
De: Gabriel Lobos < >
Enviado el: miércoles, 8 de mayo de 2024 18:00
Para: DS Lista Sitios; Nicolas Rebolledo; Marco Antonio Mendez; Paola Sáez
Asunto: información sitio SP2-025 Salar de Ascotán
Datos adjuntos: Antecedentes Ascotan sitio prioritario.rar

Estimados

Por la presente enviamos antecedentes del sitio:

SP2-025 Salar de Ascotán

Los antecedentes que aportamos, son parte de una larga data de estudios que hemos desarrollado en este importante sitio. Quedamos atentos a aportar en lo que estimen necesario.

Saludos cordiales

Gabriel A. Lobos V.

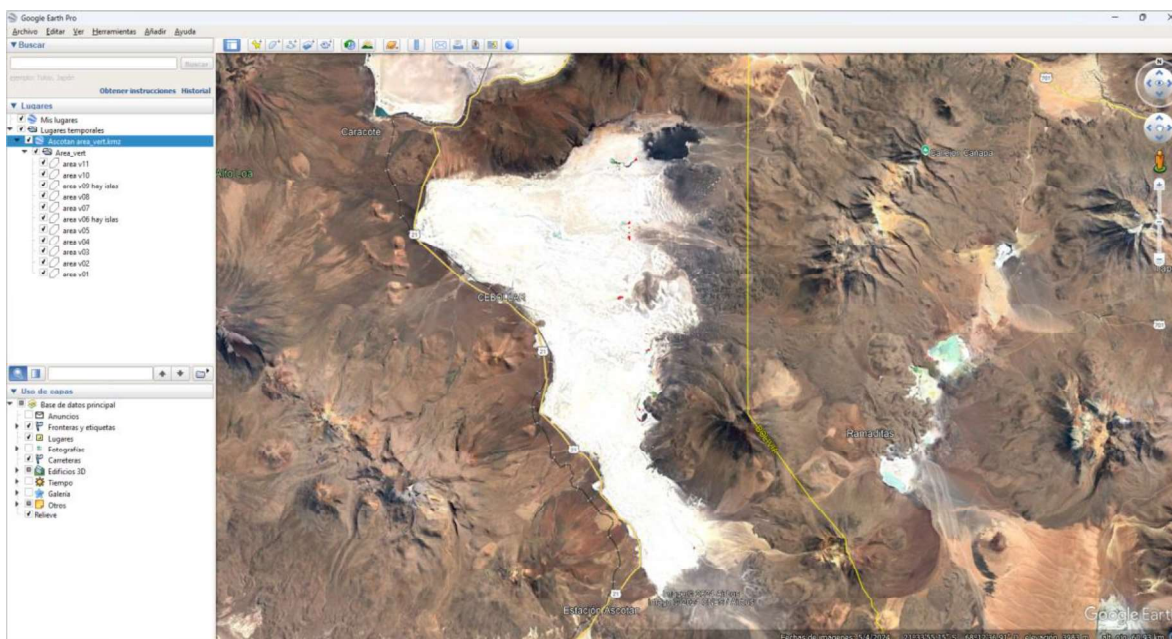
*Medico Veterinario
Doctor en Ciencias Silvoagropecuarias y Veterinarias
Universidad de Chile*



CONSTANCIA DE PIEZA EXCEPTUADA

Se deja constancia del ingreso, en calidad de pieza exceptuada del Expediente de la Macrozona Norte en el marco del artículo 8vo transitorio de la Ley 21.600 que mandata el proceso para el establecimiento de Sitios Prioritarios de la Estrategia Nacional y las Estrategias Regionales de Biodiversidad, a los siguientes archivos digitales recibidos a través de correo electrónico el 08 de mayo 2024, cuyo nombre de archivo es el siguiente:

“Ascotan Vegas.kmz”





**Estudios
Atacameños**
ARQUEOLOGÍA
Y ANTROPOLOGÍA
SURANDINAS

ISSN 0718-1043 (en línea)

vol. **69** 2023R <https://ror.org/02akpm128>

El Camino del Inca en el salar de Ascotán

The Inca Trail in the Salar de Ascotán

Rubén Stehberg¹ <https://orcid.org/0000-0003-2276-846X>

Ulises Cárdenas² <https://orcid.org/0000-0003-0934-5016>

Juan Carlos Cerda³ <https://orcid.org/0000-0002-7858-1680>

¹ Sociedad Chilena de Arqueología, Santiago, CHILE. stehberg.ruben@gmail.com

² ICOMOS-CHILE, CHILE. ulises.cardenas@gmail.com

³ ONG CIEM Aconcagua, San Felipe, CHILE. cerda.juan@gmail.com

Resumen

Se da a conocer un subtramo del Camino del Inca de 24km de extensión en el sector oriental del salar de Ascotán, en la cordillera limítrofe entre Chile y Bolivia. El trazado es bastante recto, sin mayores obstáculos, por lo cual una caravana de llamas pudo recorrerla en una jornada. Se lo ha subdividido en tres segmentos de 578m, 4.847m y 18.613m respectivamente, con asociación directa a las instalaciones arquitectónicas de Chac-Inga (UTM 589790N-7590546E; 4260msnm) y Tres Ojos de Agua de Ascotán (UTM578508N - 7611392; 4242msnm). Se postula que ambas instalaciones fueron tambos o posadas camineras del período Tawantinsuyu. Los estudios llevados a cabo permitieron registrar los componentes arquitectónicos del camino, identificando su eje, su calzada, la arquitectura del borde y los sitios y elementos asociados. Se efectuó un análisis geográfico-paisajístico centrado en la visibilidad del camino y la interacción con la población local y regional. Asimismo, se indagó en los procesos de continuidad y cambio que experimentó la vía a través del tiempo. Finalmente, se da a conocer el sitio “Ruinas de una antigua posada”, posiblemente de origen incaico y la estructura ceremonial inca de cerro El Jardín o Ascotán, a 5200m de altitud.

Palabras clave: Camino del Inca, Qhapaq Ñan, Ascotán, cerro El Jardín, Tres Ojos de Agua, Chac-Inga.

Abstract

This paper describes a 24 km subsection of the Inca Trail. Located in the eastern part of the Salar de Ascotán (salt flat) in the mountains along the Chile-Bolivia border, the route is quite straight and free of major obstacles, making it possible for a llama caravan to travel in a single day. This subsection has been subdivided into three segments of 578 m, 4,847 m and 18,613 m, according to their placement relative to the architectural facilities at Chac-Inga (UTM 589790N7590546E; 3731 m) and Tres Ojos de Agua de Ascotán (UTM578508N -7611392E; 4242 m), both of which appear to have been roadside tambos (inns) from the Tawantinsuyu period. Studies recorded the architectural features of the route, identifying its axis, the roadway, roadside architecture and the associated sites and elements. Landscape-geographic analysis focused on the visibility of the road and its interaction with the local and regional population. Researchers also examined the processes of continuity and change experienced by the road over time. Finally, this paper describes the Ruinas de una antigua posada (Ruins of an old roadside inn) site, possibly of Inca origin, and the Incan ceremonial structure at 5,200 m altitude on Cerro El Jardín or Ascotán.

Keywords: Inca trail, Qhapaq Ñan, Ascotán, Cerro El Jardín, Tres Ojos de Agua, Chac-Inga

Recibido: 08 diciembre 2021 | Aceptado: 17 septiembre 2022



Introducción

Este artículo da a conocer los resultados de exploraciones realizadas en la parte oriental del Salar de Ascotán, específicamente entre el tambo de Chac-Inga y la instalación arquitectónica de Tres Ojos de Agua, que permitió documentar la prolongación del Camino del Inca en un subtramo de 24km, un área que carecía de datos sobre esta materia.

Siendo el paisaje un espacio socialmente construido, donde los caminos poseen poderosas funciones culturales, sociales, simbólicas y cosmológicas, que posibilitan la conexión e integración cultural de diversos espacios-paisajes (Sofaer et al., 1989, citado en Moralejo, 2018; González, 2017), se efectuará un análisis de visibilidad para intentar comprender la espacialidad del camino y cómo fue la interacción del Tawantinsuyu con las comunidades locales y vecinas. Para ello se seguirá la metodología propuesta por Moralejo (2018).

