelier 2006, Parada & Peredo 2006, Vila et al. 2006). Del total de especies de moluscos descritas para Chile solo el 6.7 % es dulceacuícola (Valdovinos 1999). El estado actual de su conocimiento taxonómico, a pesar de ser precario, sugiere que la diversidad de bivalvos es mucho menor que la de gasterópodos, a pesar de su amplio rango

distribucional, en el cual son determinantes sus estadios larvales (larva gloquideo), rasgo ecológico que les ha permitido colonizar una gran diversidad de ecosistemas de agua dulce (Bonetto et al. 1986, Peredo & Parada 1986, Parada et al. 1987). Los gasterópodos presentan una distribución más o menos discontinua, asociada con las cuencas y el mosaico de hábitats encontrados dentro de ellas, como consecuencia de procesos morfogénéticos, geomorfológicos, climáticos y la ecología del grupo (Valdovinos 1999, Parada & Peredo 2002, 2006, Parra 2002). Estudios previos demuestran la sensibilidad de ciertas especies de moluscos, que las condiciona a un determinado tipo de hábitat: e.g., especies de Chiliniidae, Ancyliidae, Sphaeriidae e Hyriidae generalmente están restringidas a aguas frías ($< 10^{\circ} \text{C}$), oxigenadas ($> 70\%$ saturación) y de baja turbidez (< 1 UTN); mientras que unas pocas especies de Lymnaeidae, Physidae y Planorbidae toleran condiciones adversas de calidad de agua (Valdovinos et al. 2004).

Los bivalvos se encuentran representados por dos familias: Hyriidae, con un género y dos especies, *Diplodon chilensis* (Gray, 1828) y *Diplodon solidulus* (Philippi, 1869); y Sphaeriidae, con tres géneros: *Pisidium* Pfeiffer, 1821, con las especies *Pisidium chilense* (d'Orbigny, 1846), *Pisidium magellanicum* (Dall, 1908), *Pisidium lebruni* Mabilie, 1804, *Pisidium observationis* Pilsbry, 1911, *Pisidium meierbrook* Kuiper & Hinz, 1983, *Pisidium huillichum* Ituarte, 1999 y *Pisidium llanquihuense* Ituarte, 1999; *Sphaerium* Scopoli, 1777, con las especies *Sphaerium lauricochae* (Philippi, 1869) y *Sphaerium forbesi* (Philippi, 1869); y *Musculium* Link, 1807, con las especies *Musculium argentinum* (d'Orbigny, 1835) y *Musculium patagonicum* (Pilsbry, 1911). Los gasterópodos sudamericanos incluyendo Chile, a diferencia de los bivalvos, en general presentan un elevado grado de endemismo y sugieren posibles relaciones gondwánicas (von Ihering 1891, Van Bruggen 1980, Pugh & Scout 2002). De acuerdo con Stuardo (1961), para Chile se han descrito 73 especies de Prosobranchia (una familia) y Pulmonata (cinco familias): 30 especies de Chiliniidae (*Chilina* Gray, 1828), cuatro de Physidae (*Physa* Draparnaud, 1801), cinco de Lymnaeidae (*Lymnaea* Lamarck, 1799), siete de Planorbidae (*Biomphalaria* Preston, 1910), cinco de Ancyliidae (*Anisancylus* Pilsbry, 1924 y

Uncancylus Pilsbry, 1913) y 22 de Hydrobiidae (*Potamolithus* Pilsbry, 1896 y *Littoridina* Souleyet, 1852). La distribución global de los gasterópodos chilenos se extiende desde Arica en el norte hasta Magallanes en el sur. Sin embargo, la mayor parte de las especies tiene su rango geográfico restringido a una o unas pocas cuencas hidrográficas contiguas a lo largo del gradiente latitudinal. Su mayor concentración de especies se localiza entre las regiones administrativas VII y X (Valdovinos 2006).

Chile comprende una franja continental muy estrecha, con un ancho medio de 200 km, comprendida entre dos o tres meridianos como promedio ($66^{\circ}30' \text{W} - 76^{\circ} \text{W}$) y con latitudes que van desde los $17^{\circ}30' \text{S}$ a los $56^{\circ}30' \text{S}$. Presenta diversidad climatológica y de rasgos geomorfológicos, y litológicos, que determinan también distintos comportamientos respecto al escurrimiento superficial. Su fisiografía distingue un fuerte gradiente altitudinal de oeste a este, que distingue la planicie litoral, la Cordillera de la Costa, la depresión intermedia y la Cordillera de los Andes, con desniveles que pueden superar los 5,000 m y que determinan cuencas hidrográficas de gran torrencialidad. A pesar de esta diversidad, existen patrones de similitud en los caudales, regímenes de escorrentía, red de drenaje y la situación de las cuencas con respecto a las unidades morfológicas, que permiten definir cinco zonas hidrográficas relativamente homogéneas. Estas zonas hidrográficas fueron propuestas por Niemeyer & Cereceda (1984): I ($17^{\circ}-26^{\circ} \text{S}$), de régimen esporádico, en la Zona árida; II ($26^{\circ}-33^{\circ} \text{S}$), de régimen mixto, en la Zona Semiárida; III ($33^{\circ}-38^{\circ} \text{S}$), de régimen mixto, en la Zona Subhúmeda; IV ($38^{\circ}-44^{\circ} \text{S}$), de régimen de ríos con regulación lacustre; y V ($44^{\circ}-56^{\circ} \text{S}$), de ríos caudalosos de la Patagonia Septentrional y Meridional Campos de Hielo (Tabla 1). Existe otra propuesta que divide a Chile en seis regiones hidrográficas, basada en rasgos climatológicos, geológicos y de régimen hídrico (Santis 1975). Estas regiones fueron utilizadas por Pérez-Losada et al. (2002) como unidades para planes de conservación.

Nuestros objetivos son analizar la riqueza y endemismo de moluscos dulceacuícolas, utilizando las zonas hidrográficas propuestas por Niemeyer & Cereceda (1984), mediante un análisis de parsimonia de endemismos (PAE).

TABLA 1

Cuencas hidrográficas por zona hidrográfica.

Hydrographic basins per hydrographic zone.

Zona I (17°-26° S)	Zona II (26°-33° S)	Zona III (33°-38° S)	Zona IV (38°-44° S)	Zona V (44°-56° S)
Taltal	Copiapó	Maipo	Imperial	Cisnes
Lluta	Huasco	Rapel	Toltén	Aisén
Azapa	Limarí	Maule	Budi	Baker
Camaroneros	Elqui	Itata	Lleulleu	
Lauca	Illapel	Biobío	Carampangue	
Isluga	Aconcagua		Valdivia	
Tamarugal			Bueno	
Salar de Atacama			Mauñín	
Loa			Puelo	
			Palena	

MÉTODOS

Los datos de distribución fueron obtenidos a partir de estudios de revisión y bases de datos (Valdovinos 1989, 1999, 2006, Parada & Peredo 2002, 2005, 2006). Esta información se actualizó a través de la revisión de las colecciones depositadas en el Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile y prospecciones realizadas en terreno. También se consultaron los ejemplares tipo depositados en la colección del Museo de Historia Natural de Santiago (MHNS).

Se construyó una matriz de datos de presencia (1) / ausencia (0) con registros latitudinales de las 75 especies de moluscos dulceacuícolas chilenos (Tabla 2). Se realizó un análisis de parsimonia de endemismos (PAE) (Morrone 1994, 2009), anexando un área externa codificada con todos "0" para enraizar el cladograma (Rosen & Smith 1988). Se utilizó el programa Nona (Goloboff 1998), ejecutado a través del programa Winclada (Nixon 2002). El soporte de los nodos fue evaluado a través de un análisis de "bootstrap" (Felsenstein 1985).

RESULTADOS

La riqueza específica de un total de 75 especies de moluscos incluidas en el presente estudio varía latitudinalmente de norte a sur, con mayor concentración entre las latitudes 26° y 44° con valores que superan el 20 %, obteniéndose registros más bajos entre los 17°-25°, con un porcentaje equivalente al 12 % (Fig. 1).

El análisis de parsimonia de endemismos permitió obtener un solo cladograma (Fig. 2) de 87 pasos, índice de consistencia de 0.91 e índice de retención de 0.63. El PAE permite

agrupar las cinco zonas hidrográficas en tres áreas biogeográficas (Fig. 2):

(1) Área biogeográfica Norte (17°-33° S): comprende las zonas hidrográficas I y II. Está sustentada por las especies *L. choapaensis*, *L. opachensis*, *L. transitoria*, *B. montana* y *B. termala*.

(2) Área biogeográfica Centro-Sur (33°-44° S): comprende las zonas hidrográficas III y IV. Está sustentada por las especies *L. oblonga*, *L. obtusa*, *C. dombeyana*, *C. fluctuosa*, *B. chilensis* y *P. llanquihuense*.

(3) Área biogeográfica Sur (44°-56° S): representada solo por la zona hidrográfica V. Está sustentada por las especies *L. simplex*, *C. fluvialis*, *C. ovalis*, *C. patagonica*, *C. amoena*, *C. fusca*, *C. nervosa*, *C. fueguiensis*, *C. monticola*, *C. aurantia*, *L. lebruni*, *B. atacamensis*, *P. lebruni*, *P. observationis* y *D. solidulus*.

DISCUSIÓN

La diversidad geológica y climática de Chile continental permite la diferenciación de una gran variedad de ecosistemas terrestres y acuáticos (Parra et al. 2002). Dentro de los cambios ocurridos durante la segunda parte del Terciario, que modificaron drásticamente la geomorfología, el clima y la hidrografía, destacan el levantamiento de los Andes, transgresiones oceánicas, ciclos de aridez y disminución de la temperatura (Villagrán & Hinojosa 1997).

TABLA 2

Listado de especies y su distribución en cada zona hidrográfica.

Species list and its distribution in every hidrographic zone.