Asimismo, se examinarán los cambios y continuidades que ha experimentado esta vía, en el entendido que sirvieron de enlace entre lo regional y local, entre la práctica diaria y la economía política estatal, pero también como enlace temporal entre sociedades que, diacrónicamente, compartieron el mismo territorio (Marcone, 2020).

La investigación surgió a partir de una invitación que nos cursó Alexis Quispe, presidente de la Comunidad Indígena Quechua Cebollar-Ascotán, para que evaluáramos el valor arqueológico del Camino del Inca en el salar de Ascotán y estimáramos los daños que dos importantes compañías mineras de la región habían causado en algunas instalaciones prehispánicas de la zona. Quispe quiso tener una segunda opinión luego que un arqueólogo enviado por la compañía minera para constatar los perjuicios causados por las obras de extracción de agua y apertura de nuevos caminos, manifestara que los restos arqueológicos alterados tenían poca importancia.

Antecedentes

La cuenca hidrográfica del salar de Ascotán tiene una superficie de 1.544km², en tanto que el salar mismo ocupa 265km². Viven muy pocas personas; tres familias y algunos adultos en la aldea de Ascotán (Irene Muraña, Toribio Muraña, Iginio Muraña y Luis Urrelo Aymani). Son visitados periódicamente por sus hijos y nietos, los cuales conforman la Comunidad Indígena Quechua Cebollar-Ascotán, de 32 miembros. Las compañías mineras que extraen bórax y agua del salar mantienen algunos empleados en la zona (Estación Cebollar). Del salar una empresa minera extrae 600 lt/seg entre 40 y 60 m de profundidad, a partir de siete pozos profundos. Producto de esta actividad extractiva, la

mayoría de los bofedales (vegas) se han secado y los asentamientos indígenas han sido abandonados.

La primera mención que se dispone del Camino del Inca en la cuenca de Ascotán proviene de una cita de Alejandro Bertrand quién avistó este lugar desde un abra cordillerana limítrofe entre Chile y Bolivia, el 8 abril 1884, señalando que su “descenso conduce a una rinconada denominada Chac-Inga, posta que fue en el Camino del Inca, cuyas ruinas están en pie; en esa rinconada se reúnen muchas quebradas secas que se estrechan para formar una sola que va a desembocar al salar de Ascotán” (Bertrand, 1885, capítulo 65). Esta información la obtuvo de su guía, un pastor tarapaqueño, confirmando que los lugareños estaban en pleno conocimiento de la existencia de la vialidad incaica del área y del correspondiente tambo. Aparentemente este connotado ingeniero, cartógrafo y geógrafo no visitó el lugar. Su descripción indica que esta zona constituye una cuenca independiente.

Posteriormente, en diciembre de 1903, el ingeniero geógrafo Luis Risopatrón recorrió a caballo extensamente la zona del salar de Ascotán y sectores aledaños bolivianos. Sobre las casas de Incaguasi o Chac Inca señala que es “un conjunto de pircas o paredes de piedra en seco, de dos metros más o menos de altura...” Risopatrón (1918, pp. 160). El Padre Gustavo Le Paige recorrió intensamente el desierto de Atacama logrando reconstruir gran parte de la red de caminos incaicos, sentando, sin duda, las bases de los posteriores trabajos arqueológicos en la zona. Para el área que nos ocupa señaló que el verdadero Camino del Inca parece haber estado “saliendo al Sur-Este del Salar de San Martín, pasa por Cebollar, sigue la orilla occidental del Salar de Ascotán para llegar al Sur del mismo Salar; pasa después al E del Cerro del Azufre, al Norte del Cerro Chac-Inga donde se junta con otro camino, atravesando la frontera actual con Bolivia al Portezuelo del Inca al Sur de los cerros de Coñapa (Bolivia). Contorneando el Cerro Chac-Inga, al Este, pasa al pie del Lay-Lay, donde se bifurca nuevamente” (Le Paige, 1958, p. 79).

Le Paige llegó a trabajar en San Pedro de Atacama en 1954. Llama la atención que en apenas tres años haya logrado conocer tan profundamente este territorio consiguiendo, además, escribir y publicar el libro recién mencionado en tan corto plazo. Cabe mencionar que el subtramo de Camino del Inca que se describe en este artículo no fue mencionado por este autor. Por otra parte, la ruta que describió por la orilla occidental de este salar no fue identificada en nuestro estudio.

Varela (1999) realizó prospecciones arqueológicas del Camino del Inca en el curso superior del río Loa, en 1997 y 1998, sin llegar al área de Chac-Inga y al salar de Ascotán. Sin embargo, a partir de una completa revisión bibliográfica –la cual hemos utilizado como guía en nuestro artículo– rehízo la red vial que llega a Chac-Inga, bifurcándose en un ramal que se dirigió a Bolivia y en su continuación al norte rumbo a Cebollar y Ujina. Citó a

González (1980) quien mencionó el camino trasandino de Portezuelo del Inca al pie norte de Cerro del Inca, en la cordillera limítrofe, y a Mostny (1949), quien recogió información oral en el sector de Turi respecto a una hipotética continuación del Camino del Inca desde Chac-Inga en dirección a la estación Cebollar, en el borde occidental del salar de Ascotán, continuando a Ujina, Coposa y Collacagua (Pica). Es probable que Le Paige se haya basado en esta información cuando describió la ruta por el salar de Ascotán.

Pocos años después, el equipo de arqueólogos liderados por Victoria Castro realizó estudios sistemáticos del Camino del Inca -en la cuenca superior del río Loa-, llegando hasta el sector de Chac-Inga y Portezuelo del Inca, donde describieron la existencia de dos tambos incaicos y la presencia del camino que unió ambas instalaciones. En Portezuelo del Inca, localizado en el Hito Fronterizo LXXI, registraron el Tambo Hito (UTM 7597867N - 593287E, a 4.658 msnm), con un recinto rectangular, excelentes jambas, doble muro de piedras sin relleno, con frente de 9 m que mira al cerro Jardín o Ascotán. Por su delantera pasaba el Camino del Inca entre 2,30 y 3 m de ancho, en dirección E-W, con obras de envergadura. El camino descendió en dirección SE, serpenteando el faldeo norte del cerro del Inca (Barrancone) en dirección a Chac-Inga, distante 8 km aproximadamente. Constataron dos variantes de senderos incaicos subiendo hacia la cumbre del cerro del Inca (Castro et al., 2004).

De acuerdo con los mismos autores, la estación de Chac-Inga (UTM 7590588N-589853E, 4260 msnm) se localizó en un pie de monte, al costado de quebrada del Inca. Constó de cuatro conjuntos separados, vanos trapezoidales, simetría ortogonal, con destrucción del muro perimetral y se asoció directamente al camino trasandino ya mencionado y a otros dos caminos incaicos que descendieron por quebrada del Inca, en dirección norte, entre 4.290 y 4.162 m. Mencionan que esta estación fue denominada Tambo Apacheta 3 por el arqueólogo Lautaro Núñez.

Finalmente, Ibacache et al., (2016) proporcionan una síntesis de los antecedentes publicados acerca del Camino del Inca en el río Loa superior. La calzada aparece bien representada hasta Chac-Inga y Portezuelo del Inca, precisando que por este último punto penetraba el Camino del Inca a territorio chileno.

De acuerdo con los antecedentes recién expuestos es posible plantear lo siguiente. Al norte del tambo Chac-Inga (también mencionado como Chak-Inga) no existen estudios arqueológicos relacionados con la red vial incaica, lo que deja la sensación de que la presencia del Tawantinsuyu en el salar de Ascotán fue débil o inexistente. Contribuye a esta idea el que los estudios del Qhapaq Ñan señalan que a partir del tambo Chac-Inga, el camino continuó hacia el NE en dirección a Portezuelo del Inca, para continuar por la vertiente oriental boliviana. Según el mapa de Fernando Maldonado, este camino proseguía

al sector de Colcha K, al sur del salar de Uyuni, en la provincia de LÍpez, Bolivia (Berenguer y Salazar, 2017).

Este artículo aborda la continuación del Camino del Inca al NW de Chac-Inga por quebrada del Inca, en dirección al salar de Ascotán y su eventual continuación a Ollagüe.