	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5
<i>Potamolithus australis</i> Biese, 1944	0	0	0	1	0
<i>Littoridina atacamensis</i> (Philippi, 1860)	1	0	0	0	0
<i>Littoridina bruninensi</i> Biese, 1944	0	1	0	0	0
<i>Littoridina compacta</i> Biese, 1944	0	1	0	0	0
<i>Littoridina copiapuensis</i> Biese, 1944	0	1	0	0	0
<i>Littoridina coquimbensis</i> Biese, 1944	0	1	0	0	0
<i>Littoridina chimbaensis</i> Biese, 1944	1	0	0	0	0
<i>Littoridina choapaensis</i> Biese, 1944	1	1	0	0	0
<i>Littoridina cumingii</i> Biese, 1944	1	1	1	0	0
<i>Littoridina gracilis</i> Biese, 1944	0	0	0	1	0
<i>Littoridina limariensis</i> Biese, 1944	0	1	0	0	0
<i>Littoridina loaensis</i> Biese, 1947	1	0	0	0	0
<i>Littoridina magallanica</i> Biese, 1947	0	0	0	1	1
<i>Littoridina oblonga</i> Biese, 1944	0	0	1	1	0
<i>Littoridina obtusa</i> Biese, 1944	0	0	1	1	0
<i>Littoridina opachensis</i> Biese, 1947	1	1	0	0	0
<i>Littoridina pachispira</i> Biese, 1944	0	0	0	1	0
<i>Littoridina pueloensis</i> Biese, 1944	0	0	0	1	0
<i>Littoridina santiaguenses</i> Biese, 1944	0	0	1	0	0
<i>Littoridina simples</i> Pilsbry, 1911	0	0	0	0	1
<i>Littoridina striata</i> Biese, 1944	0	1	0	0	0
<i>Littoridina transitoria</i> Biese, 1947	1	1	0	0	0
<i>Chilina dombeyana</i> (Bruguière, 1789)	0	0	1	1	0
<i>Chilina fluctuosa</i> (Gray, 1828)	0	0	1	1	0
<i>Chilina bulloides</i> ((d'Orbigny, 1835)	0	0	0	1	0
<i>Chilina ampullacea</i> Sowerby, 1838	0	0	0	1	1
<i>Chilina tenuis</i> Sowerby, 1838	0	1	1	0	0
<i>Chilina fluviatilis</i> Sowerby, 1838	0	0	0	0	1
<i>Chilina major</i> Sowerby, 1838	0	0	0	1	0
<i>Chilina robustior</i> Sowerby, 1838	0	0	0	1	1
<i>Chilina gibosa</i> Sowerby, 1838	0	0	0	1	0
<i>Chilina ovalis</i> Sowerby, 1838	0	0	0	0	1
<i>Chilina fasciata</i> (Gould, 1847)	0	1	0	0	0
<i>Chilina obovata</i> (Gould, 1847)	0	1	0	0	0
<i>Chilina angusta</i> Philippi, 1860	0	1	0	0	0
<i>Chilina elegans</i> von Frauenfeld, 1865	0	0	0	1	0

TABLA 2 (continuación)

	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5
<i>Chilina limnaeiformis</i> Dall, 1870	0	1	0	0	0
<i>Chilina patagonica</i> Sowerby, 1874	0	0	0	0	1
<i>Chilina subcylindrica</i> Sowerby, 1874	0	0	0	1	0
<i>Chilina acuminata</i> Sowerby, 1874	0	0	0	1	0
<i>Chilina portillensis</i> Hidalgo, 1880	0	1	0	0	0
<i>Chilina amoena</i> Smith, 1881	0	0	0	0	1
<i>Chilina fusca</i> Mabilie & Rochebrune, 1883	0	0	0	0	1
<i>Chilina nervosa</i> Mabilie & Rochebrune, 1891	0	0	0	0	1
<i>Chilina fueguiensis</i> Smith, 1905	0	0	0	0	1
<i>Chilina monticola</i> Strebel, 1907	0	0	0	0	1
<i>Chilina aurantia</i> Marshall, 1924	0	0	0	0	1
<i>Chilina olivacea</i> Marshall, 1924	0	0	0	1	0
<i>Chilina bullocki</i> Marshall, 1933	0	0	1	0	0
<i>Chilina iheringi</i> Marshall, 1933	0	0	0	1	0
<i>Chilina llanquihuensis</i> Marshall, 1933	0	0	0	1	0
<i>Chilina minuta</i> Haas, 1951	0	0	1	0	0
<i>Physa chilensis</i> Claessin, 1886	0	0	1	0	0
<i>Physa nodulosa</i> Biese, 1948	0	1	0	0	0
<i>Physa porteri</i> Germain, 1913	0	1	0	0	0
<i>Physa rivales</i> Sowerby, 1874	0	0	1	0	0
<i>Lymnaea lebruni</i> Mabilie, 1883	0	0	0	0	1
<i>Biomphalaria atacamensis</i> (Biese, 1951)	0	1	0	0	0
<i>Biomphalaria chilensis</i> (Antón, 1839)	0	0	1	1	0
<i>Biomphalaria schmiererianus</i> (Biese, 1951)	0	0	1	0	0
<i>Biomphalaria montana</i> (Biese, 1951)	1	1	0	0	0
<i>Biomphalaria costata</i> (Biese, 1951)	1	0	0	0	0
<i>Biomphalaria termala</i> (Biese, 1951)	1	1	0	0	0
<i>Biomphalaria aymara</i> Valdovinos & Stuardo, 1991	1	0	0	0	0
<i>Anisancylus obliquus</i> (Broderip & Sowerby, 1832)	0	0	1	0	0
<i>Uncancylus gayanus</i> (d'Orbigny, 1837)	0	0	1	0	0
<i>Uncancylus concentricus</i> (d'Orbigny, 1835)	0	0	1	0	0
<i>Uncancylus foncki</i> (Philippi, 1866)	0	0	0	0	1
<i>Pisidium lebruni</i> Mabilie, 1884	0	0	0	0	1
<i>Pisidium observationis</i> Pilsbry, 1911	0	0	0	0	1
<i>Pisidium huillichum</i> Ituarte, 1999	0	0	0	1	0
<i>Pisidium llanquihuense</i> Ituarte, 1999	0	0	1	1	0
<i>Pisidium chilense</i> (d'Orbigny, 1846)	0	1	1	1	1
<i>Diplodon (Diplodon) chilensis</i> (Gray, 1828)	1	1	1	1	1
<i>Diplodon solidulus</i> Philippi, 1869	0	0	0	0	1