Material y método

Los reconocimientos en terreno se realizaron entre el 27 de noviembre y 01 de diciembre 2020, ambas fechas inclusive. Tuvieron como participantes a los autores de este artículo y como guía principal a Alexis Quispe, secundado por Héctor Merubia, monitor ambiental y miembro de la comunidad quechua ya mencionada. Su presidente financió nuestra visita y proporcionó pasajes aéreos, transporte, alojamiento, comida y dos camionetas doble tracción para los trabajos de campo. Nos hospedamos en la casa de Irene Muraña, en la aldea de Ascotán.

Se realizaron visitas a Tres Ojos de Agua de Ascotán, estación del ferrocarril Cebollar, Cebollar Viejo, Quebrada Cebollar, mina Colorada, cerro El Volcán de Ascotán, Tambo Hito, Quebrada del Inga y Chac-Inga y se recorrió a pie el Camino del Inca del salar de Ascotán. En todos los puntos importantes se registraron las coordenadas en proyección UTM en el datum WGS 84 Huso 19S y la altura sobre el nivel del mar (msnm) mediante uso de GPS, y se tomaron notas en el cuaderno de campo. Adicionalmente, y mediante la utilización de un dron, se efectuó un levantamiento de cada uno de los sitios visitados, obteniendo ortofotos de muy buena resolución de trabajo, modelos digitales de elevación y topografías de cada sitio.

El levantamiento aerofotogramétrico permitió obtener medidas exactas de posicionamiento, superficies y distanciamientos, logrando identificar objetos de interés (infraestructuras, caminos, hitos).

Las ortofotos han sido georeferenciadas en proyección UTM y datum ya expuesto, las cuales finalmente se trabajaron en un sistema de información geográfica (SIG), construyendo cartografías a escala. Para el desarrollo de las cartografías, nos apoyamos con imágenes satelitales de uso gratuito (WorldImagery y Google Map), todas del año 2020, con la cual construimos una imagen actual del territorio.

En la identificación y registro del camino se siguió la guía propuesta por Casaverde Ríos (2016). No se designará el subtramo Ascotán como Qhapaq Ñan ya que la guía reserva este nombre para el “Gran Camino Longitudinal de la Sierra [...] el Camino Real Inca...”, distinguiéndolo del resto de la gran red vial incaica.

Resultados

Se proporcionan los resultados de los reconocimientos de terreno con la identificación y registro del Camino del Inca y de los sitios asociados (Figura 1). Se prosigue con un análisis geográfico-paisajístico del camino identificado, profundizando en aspectos de visibilidad con los cerros circundantes, su relación con la población local y regional y los cambios y continuidades a través del tiempo.

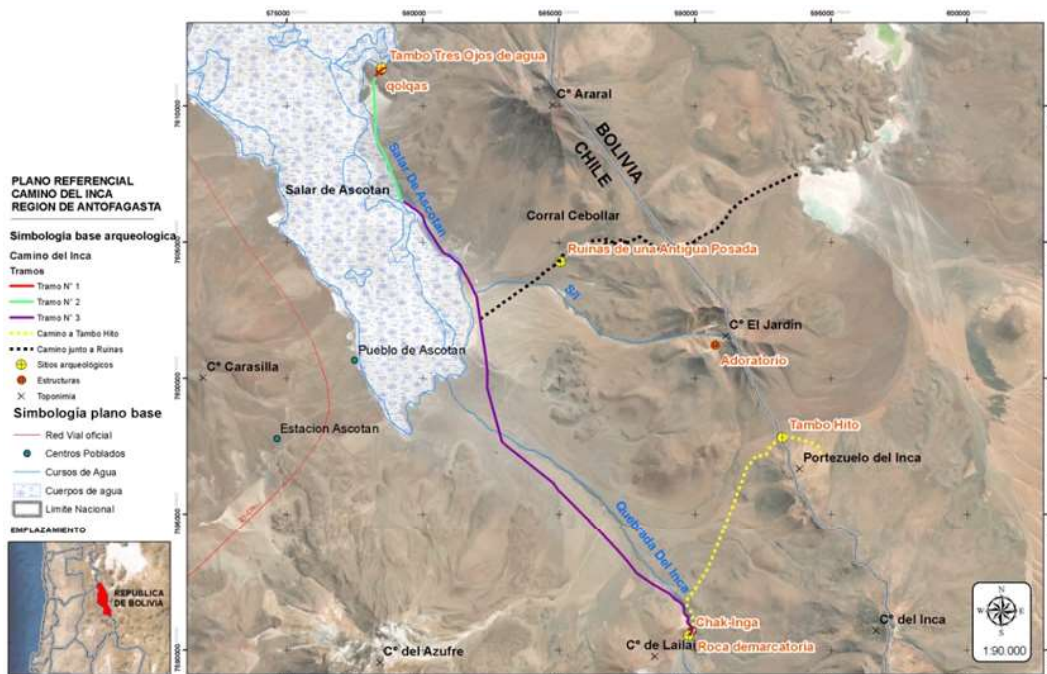


Figura 1. Plano referencial de los Caminos del Inca en el salar de Ascotán y de los sitios arqueológicos mencionados en el artículo

Camino del Inca de Ascotán

La identificación y registro se proporciona de norte a sur, siguiendo la trayectoria de los reconocimientos en terreno (Figura 1).

Segmento 1: Tres Ojos de Agua de Ascotán (578568,91N 7611425,11E; 3742msnm) hasta termino de camino en zigzag (578281,94N 7611109,17E; 3813msnm).

El Camino del Inca es visible en el sector de Tres Ojos de Agua, ingresando por el norte como camino despejado de 6,5m de ancho con alineamiento de piedras grandes en ambos bordes. Presenta como sitio asociado directo la instalación prehispánica Tres Ojos de Agua. Producto de la acción antrópica del siglo XX (apertura de camino, obras de extracción de agua para minería), el camino se ha borrado para reaparecer 250m más al sur, en la falda de una estribación inferior del cerro Araral. En este lugar existe un sitio asociado directo que hemos definido como de qolkas (depósitos). El Camino del Inca se reduce a 1,80m y luego de avanzar unos metros comienza a ascender en un amplio zigzag formado

por nueve giros y donde la calzada de tierra está contenida por muros de sostenimiento de talud, cubriendo un desnivel total de 71m. La inclinación máxima en ascenso es de 35% y la promedio es de 16,70%. La longitud del segmento es de 578m. El camino en zigzag era una de las dos soluciones incaicas para ascender pendientes entre 10 y 50° (Hyslop, 1992). Sus componentes arquitectónicos se detallan en Anexo 1.

Respecto a la continuación del Camino del Inca hacia el norte de este punto nuestro reconocimiento no arrojó resultados positivos. Una huella vehicular rectilínea hacia el NE en dirección a la mina Cerro Colorada (UTM 584361,87N 7617420E; 3993msnm), en la frontera con Bolivia, carece de componentes que la vinculen al camino incaico. Lo más sensato es postular que la ruta continuó por la parte norte del salar de Ascotán en dirección a Ollagüe. Serán necesarios futuros estudios para verificar esta posibilidad.

Segmento 2: Término de camino en zigzag (578281,94N- 7611109,17E; 3813msnm) hasta quebrada esporádica (579278,08N- 7606487,6E; 3736msnm).

Finalizado el zigzag en la cumbre de la estribación inferior del cerro Araral, el camino adquiere un ancho de 3m y continúa en dirección sur en un suave descenso por la ladera poniente del mismo cerro hasta llegar a borde del salar, cubriendo una extensión de 4847m y un desnivel total de 77m. La inclinación máxima en ascenso es de 16,7% y en descenso -23,5%, mientras que la inclinación promedio en ascenso es de 4,8% y en descenso -5,1%. Adopta distintas tipologías de acuerdo con la topografía que deba cruzar: calzada de tierra despejada con alineamiento de piedras en uno o ambos bordes, plataforma sencilla con muros laterales de piedra y presencia de rastrilladas a sus costados (huellas troperas de llamas cargadas). Es evidente que, en el planeamiento de este segmento, además de la linealidad se tuvo en consideración su lejanía al borde del salar, evitando la natural distracción de las llamas cargadas y su posible mezcla con la ganadería local, situación que también se advierte en su continuación sur. Los principales componentes arquitectónicos se proporcionan en el Anexo 2.

Segmento 3: Cruce del salar de Ascotán (UTM 579278.08N- 7606487,6E; 3736msnm) a Chac-Inga (UTM 589822,76N- 7590579,78E; 4252msnm).

El Camino del Inca penetra a pampa Perdiz en el extremo sur del salar de Ascotán, atravesando algunas cerrilladas donde es visible, para desaparecer por espacio de varios kilómetros. A partir de un cierto punto parece coincidir con una huella vehicular que lo ha alterado profundamente. La presencia de dos marcadores de camino incaico se reconoce en UTM 584027N -7596774E; 3870msnm, y más adelante, por dos piedras grandes ferruginosas en ambos bordes, traídas de lejos e instaladas en el lugar, confirma que por allí pasó el camino incaico. Al ingresar a quebrada del Inca, se transforma en una calzada elevada rellena con piedras de 2,5 m de ancho, que avanza por la ladera oriente de la quebrada hasta llegar a su inicio, cerca del tambo Chac-Inga. Presenta tres potentes muros

de contención de 20m, 12m y 2,5m de largo en distintos sectores para evitar derrumbes del cerro. Estas obras significaron un gran esfuerzo constructivo que tuvieron como principal objetivo protegerlo de las avenidas de agua y barro, que en la época de lluvias atraviesan con energía por el lugar.

El segmento cubrió una distancia de 18.613m, superando un desnivel de 516m, con una inclinación máxima en ascenso de 19,7% y en descenso de -6,9%, mientras que la inclinación promedio en ascenso fue de 3,5% y en descenso de -1,3%. Los componentes arquitectónicos se proporcionan en el Anexo 3.

Sitios asociados

Se proporciona información acerca de los sitios directa o indirectamente vinculados al Camino del Inca de Ascotán.

Tres Ojos de Agua de Ascotán

Se localiza al borde oriente del salar de Ascotán, al pie del cerro Araral, en una desembocadura de agua que desciende de este cerro. Debe su nombre a la existencia en el lugar tres vertientes u ojos de agua (Risopatrón, 1924). El lugar corresponde a la actual Vertiente 12 que capta agua para la minera El Abra. El sitio está dañado por la apertura de zanjas y caminos y construcción de pozos y una plataforma para instalación de equipo de sondeo, interviniendo una superficie de 1,037 hectáreas.

De esta instalación quedan visibles los siguientes conjuntos arquitectónicos (Figura 2):



Figura 2. Imagen dron del sitio Tres Ojos de Agua de Ascotán. (Nota. Se indican los conjuntos arquitectónicos A, B, C, D y E y el trazado del Camino del Inca por el lugar).

Conjunto A: estructura cuadrangular aislada de 2,6m x 2,6m, con pared baja de pirca seca, sin vano visible. Presenta patrón arquitectónico inca provincial, aunque no se reconocen restos de cerámica en superficie. Se conserva relativamente bien. Hacia el norte bordeando el salar existen otras estructuras de piedra de construcción tosca, cuya adscripción cronológica y cultural no se logró determinar.

Conjunto B: se localiza 57m al sur del anterior. Consta de dos recintos rectangulares adosados, elaborados con doble muro de piedra unidos con argamasa de barro. El recinto menor mide 1,90m x 1,90m y vano lateral orientado al este de 0.76m de ancho. El recinto mayor mide 3,8m x 3,0m y tiene vano lateral orientado al norte de 0.68m. Su esquina NW, lado exterior, está a 578569N-7611455E y 3.717msnm. Ambos recintos se conservan relativamente bien (Figura 3).



Figura 3. Sitio Tres Ojos de Agua de Ascotán (*Nota.* Vista hacia el sur. En primer plano el conjunto arquitectónico B; a la derecha el Conjunto C; al medio el conjunto arquitectónico C y al fondo el ascenso en zigzag del Camino del Inca en dirección a Chac-Inga).

Conjunto C: está muy destruido, se conservan solo muros aislados. El principal se localiza a 10m hacia el oeste del anterior (578557N-7611454, 3379 msnm), está orientado N-S y mide 11,2m de largo y se desprenden dos muros perpendiculares en dirección este, uno de 11,3m de longitud (Figura 3), pero que se encuentran demolidos por maquinaria pesada. Otros muros de 2,8m y 11m, se observan inmediatamente al sur (Figura 4).

Conjunto D: se localiza a 32,8m al sur del anterior. Consta de un recinto cuadrangular completo de 11,30m x 11,0m. Su esquina SW está a 578529N-7611404 y

3.731msnm. Hay otro bastante similar que tiene su mitad este destruida. Están separados 6m, y los comunica un muro doble quebrado en forma de L.

Conjunto E: consiste en una estructura rectangular de 13,0m x 7,60m, con vano de 3,8m abierto al este.

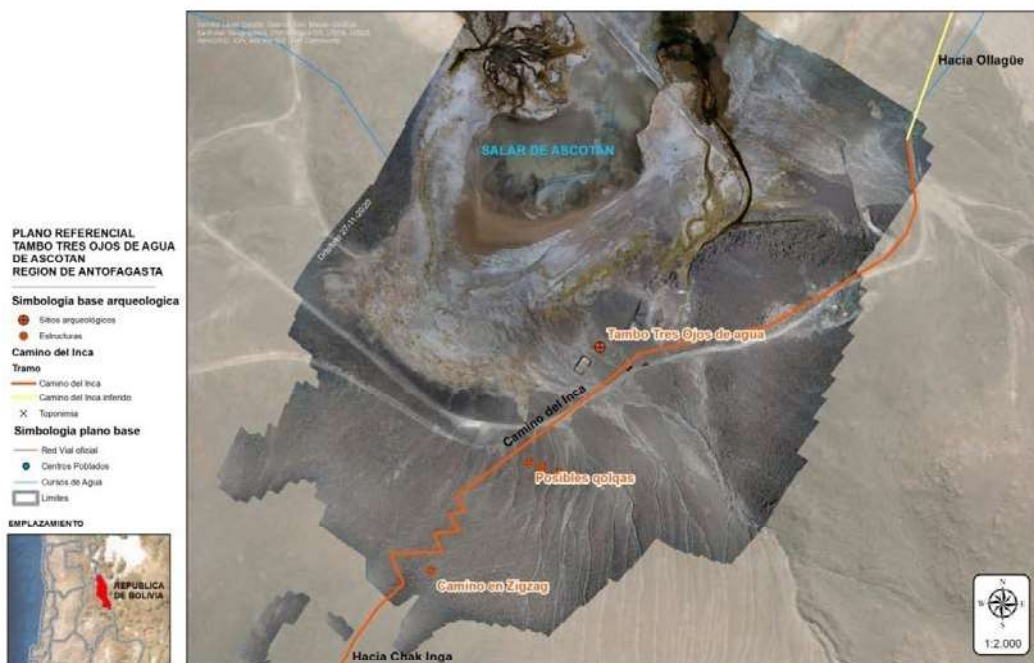


Figura 4. Ortofoto del sitio Tres Ojos de Agua de Ascotán y su relación con un conjunto de posibles qolqas (depósitos), con el Camino del Inca y con un tramo en zigzag del mismo

En el sector no hay fragmentos cerámicos domésticos ni material lítico. No se observan en la superficie elementos concluyentes que permitan asignar el sitio al Tawantinsuyu, y mientras no se realicen excavaciones arqueológicas sistemáticas, su adscripción a dicha cultura es hipotética y debe hacerse a partir de las siguientes consideraciones. Presenta asociación directa al Camino del Inca que lo atraviesa por su costado este y a un grupo de estructuras definidas como qolqas. Asimismo, se localiza a 24,04km del tambo Chac-Inga, distancia que las llamas cargadas podían unir en una jornada, constituyéndose en el lugar ideal para instalar una posada caminera, considerando las características topográficas del sector y la abundancia de pasto y agua dulce para los animales, recurso este último sumamente escaso en el área. La instalación muestra evidentes señales de reutilización colonial y republicana, sirviendo como corral y habitación hasta el siglo XX. Por otra parte, hay elementos constructivos en piedra hacia el norte del sitio bordeando el salar, con presencia de cerámica doméstica y material lítico en superficie, que podrían remontarse al período Intermedio Tardío, lo que requiere de mayores estudios.