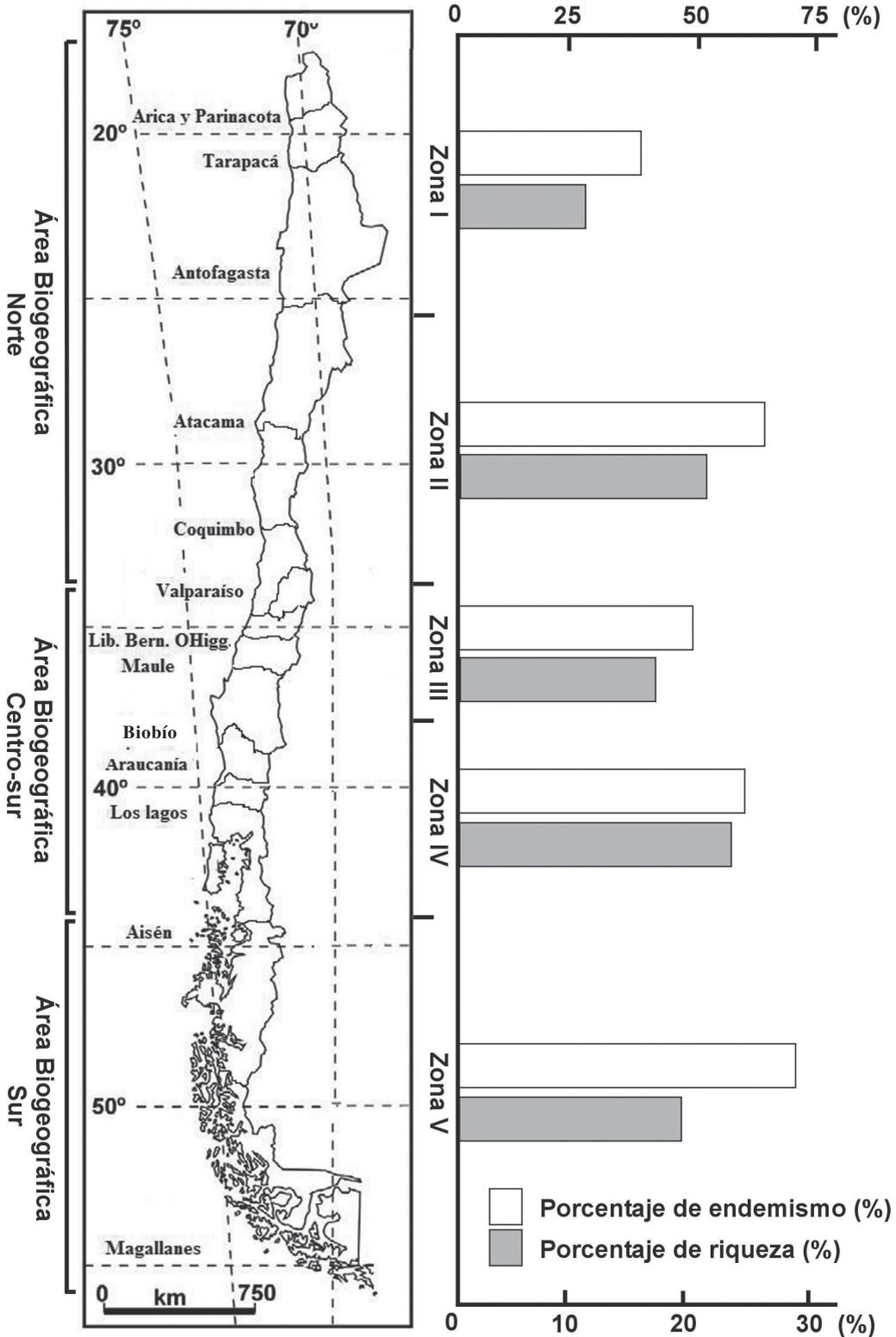


Fig. 1: Porcentaje de endemismo y riqueza por zona hidrográfica, las cuales son agrupadas en tres áreas biogeográficas.

Specific richness distribution and endemism percentages by hydrographic zone, which are grouped in three biogeographical areas.