Depósitos o qolqas

Noventa metros más al sur del Conjunto E de Tres Ojos de Agua, en el piedemonte de la ladera del cerro Araral y muy cerca donde comienza el camino en zigzag, existe un conjunto de cuatro estructuras de piedra, perfectamente alineadas con orientación NE. de sur a norte son (Figuras 5, 6, 7 y 8):

Estructura 1: Forma rectangular, 3,90m x 3,10m. UTM 578451N-7611296E; 3736msnm.

Estructura 2: Está a 8,40m al sur de E-1. Posee forma circular, de 2,60m de diámetro. UTM 578461N-7611293E; 3736msnm.

Estructura 3: Está a 11,30m de E-2. Presenta forma semicircular, de 2,90m y 3,20m de diámetro. UTM 578474N-7611278E; 3738msnm.

Estructura 4: Está a 35m de E-3. Exhibe forma circular, en mal estado de conservación. UTM 578511N-7611278E; 3740msnm.

Estas estructuras cumplen a cabalidad con la definición de depósito provista por Casaverde Ríos (2013, p. 57): “Las *colcas* estuvieron organizadas en grupos o hileras, un poco alejadas de otras construcciones, siguiendo el contorno de los cerros cercanos”. Este texto especifica que las colcas circulares estuvieron destinadas a depositar granos, como el maíz; en tanto que las de forma rectangular guardaban tubérculos, como las papas. Su disposición paralela al Camino del Inca refuerza su función y adscripción al Tawantinsuyu.



Figura 5. Camino del Inca de tipo despejado con alineamiento de piedras en sus bordes, al sur de Tres Ojos de Agua de Ascotán (*Nota.* Al fondo el portezuelo de Chac-Inga y el cerro Lay-Lay).



Figura 6. Camino del Inca al sur por la ladera inferior cerro Araral, salar de Ascotán (*Nota.* Se presenta nivelado y reforzado con muro de contención en primer plano y continuación de tipo despejado).



Figura 7. En sectores de planicie se reconocen restos de rastrillada (UTM 578215N-7610545E; 3785msnm) (*Nota.* Al fondo al ingresar a sectores de cerro el Camino del Inca se reduce a 3 m y las llamas cargadas deben avanzar en fila india).



Figura 8. Camino del Inca con calzada elevada y muro de contención en quebrada del Inca, al sur de Chac-Inga (UTM 589645N-7590880E; 4233msnm)

Ruinas de una Antigua Posada (UTM 585103N-7604285E; 3919 msnm)

El sitio se localiza a 8,4km al oriente de la aldea de Ascotán, en la ladera norponiente del cerro El Jardín o Ascotán, a 138m al sur de un lecho actualmente seco, a 173m de distancia de la cumbre de una cerrillada de 3.974 msnm que lo protege por el lado oriente (Figura 9) y a 3,6km del Camino del Inca de Ascotán. Corresponden muy probablemente a las ruinas mencionadas por Risopatrón (1918).



Figura 9. Localización de las “Ruinas de una Antigua Posada”

Este ingeniero y geógrafo salió con cinco animales, el 9 diciembre de 1903, del asentamiento de Ascotán -que a la sazón se encontraba en ruinas, sin pasto, leña, agua ni pobladores- rumbo a los salares de Charcuta y Hedionda en la vertiente oriental andina

(Bolivia), siguiendo un camino bien conservado que según baqueanos conectaba Calama con Guanchaca (Bolivia). En el camino enfrentó las ruinas de una antigua posada y una hora más tarde en el portezuelo limítrofe encontró una “apacheta” en forma de pirca semicircular.

El camino estaba bien conservado y según baqueanos lo cruzaban anualmente de 600 a 800 carretas. Asimismo, Bertrand (1885) pasó por Ascotán en abril de 1884, señalando que había mucho trajín de carretas dedicados a la extracción de bórax y yareta, esta última obtenida del cerro Ramaditas y utilizada como combustible para secar el bórax.

Las “Ruinas de una Antigua Posada” fueron reconocidas en nuestra visita y resultaron ser una magnífica construcción caracterizada por un conjunto rectangular con muro perimétrico encerrando varias estructuras de un solo ambiente (kancha), utilizando pirca seca con rocas de color negro (Figura 10). Además, contaba con un edificio central compuesto por cuatro recintos alineados contruidos en adobe de color amariento, pero cuyo cimientto y parte superior eran de piedra. A la distancia destacó por el fuerte contraste entre ambos colores. El sitio mostró sucesivas reutilizaciones hasta el presente con readecuaciones de sus recintos, especialmente los muros de piedra negra algunos de los cuales se transformaron en grandes corrales para ganado. Se localizó a 100m del camino transversal descrito por Risopatrón. El sitio corresponde a un Recinto Perimetral Compuesto (RPC) aparentemente de origen incaico. El adobe conserva mucho material vegetal y debió ser traído del salar, distante unos 3 a 4 km. (Figura 11).

Por el exterior, el edificio central ha sido reforzado por pilares de piedra y una banqueta del mismo material en la base del muro.

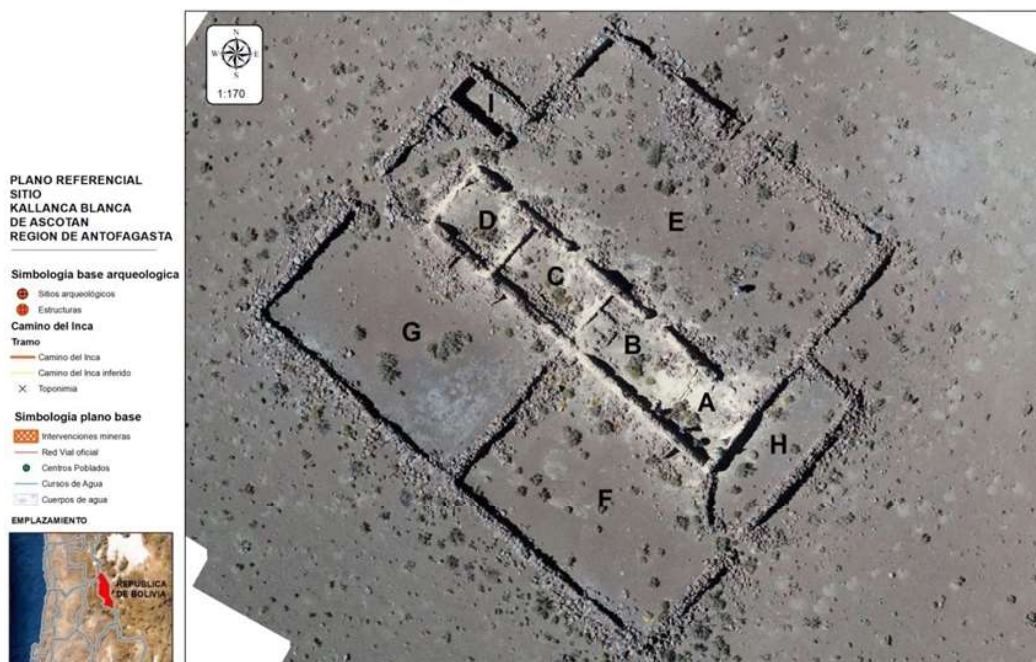


Figura 10. Ortofoto de las “Ruinas de una Antigua Posada”**Figura 11.** Posible instalación incaica al pie del cerro El Jardín o Ascotán (585103N-7604285E, 3.919 msnm) (*Nota.* Al centro en color blanco-amarillento el edificio público, rodeado de recintos en piedra color negro).

De sur a norte el edificio central consta de los siguientes recintos rectangulares:

Recinto A: tiene 5,20m de largo por 4,40m de ancho. Sus muros de 0,60m de ancho están elaborados en adobe de $0,40 \times 0,30 \times 0,14 \text{ m}^3$, bastante deteriorados y en un sector conserva 1,50m de altura. Sobre esta se superponen tres hiladas de piedras pegadas con barro. Presenta, en algunos sectores, dos corridas horizontales de pequeñas piedras laja de $0,10 \times 0,3 \text{ m}^2$ aproximadamente. Posiblemente tuvo hornacina, pero el deterioro de los muros no permite su identificación. El vano central es de 1,20m de ancho orientado al este. Un muro divisorio de 0,30m de ancho lo separa del siguiente recinto. Este muro estaba colapsado en un 90% al momento de nuestra visita (Figura 12).