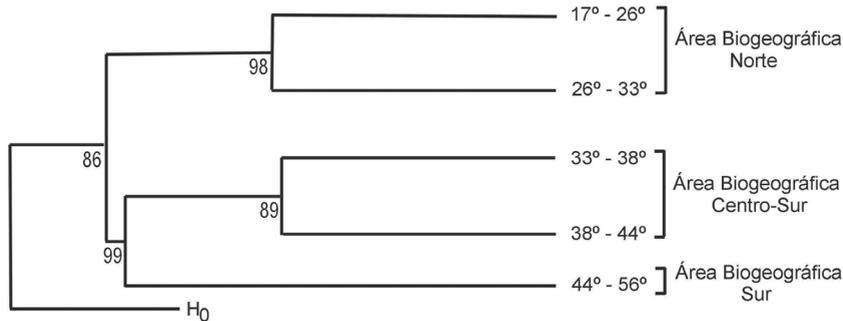


Fig. 2: Cladograma obtenido del análisis de parsimonia de endemismos de los moluscos dulceacuícolas chilenos. En los nodos se indican los valores de "bootstrap".

Cladogram obtained from the parsimony analysis of endemicity of Chilean freshwater molluscs. Bootstrap values are indicated on the nodes.

En el área Norte, situada entre los 17° y 33° S, los valores de riqueza alcanzan el 36 %. No obstante, encontramos en ella la zona hidrográfica de menor riqueza (12.1 %), debiéndose este incremento principalmente al aporte de especies de la zona hidrográfica II. Estos resultados son coincidentes con los obtenidos en estudios sobre patrones de riqueza en plecópteros (Palma & Figueroa 2008) y macrófitos (Ramírez et al. 1986), los cuales pueden explicarse por factores propios de la hidrografía del norte de Chile bajo condiciones climáticas extremas, como el menor número de cuencas, temperaturas altas, ríos esporádicos y cuencas mayoritariamente cerradas del tipo endorreico, con elevado contenido mineralógico (Figueroa et al. 2007). Algunos autores reconocen adicionalmente la fragilidad de estos ecosistemas, caracterizados por temperaturas y aridez extremas, y la ocupación humana de más de 10,000 años (Jaksic et al. 1997). Los ecosistemas del norte son esencialmente desérticos, caracterizados por una productividad muy variable y dependiente de las precipitaciones y disponibilidad de nutrientes, principalmente nitrógeno; un alto cociente productividad/biomasa (tasa de recambio o producción relativa); un alto cociente entre biomasa sobre y debajo del suelo; una baja eficiencia de utilización de la producción de plantas por parte de los herbívoros; la biomasa de plantas es removida principalmente por erosión (Noy-Meir 1973, 1985).

El área con mayor riqueza de especies (45 %) se encontró a los 33°-44° S. Dentro de

ella, el aporte en riqueza proviene fundamentalmente de la zona hidrográfica IV, con un 25.2 %. Esta zona se caracteriza por ser del tipo exorreica, fundamentalmente con un clima templado y lluvioso, por lo que es posible encontrar una gran abundancia y variedad de sistemas límnicos (Ramírez & San Martín 2006).

El área Centro-Sur incluye la zona de transición climática (36°-38° S), lo que no necesariamente se correlaciona con un elevado grado de endemismo. Esta zona de transición entre los climas mediterráneo y templado (Di Castri & Hajek 1976), localizada en la región del Biobío, se caracteriza por una gran diversidad de ecosistemas (Morla & Pineda 1985), por lo que es posible encontrar una elevada riqueza de especies (Teneb et al. 2004; Cavieres et al. 2005). Se ha descrito un "hotspot" de biodiversidad de invertebrados dulceacuícolas, situado entre las regiones VII (35° S) y XI (43° S), el cual fue utilizado en conjunto con los sistemas hidrográficos por Pérez-Losada et al. (2002) en el estudio de patrones de riqueza y determinación de índices de diversidad genética y filogenética. Estos autores sugirieron que la región hidrográfica compuesta por los ríos Tuapel, Imperial y Toltén es prioritaria para la conservación de aeglidos, concordando con nuestra área de mayor riqueza.

Respecto al grado de endemismo por zona hidrográfica, el mayor porcentaje incluyó a las regiones de Magallanes y Aisén con un 75 %. Sin embargo, esta región es una de las unidades biogeográficas con menor riqueza (20 %), la cual incluye solo a la zona

hidrográfica V. Esta zona se caracteriza por un predominio de las precipitaciones anuales, alimentando ríos caudalosos de fuerte pendiente y aguas oxigenadas. De acuerdo con Vera (2007), los valores de riqueza faunística en Ephemeroptera fueron igualmente bajos en Magallanes. Las diferencias entre las provincias bióticas de la Patagonia y el Bosque Magallánico serían consecuencia de factores orográficos y climáticos (Morrone 2006). Hidrográficamente, y según la intensidad y carácter de la glaciación en la Patagonia chilena, podemos distinguir dos subáreas: Patagonia Septentrional, con ríos caudalosos trasandinos; y Patagonia Meridional, caracterizada por campos de hielo, canales y fiordos. Estas hoyas de gran tamaño, originadas en la faja subandina oriental de la Patagonia, incorporan grandes lagos de origen glacial, los cuales se vacían posteriormente en el Pacífico (Niemeyer & Cereceda 1984). Esta subárea, incluida en el área Sur, se caracteriza por condiciones topográficas y climáticas complejas, razón por la cual ha sido poco explorada (Scrub et al. 1998). El conocimiento de la biodiversidad y endemismo de esta área, en relación con las otras aún es precario y considerado preliminar. De acuerdo con los antecedentes glaciológicos del último ciclo (Hollin & Schilling 1981, Denton et al. 1999), las regiones Aisén y Magallanes, incluyendo Chiloé continental, fueron drásticamente afectadas por el último máximo glacial, modificando ecosistemas y el rango distribucional de las especies. Los efectos de la glaciación en América del Sur fueron diversos en los ecosistemas dulceacuícolas: obstrucción en los sistemas de drenajes, cambios en sus parámetros fisicoquímicos y fragmentación continental (Clapperton 1993, Turner et al. 1996). Procesos de interacción entre extinción local y recolonización habrían incluso modificado la estructuración poblacional de las especies en zonas antiguamente cubiertas por hielo (Schneider et al. 1998). Algunos ecosistemas habrían actuado como refugios glaciales (Veblen et al. 1996, Villagrán et al. 1996), lo cual sin duda fue un factor determinante del grado de endemismo de las especies patagónicas. Sin embargo, se desconocen sus efectos en la

demografía, hasta que punto lograron sobrevivir efectivamente tales especies en estos drenajes y sus posibles rutas de recolonización (Ruzzante et al. 2008).

Respecto a las especies de Hyriidae, las revisiones actuales han permitido validar a *Diplodon chilensis* Letelier (2006) en casi todo el territorio nacional, no encontrándose a la fecha ningún ejemplar de la subespecie *D. chilensis patagonicus*, la cual estaría presente solo en la Argentina. No obstante, *D. solidulus* se encuentra solo presente en Puerto Montt, lo que permite considerarla endémica del país (Parado & Peredo 2002). En el centro-sur de Chile, en relación con las Sphaeridae, se ha registrado un rango distribucional restringido para las especies *P. llanquihuense* y *P. huillichum*, a diferencia de *P. chilense*, de amplia distribución en Chile. Respecto a *P. observationis* y *P. lebruni*, son especies propias de regiones patagónicas (Ituarte 1996). Sin embargo, *P. observationis* probablemente se halla en áreas geográficas del territorio trasandino, por lo cual debería realizarse una revisión más detallada (Parada & Peredo 2006). En relación con los gasterópodos, en los trabajos de Valdovinos (2006) se describe un 91.7 % de endemismo del total de especies descritas, donde todas las especies de Hydrobiidae, Chiliniidae, Physidae y Planorbidae son endémicas; las Lymnaeidae tienen como único representante endémico a *Lymnaea lebruni*, descrita para Punta Arenas; para Ancyliidae solo *Uncancylus foncki* es endémica, conociéndose del río Maullín y el lago Llanquihue; y respecto a *Anisancylus* la información es limitada. Se requiere una revisión detallada y actualizada a nivel de familia, ya que es un grupo muy restringido y desconocido (Valdovinos 1998).

En Chile, la declinación de las poblaciones de moluscos no es muy diferente a la de otras latitudes, siendo sus causas principales el manejo de los cuerpos de agua dulce, la pérdida y/o fragmentación de los hábitats, la alteración por procesos de urbanización y el uso de tecnologías convencionales en la agricultura (Valdovinos et al. 2004, Parada & Peredo 2006). En la actualidad no se han desarrollado criterios y parámetros específicos para la clasificación de los moluscos continentales chilenos en las diferentes categorías de conservación propuestas (IUCN, 1994), y establecidas en el Artículo 37 de la Ley 19,300 sobre Bases Generales del Medio Ambiente (Chile). Existe una propuesta preliminar

de clasificación tentativa de las familias que incluyen especies nativas para la Cordillera de la Costa entre 39° y 42° S, las cuales deberían ser consideradas con precaución sobre la base de información fragmentaria y observaciones generales que aún no han sido reevaluadas (Valdovinos et al. 2004). Por otro lado, la agrupación de las especies en cuencas geográficas permite establecer una base para estudios de conservación (Velo 2006).

Como consideración final, a pesar de la falta de información en algunas estaciones de muestreo en la Patagonia chilena, se proponen tres áreas de endemismo. Sobre estas deberían orientarse proyectos destinados a la conservación y manejo integrado de las principales cuencas hidrográficas, además de profundizarse los estudios taxonómicos que permitan definir el rango distribucional de las especies a lo largo del territorio nacional.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile de la Universidad de Concepción por su apoyo. A Viviane Jerez, del Departamento de Zoología de la Universidad de Concepción, por la revisión y sugerencias. A Sergio Letelier del Museo Historia Natural de Santiago por el acceso a las colecciones.