**Figura 12.** Vista interior de los recintos A (al fondo) y B (en primer plano) de la “Ruina de una antigua posada”. (*Nota.* Nótese los muros de adobe colapsados, especialmente el que separó los recintos A y B).

Recinto B: mide 7,3 x 4,60m. Su muro poniente conserva 1,30 m de altura y restos muy deteriorados de tres hornacinas. Tiene vano central de 1,25m de ancho en su lado este. Posee un poyo de 1,70m x 2,10 m en el extremo NE y es posible que haya contado con otro similar en el extremo NW, separado por 1,10m. El colapso de los muros impide reconocerlos completamente. Todo este recinto está atravesado por una banqueta de 0,66m de ancho y unos 0,10m de alto, junto al muro oeste.

Recinto C: mide 7m x 4,5m, forma rectangular igual que los anteriores. Tiene poyo de 2,10m x 1,1m en el extremo SE y seguramente contó con otro en el lado opuesto. Vano central abierto al este de 1,25m de ancho. Tiene banqueta en todo su lado oeste, de 1m de ancho. Vuelve a reconocerse el muro de adobe, con agregado de barro sobre el cual descansan hiladas de piedra.

Recinto D: mide 4,8m x 4,5m, vano abierto al este de 1,27m de ancho, tiene banqueta junto a la pared oeste de 1,10m de ancho. Sus muros están colapsados e impiden ver si tuvo poyo.

Todo el edificio se apoya en un cimiento de piedra rodada, material que debió traerse de lejos. El largo total exterior del edificio es de 25,40m de largo por 4,5m de ancho, medida interior y se encuentra a 3.924msnm. Las coordenadas UTM de sus esquinas son las siguientes:

Esquina NW UTM 585080N-7604296E

Esquina NE UTM 585085N-7604300E

Esquina SW UTM 585100N-7604278E

Esquina SE UTM 585103N-7604282E

Los recintos rectangulares que lo circunscriben están contruidos en piedra color negro y tienen las siguientes medidas:

Recinto E: su muro largo mide 24,3m y los cortos 13,3m y 13,8m, respectivamente. Tiene un vano abierto al nororiente de 2,7m.

Recinto F: su muro largo mide 18.3 m y sus muros cortos 12,4m y 12,3m. Está conectado con el recinto H a través de una abertura de 4,8m. Destaca una mocheta diagonal de 6m de largo.

Recinto G: su muro largo mide 28,4m y los muros cortos 10,9m y 12,5m, respectivamente. Se presenta destruido en su esquina norponiente, donde existe una vano de 2,7m.

Recinto I: mide 4,8m de largo por 2,7m de ancho y vano abierto al suroriente de 0,75m.

El área total de la instalación es de 1,095m² y el del edificio central es de 130,4m². En la superficie del conjunto, especialmente en los espacios interiores de las estructuras de

piedra, hay muchos restos de vidrio, cerámica, loza, metal, alambre, tarros de conserva, correspondientes a ocupaciones recientes. No se encontró material del período incaico.

Con respecto a la funcionalidad de este importante sitio, es posible formular algunas hipótesis de trabajo. Su localización es importante. Ya se mencionó que se encuentra próximo al camino transandino que atravesaba el sector y, por lo tanto, sirvió de posada. Asimismo, se ubica entre el cerro Araral por el norte y el cerro El Jardín o Ascotán, por el sur. Por su estrecha relación visual con este último cerro, es muy posible que durante el período prehispánico tardío esta instalación haya tenido propósitos ceremoniales, vinculados con la sacralidad del cerro.

A 48,5m hacia el norte existe una estructura cuadrangular de piedra, unida con argamasa de barro, muy colapsada (UTM 585046N-7604343N; 3928msnm). Finalmente, en el margen derecho de la quebrada que baja por el sector existe otra estructura cuadrangular con muro bajo, muy bien elaborada y en perfecto estado de conservación. Es de suponer que, en épocas anteriores a la actual, la quebrada dispuso de agua dulce (UTM 584934,4N-7604351,34E), la que habría surtido a las ocupaciones humanas del lugar y, eventualmente, a los usuarios del Camino del Inca de Ascotán, que la atravesaban 3,6km aguas abajo.

Tambo de Chac-Inga

Como se ha señalado, Bertrand avistó este lugar desde un abra cordillerana lejana, el 8 abril 1884, señalando que su “descenso conduce a una rinconada denominada Chac-Inga, posta que fue en el Camino del Inca, cuyas ruinas están en pie; en esa rinconada se reúnen muchas quebradas secas que se estrechan para formar una sola que va a desembocar al salar de Ascotán” (Bertrand, 1885, capítulo 65). Cabe destacar que Chac-Inga es un abra, una angostura en la planicie, por donde fluye el agua de cerro El Inca y desde los cordones limítrofes dirigiéndose al salar de Ascotán por quebrada del Inca. Se localiza al pie oriente del cerro Lailai o Lay-Lay (4915msnm).

El lugar constituye un paso obligado del Camino del Inca entre Ascotán por el norte e Inacaliri por el sur y eso explica el emplazamiento del tambo en dicho lugar. Aunque el lugar es muy seco, durante la época de lluvias pasa bastante agua y barro, lo que explica la presencia actual de un puente perteneciente a la Dirección de Vialidad. Es posible que el topónimo Chac-Inga derive del quechua Chac’a que significa “puente” y esté aludiendo a la existencia de un viaducto prehispánico hoy desaparecido, aunque también podría derivar de Chac’i que significa “seco”, característica que exhibe el área.

El sitio arqueológico fue visitado por nosotros el 30 noviembre 2020 (Figura 13). La instalación conserva cuatro conjuntos arquitectónicos alineados en sentido NNE-SSW y separados entre sí. La mayoría de los muros están muy bien elaborados siguiendo la técnica

incaica de doble muro, con utilización de piedra laja y argamasa de barro. El sitio está fuertemente disturbado. De acuerdo con nuestros informantes, una importante empresa minera realizó dos intervenciones en 1985. Un canal longitudinal de 5m de ancho y 2m de profundidad aproximadamente, que sirvió para conducir agua desde pampa Chac-Inga hacia la quebrada del Inga con salida al salar de Ascotán y, un camino vehicular bastante ancho en sentido E-W. El canal afectó el sector este y sur del sitio, en tanto el camino lo partió por la mitad. El área intervenida en el sector del tambo inca alcanzó 1,2 hectáreas. Un completo resumen de las intervenciones se puede encontrar en Cárdenas (2014), quién informa que existen estudios de línea base no publicados realizados por los arqueólogos Núñez (2002), Romero (2007) y Ajata (2010) que dan cuenta de los daños ocasionados en el sitio. Estas obras habrían sido efectuadas por la Corporación Nacional del Cobre de Chile, CODELCO Chile.

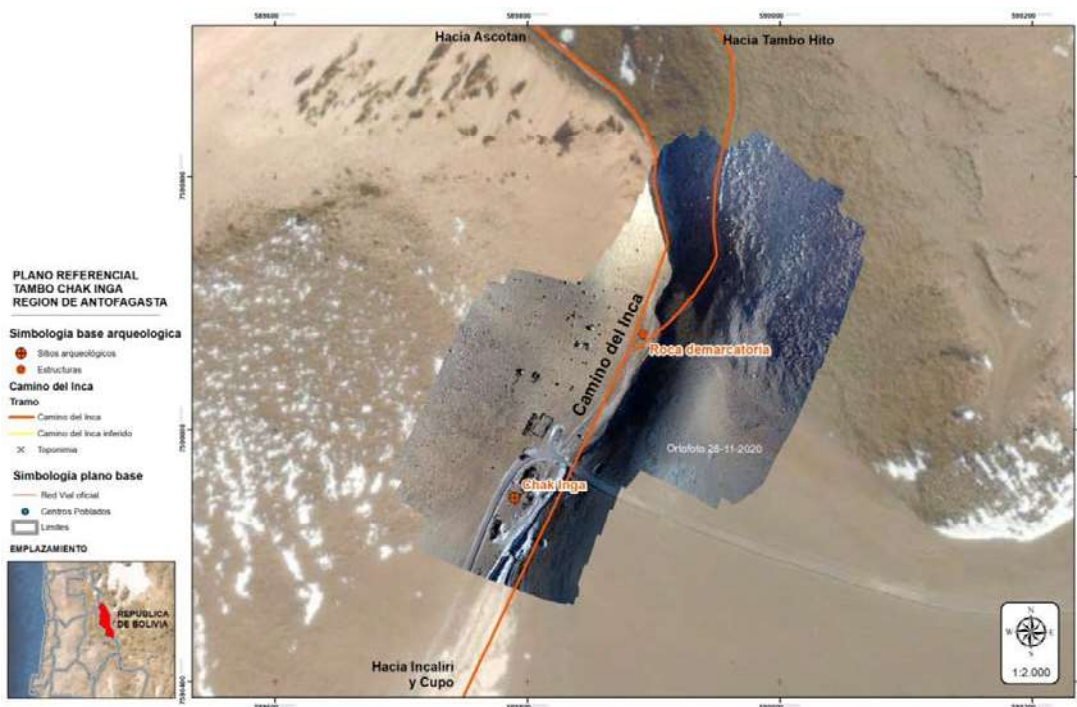


Figura 13. Ortofoto del tambo Chac-Inga y su relación con el Camino del Inca de Ascotán (*Nota.* Se observa la bifurcación hacia el salar de Ascotán y hacia Portezuelo del Inca (Tambo Hito)).

A continuación, se describen brevemente los vestigios encontrados durante nuestra visita siguiendo un orden norte-sur.

Roca y nodo de caminos incaicos: exactamente en el portezuelo Chac-Inga, en la naciente de quebrada El Inca, existe una bifurcación de caminos incaicos, uno que continúa por la quebrada y otro que comienza su ascenso este en dirección al Tambo Hito, en portezuelo del Inca, en plena frontera de Chile y Bolivia. Se distingue en el lugar un gran bloque rocoso que pudo servir de hito demarcatorio.

Conjunto A (más al norte): consta de un recinto semicuatrangular de 3,2m de largo y 2,8m de ancho, medidas aproximadas. Sus paredes están formadas por un doble muro de piedras. No conserva vano visible. A corta distancia hacia el SW destacan tres recintos rectangulares alineados, separados entre sí y con su costado oeste deteriorado, con sus muros incompletos. El primer recinto mide 3,4m de ancho por 4,9m de largo y se apoya en un bloque rocoso; el segundo recinto mide 3,0m x 4,9m y el tercero mide 4m de ancho por 2,7m. De acuerdo con Núñez (2002) correspondería a un área de corral con estructuras residenciales. Las obras de intervención de la empresa minera chilena llegaron a escasos 2m de la estructura, sin dañarla directamente, pero afectando su entorno natural.

Conjunto B (central): se localiza a 40m al sur del anterior. Consta de un recinto rectangular de 16,2m de largo por 9,0m de ancho y un vano central abierto al oeste de 5,6m. En su costado oeste destacan cuatro recintos cuadrangulares alineados y separados entre sí. Sus medidas aproximadas son 2,6m x 1,6m el de más al norte; 2,9m x 1,8m el siguiente; 2,2m x 1,7m el que le sigue, mientras que el de más al sur no se pudo medir por estar colapsado. Siguiendo a Núñez (2002) correspondió a estructuras habitacionales y de administración. Está destruido en su lado este y sur. El material extraído en la apertura de un canal por la empresa minera fue depositado encima de las estructuras incaicas, tapándolas parcialmente. Según lo señalado por Cárdenas (2014) se aprecian derrumbes y desmoronamientos significativos de los rasgos arquitectónicos incas que deben haber sido producidos en tiempos recientes, posiblemente después del año 2010, puesto que en el informe de Ajata (2010) y anteriores no se mencionan.

Conjunto C (centro-sur): se localiza a 42,8m del conjunto anterior. Está bastante afectado por las obras de la empresa minera. Se reconocen cuatro estructuras rectangulares alineadas en sentido N-S. Sus medidas aproximadas son las siguientes: la de más al norte tiene 2,9mx 2,8m; le sigue una estructura de 7,7m x 6,8m que tiene inscrito en su interior un recinto de 4,2m x 4,1m; prosigue una estructura de 11m x 6,7m que tiene inscrito tres recintos más pequeños en su interior; finalmente, la de más al sur del conjunto, está formada por una estructura incompleta de 12,3m x 9,5m y donde no se reconocen recintos al interior.

Conjunto D (extremo sur): restos muy destruidos de muros. Se conserva uno de 5,2m y otro de 11,8m. De acuerdo con Núñez (2002) correspondió a un conjunto menor constituido por dos recintos asociados a un posible corral”, siendo el conjunto más afectado por la construcción del mencionado canal u obra hidráulica de drenaje.

Adoratorio del cerro Jardín o Ascotán (590736,63N-7601205E; 5136msnm)

La pirca se localiza en una divisoria de aguas de la antecumbre sur del cerro El Jardín (Figura 14). Es el sector de más fácil acceso, con buena visión, a la cumbre de 5.400 msnm, al salar de Ascotán, hacia el cerro El Inca y otros cerros circundantes. No se alcanza a ver el portezuelo del Inca ni el tambo Hito, distantes 5 km más al sur. La superficie del sector está formada por material fino suelto, posiblemente ceniza volcánica, que dificulta el caminar. La estructura tiene orientación NE-SW (590741,882N- 7601207,556E, 5140msnm). Consiste en un recinto cuadrangular de 4,20m x 4,0 m, doble muro de piedras, con rocas cuadradas grandes en cada esquina, muy bien elaborado. Los muros conservan una altura de 0,60m en el lado A-B; 0,70m en el lado B-C; 0,80m en el lado C-D y 0,70m en el lado D-A; el resto ha colapsado, tanto al interior como exterior del recinto. Presenta un vano lateral de 0,60m en el muro oriente. Su construcción evidencia una fuerte influencia incaica. No se encontraron otros vestigios en esa cumbre y tampoco evidencias de algún sendero incaico.

El pequeño tamaño del recinto sugiere que estuvo techado y cobijó a un limitado número de personas. Se estima que la función de la estructura se relacionó con las actividades cúllicas propias de este tipo de adoratorios de altura, a las que hay que agregar la sacralidad del variado e intenso color rojo presente en la visible matriz interior del cerro (Figura 14). Este degradé de tonalidades rojizas fue el resultado de un proceso de remoción en masa que experimentó en el pasado el cerro y que expuso sus rocas al intemperismo, las que con el transcurso de los siglos se mineralizaron.



Figura 14. Estructura ceremonial de altura de cerro El Jardín o cerro Ascotán (*Nota.* Nótese la gama de colores rojos de la ladera del cerro, que originan el nombre de El Jardín).

Este adoratorio incaico viene a sumarse a los sitios de altura del volcán Miño, cerro Palpana y cerro Colorado, registrados por Ibacache, Cantarutti y colaboradores (2016), aproximadamente a la misma latitud y relacionados con el Camino del Inca del curso superior del río Loa.

El 29 noviembre 2020, el arqueólogo Ulises Cárdenas y el geógrafo Juan Carlos Cerda guiados por Alexis Quispe realizaron una ascensión al adoratorio. Fueron acompañados por Irene Muraña, Héctor Merubia, Rodrigo Quispe y un montañista de Calama, quienes aprovecharon de realizar un “pago” a la Pachamama en el sitio mismo del adoratorio. Los vehículos doble tracción llegaron hasta los 4.800 msnm, a partir del cual se continuó a pie. Doña Irene, pastora de 76 años, se sacó los zapatos y se puso chalas. Luego hizo una primera ofrenda de hojas de coca junto a los vehículos. Con el viento las hojitas volaron en cierta trayectoria y ella decidió seguir esa dirección en su ascenso al adoratorio. Los demás se fueron por el sendero del lugar. Irene llegó de las primeras a la pirca incaica (Figura 15).



Figura 15. Irene Muraña y Alexis Quispe, miembros de la Comunidad Indígena Quechua Cebollar-Ascotán (Nota. Se encuentran haciendo un “pago” a la Pachamama junto a la estructura inca del cerro El Jardín, a 5200 msnm, el 28 noviembre 2020).

Análisis de la información

Se proporcionan distintos tipos de análisis efectuados a la información recabada en terreno siguiendo el marco teórico y metodológico propuesto entre otros por Hyslop, 1992, Casaverde Ríos, 2013, Moralejo, 2018 y Marcone, 2020.