LITERATURA CITADA

- BONETTO A, MP TASSARA & A RUMMI (1986) *Australis* n. subgen. of *Diplodon* Spix (Bivalvia, Unionacea) and its possible relationships with Australian Hyriidae. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 57: 55-61.
- CAVIERES LA, M MIHOC, A MARTICORENA, C MARTICORENA, M BAEZA, O MATTHEI & MTK ARROYO (2005) La flora de la Cordillera de la Costa en la Región del Biobío: Riqueza de especies, géneros familias y endemismos. En: Smith-Ramírez C, JJ Armesto & C Valdovinos (eds) Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile: 245-552. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- CLAPPERTON CM (1993) Quaternary geology and geomorphology of South America. Elsevier, Amsterdam.
- DENTON GH, CJ HEUSSER, TV LOWELL, PI MORENO, BG ANDERSEN, LE HEUSSER, C SCHLÜCHTER & DR MARCHANT (1999) Interhemispheric linkage of paleoclimate during the last glaciation. Geografiska Annaler 2: 107-153.
- DI CASTRI F & E HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. Ediciones de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago.
- FELSENSTEIN J (1985) Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. Evolution 39: 783-791.
- FIGUEROA R, A PALMA, V RUIZ & X NIELL (2007) Análisis comparativo de índices bióticos utilizados en la evaluación de la calidad de las aguas en un río mediterráneo de Chile: Río Chillán, VIII Región. Revista Chilena de Historia Natural 80: 225-242.
- GOLOBOFF P (1998) NONA ver. 2.0. Disponible en http://www.cladistics.com/about_nona.htm.
- HOLLIN JT & DH SCHILLING (1981) Late Wisconsin-Wichselian mountain glaciers and small ice caps. In: Denton JH & TJ Hughes (eds) The last great ice sheets: 179-206. Wiley, New York.
- ITUARTE CF (1996) Argentine species of *Pisidium* Pfeiffer, 1821, and *Musculium* Link, 1807 (Bivalvia: Sphaeriidae). The Veliger 39: 189-203.
- JAKSIC F, PA MARQUET & H GONZÁLEZ (1997) Una perspectiva ecológica sobre el uso del agua en el Norte Grande: La Región de Tarapacá como caso de estudio. Estudios Públicos 68: 171-192.
- LETELIER S (2006) Distribución geográfica de *Diplodon (Diplodon) chilensis* (Gray 1828) basado en la colección del Museo de Historia Natural (MNHCL), Santiago de Chile. Amici Molluscarum (Chile): 13-15.
- MORLA C & F PINEDA (1985) The woody vegetation in the mediterranean-atlantic boundary in the north-west of the Iberian Peninsula. Candollea 40: 435-446.
- MORRONE JJ (1994) On the identification of areas of endemism. Systematic Biology 43: 438-441.
- MORRONE JJ (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. Annual Review of Entomology 51: 467-494.
- MORRONE JJ (2009) Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies. Columbia University Press, Nueva York.
- NIEMEYER H & P CERECEDA (1984) Hidrografía. Ediciones Geografía de Chile. Instituto Geográfico Militar, Santiago.
- NIXON KC (2002) WinClada ver. 1.0000. Disponible en http://www.cladistics.com/about_winc.htm.
- NOY-MEIR I (1973) Desert ecosystems: Environment and producers. Annual Review of Ecology and Systematics 4: 25-51.
- NOY-MEIR I (1985) Desert ecosystems: Structure and function. En: Evenari M, I Noy-Meir & DW Goodall (eds) Hot deserts and arid shrublands: 93-103. Elsevier, Amsterdam.
- PALMA A & R FIGUEROA (2008) Latitudinal diversity of Plecoptera (Insecta) on local and global scales. Illiesia 4: 81-90.
- PARADA E, S PEREDO & C GALLARDO (1987) Reproductive effort in *Diplodon chilensis chilensis* (Gray, 1828) (Bivalvia, Hyriidae) a proposition for its determination. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 58: 121-126.
- PARADA E & S PEREDO (2002) Estado actual de la taxonomía de bivalvos dulceacuícolas chilenos: Progresos y conflictos. Revista Chilena de Historia Natural 75: 691-701.
- PARADA E & S PEREDO (2005) La relocalización como una herramienta de conservación y manejo de la biodiversidad: Lecciones aprendidas con *Diplodon chilensis* (Gray 1828) (Bivalvia, Hyriidae). Gayana 69: 41-47.

- PARADA E & S PEREDO (2006) Estado de conocimiento de los bivalvos dulceacuicolas de Chile. *Gayana* 70: 82-87.
- PARRA O, C VALDOVINOS, R URRUTIA, M CISTERNAS, E HABIT & M MARDONES (2002) Caracterización y tendencias tróficas de cinco lagos costeros de Chile central. *Limnetica* 22: 51-83.
- PEREDO S & E PARADA (1986) Reproductive cycle in the freshwaters mussel *Diplodon chilensis chilensis* (Mollusca: Bivalvia). *Veliger* 28: 418-425.
- PÉREZ-LOSADA M, CG JARA, G BOND-BUCKUP & KA CRANDALL (2002) Conservation phylogenetics of Chilean freshwater crabs *Aegla* (Anomura, Aeglidae): Assigning priorities for aquatic habitat protection. *Biological Conservation* 105: 345-353.
- PUGH PJA & B SCOUT (2002) Biodiversity and biogeography of non-marine Mollusca on the islands of the Southern Ocean. *Journal of Natural History* 36: 927-952.
- RAMÍREZ CD, D CONTRERAS & J SAN MARTIN (1986) Distribución geográfica y formas de vida en hidrófitos chilenos. *Actas VIII Congreso Nacional de Geografía, Publicación Especial del Instituto Geográfico Militar* 1: 103-110.
- RAMÍREZ CD & C SAN MARTÍN (2006) Diversidad de macrófitos chilenos. En: Vila I, A Veloso, R Schlatter & C Ramírez (eds) *Macrófitos y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile*: 21-70. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- ROSEN BR & AB SMITH (1988) Tectonics from fossils? Analysis of reef- coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. En: Audley-Charles MG & A Hallam (eds) *Gondwana and Thethys*: 275-301. Oxford University Press, Oxford.
- RUZZANTE DE, SJ WALDE, JC GOSSE, VE CUSSAC, SS ZEMLAK, & ED ADAMS (2008) Climate control on ancestral population dynamics: Insight from Patagonian fish phylogeography. *Molecular Ecology* 17: 2234-2244.
- SANTIS H (1975) Mapa de regiones hídricas. Editora Nacional Gabriela Mistral, Chile.
- SCHNEIDER C, M CUNNINGHAM & C MORITZ (1998) Comparative phylogeography and the history of endemic vertebrates in the wet tropics rainforest of Australia. *Molecular Ecology* 7: 487-498.
- SCRUB PT, J MESIAS, V MONTECINOS, J RUTLAND & S SALINAS (1998) Coastal ocean circulation of western South America coastal segment. En: Robinson AR & K Brink (eds) *The sea*: 273-313. Wiley & Sons, Inc, New York.
- SILVA J, C FUENTEALBA, E BAY-SCHMITH & A LARRAÍN (2007) Estandarización del bioensayo de toxicidad aguda con *Diplodon chilensis* usando un tóxico de referencia. *Gayana* 71: 135-141.
- STUARDO J (1961) Contribución a un catálogo de los moluscos chilenos de agua dulce. *Gayana Zoología* 1: 7-32.
- TENEB EA, L CAVIERES, M PARRA & A MARTICORENA (2004) Patrones geográficos de distribución de árboles y arbustos en la zona de transición climática mediterráneo-templada de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 51-71.
- TURNER TF, JC TREXLER, DN KUHN & HW ROBINSON (1996) Life history variation and comparative phylogeography of darters (Pisces: Percidae) from the North American Central Highlands. *Evolution* 50: 2023-2036.
- VALDOVINOS C (1989) Catálogo de los moluscos terrestres y dulceacuicolas de la Cordillera de Nahuelbuta y áreas adyacentes. Comunicaciones del Museo Regional de Concepción (Chile) 3: 7-14.
- VALDOVINOS C (1998) Zoobentos. En: Parra O & E Habit (eds) Documento de síntesis estudio de línea base para la evaluación de impacto ambiental del complejo forestal industrial Itata: 67-78. Ediciones Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- VALDOVINOS C (1999) Catálogo de moluscos chilenos: Base de datos taxonómica y distribucional. *Gayana* 63: 111-164.
- VALDOVINOS C (2006) Estado de conocimiento de los gasterópodos dulceacuicolas de Chile. *Gayana* 70: 88-95.
- VALDOVINOS C (2008) Invertebrados dulceacuicolas En: Rovira J, J Ugalde & M Stutzin (eds) *Biodiversidad de Chile. Patrimonios y desafíos*: 202-223. Conama, Chile.
- VALDOVINOS C, C MOYA & V OLMOS (2004) Biodiversidad de moluscos terrestres en la Ecorregión Valdiviana (Chile) En: Smith C, J Armesto & C Valdovinos (eds) *Biodiversidad y ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa*: 292-306. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- VALDOVINOS C & R CUEVAS (1996) Tasas de aclarancia de *Diplodon chilensis* (Bivalvia: Hyriidae): Un suspensívoro bentónico dulceacuicola de Chile Central. *Medio Ambiente* 13: 114-118.
- VAN BRUGGEN AC (1980) Gondwanaland connections in the terrestrial mollusks of Africa and Australia. *Journal of the Malacological Society of Australia* 4: 215-222.
- VEBLEN T, T KITSBERGER, B BURNSY, & AJ REBERTUS (1996) Perturbaciones y dinámica y regeneración de bosques andinos del sur de Chile y Argentina. En: Armesto J, C Villagrán & MK Arroyo (eds) *Ecología de los bosques andinos de Chile*: 169-198. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- VELOSO A (2006) Batracios de las cuencas hidrográficas de Chile: Origen, diversidad y estado de conservación. En: Vila I, A Veloso, R Schlatter & C Ramírez (eds) *Macrófitos y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile*: 103-139. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- VERA-PALACIOS M (2007) Ephemeroptera (Insecta) en la región de Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia (Chile)* 35: 35-43.
- VILA I, A VELOSO, R SCHLATTER & C RAMÍREZ (2006) Macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- VILLAGRÁN C & L HINOJOSA (1997) Historia de los bosques templados del sur de Sudamérica II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241-267.
- VILLAGRÁN C, P MORENO & R VILLA (1996) Antecedentes palinológicos acerca de la historia cuaternaria de los bosques chilenos. En: Armesto J, C Villagrán & MK Arroyo (eds) *Ecología de los bosques andinos de Chile*: 51-69. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.