Análisis geográfico-paisajístico

La vía que se describe presenta evidencias significativas de planeamiento y construcción, constituidos por varios elementos arquitectónicos como muros de contención, rebordes y superficies preparadas que lo definen como un camino propiamente tal, más que un sendero (Hyslop, 1992; González, 2017).

Vinculación con poblaciones locales y regionales

Debido a la escasez de agua dulce del salar de Ascotán, la densidad poblacional siempre fue muy baja, restringida a pequeñas agrupaciones de cazadores-recolectores posiblemente del período Arcaico y de pastores de camélidos de los períodos posteriores hasta avanzado el siglo XX. La presencia de cazadores se reconoce por la existencia de piedras rodadas verticales formando pequeños círculos y material lítico a su alrededor que se dispone en la superficie de los antiguos bordes y playas del salar (UTM 576528N- 7618255E; 3744msnm; 576702N-7618011E; 3743msnm; 577235N-7617685E; 3738msnm; 577547N- 7617485E; 3738msnm).

Restos prehispánicos tardíos existen en Ojos de los Pejerreyes (Vertiente 2 de CODELCO). Allí se distingue un complejo ceremonial prehispánico caracterizado por una estructura circular de 9,4m de diámetro exterior y muro de piedras negras pequeñas (UTM 577029N-7623614E; 3725msnm); restos de un muro de pirca seca de 19,2m de largo y 9,45m de ancho (UTM 577012N-7623631E; 3727msnm) y un camino curvo de 3m de ancho, delimitado por piedras negras en sus bordes que ingresa al sector de E a W. El lugar tiene amplia visibilidad a los cerros apus circundantes, destacando fuertemente el volcán Ollagüe que está directamente al norte del complejo. Se encuentra a 20,5km al oeste del Camino del Inca de Ascotán. En tanto, las únicas eras de cultivo prehispánicas con alineamientos de piedras y posibles acequias se localizan en UTM 577897N-7615777E; 3738msnm), distante 14,5km del camino incaico, siguiendo el borde del salar.

Por consiguiente, la mayor parte de estas ocupaciones prehispánicas se emplazaron en sectores lejanos de la ruta del Camino del Inca, indicando la limitada relación que tuvo el Tawantinsuyu con la población local. De hecho, la existencia de este subtramo se explica por el interés del Inca en conectar espacios productivos y centros administrativos regionales localizados a varias jornadas de distancia.

Por el sur, el camino enlazaba con las instalaciones atacameñas de Cupo, Turi (Castro et al., 1993) y Caspana (Adán y Uribe, 2005) y otros sitios del período Tawantinsuyu de la cuenca del río Salado (Aldunate y Castro, 1981; Cornejo, 1995). El pukará de Turi constituyó el mayor centro de poder inca en la zona (Gallardo et al., 1995). Asimismo, estas comunidades indígenas mantenían estrechas relaciones con poblaciones altiplánicas situadas al oriente (Aldunate y Castro, 1981) y con las ocupaciones humanas

del Salar de Atacama (Uribe et al., 2004), donde el centro administrativo regional se encontraba en Catarpe (Fuentes, 2009).

Por el poniente, la conexión fue con una vía paralela longitudinal del Qhapaq Ñan (Berenguer et al., 2005) que enlazó con las comunidades agro-pastoriles de Santa Bárbara (Berenguer, 1995), Lasana (Montandón, 1950) y Chiu-Chiu (Thomas, 1978), en el río Loa y, a partir del tambillo Incaguasi, con una ruta que se dirigió hacia la Sierra del Medio donde se encontraban los complejos mineros de Conchi Viejo y El Abra (Salazar, 2008) y otra ruta que avanzó hacia Cerro Colorado, Volcán Miño y Collahuasi, en el Alto Loa (Berenguer, 1994) y, desde este último punto a río Frío (Lynch y Núñez, 1994) o iniciaba su descenso hacia Guatacondo y Pica.

Hacia el norte de Ascotán, el Camino del Inca debió conectar con las ocupaciones pastoriles del sector de Ollagüe (Le Paige, 1958; Cárdenas, 2014) y por el oriente con las poblaciones ganaderas del altiplano de Lípez, vinculadas a la red de caminos e instalaciones incaicas del sur de Bolivia (Raffino, 1993).

Análisis de visibilidad y disponibilidad de agua dulce

Segmento 1

Este segmento y su sitio asociado Tres Ojos de Agua dispone de una vista privilegiada a un sector del salar con laguna salada, vegas y presencia de vicuñas y aves acuáticas (parinas) y una amplia visión a los cerros y volcanes sagrados de Palpana (6023msnm); Cebollar (5716msnm); Chela (5644msnm); Miño (5661msnm; Ibacache *et al.*, 2016), Acalquilcha (Tata Malku; 6176msnm), en dirección al oeste; Ollagüe (Santa Rosa o Mama Talla; 5868msnm), en dirección al NNW y Cañapa en Bolivia (5882msnm), en dirección al NNE, todos localizados a gran distancia. Hacia el oriente, se ve la ladera poniente del cerro Araral (5647msnm). Tres Ojos de Agua debe su nombre a tres vertientes de agua dulce que existieron en el lugar hasta tiempos recientes (UTM 5785353N-7611596,11E).

Segmento 2

Se desarrolla en la falda oeste del cerro Araral, en un paisaje seco, con sectores pedregosos y arenosos. Su visibilidad es limitada, donde no se logra ver la cumbre del Araral ni el salar. A lo lejos, hacia el SSW se divisa la cumbre del cerro Lay-Lay (4498msnm) y el cerro León (5760msnm). Este segmento solo contó con pasto y posiblemente algo de agua dulce al atravesar una quebrada esporádica procedente del cordón limítrofe (UTM 581265N-7601543,09E).

Segmento 3

Atraviesa el llano inclinado y seco de pampa Perdiz, con amplia visibilidad hacia el cerro Araral al NE; cerro El Jardín (Ascotán) hacia el este y cerros Lay-Lay y León hacia el SW. Pudo obtenerse agua dulce esporádica en quebrada del Inca (UTM 589899,2N-7590668,22E).

Cambio y continuidad

Los segmentos 1 y 2 fueron planeados y contruidos por el Tawantinsuyu, sin utilizar ninguna huella preexistente. Es una obra completamente nueva, realizada para unir espacios productivos localizados a gran distancia y donde la población local, por su escaso número, tuvo mínima participación. Considerando que el proceso de conquista española se realizó muy lejos de Ascotán, la vida pastoril y la circulación de personas, bienes y animales pudieron continuar con poca alteración al menos por algunas décadas del período hispano-indígena. Sin embargo, los cambios experimentados por las comunidades agropastoriles del Alto Loa, de río Salado y de Ollagüe durante el período colonial implicaron la disminución paulatina del uso del camino hasta su total abandono. Bertrand que visitó Ascotán a fines del siglo XIX; Risopatrón que lo recorrió a principios del siglo XX y, Le Paige que lo exploró a mediados del siglo XX, no lo reconocieron. La comunidad quechua Cebollar-Ascotán conserva su recuerdo, valora su significado histórico y hace esfuerzos por conservarlo, en clara contraposición a las empresas mineras que explotan económicamente el sector y que no han mostrado mayor respeto por este patrimonio.

La instalación mayor de Tres Ojos de Agua, por el contrario, gracias a la riqueza en fauna, flora y agua dulce del sector, siguió en uso por los pastores hasta avanzado el siglo XX. Su arquitectura original -que suponemos correspondió a un tambo incaico- fue modificada a tal punto que su diseño original ha desaparecido.

El segmento 3, presenta una situación distinta. Su límite sur coincide con el paso obligado de Chac-Inga y quebrada del Inca, por lo que su uso debió ser muy anterior a la presencia incaica y, obviamente, continuó en uso después de la conquista hispana. En las laderas de esta quebrada existen refugios pequeños con restos de alfarería doméstica en su interior (UTM589754N-7591003E; 4215msnm), posiblemente de períodos diferentes, tanto anteriores como posteriores al Tawantinsuyu. Este segmento del camino incaico es cruzado por dos rutas transversales y, es posible que existiera una derivación hacia estación Cebollar, Ujina y Pica.

Discusión y conclusiones

Para facilitar su comprensión y análisis, el subtramo de 24km que se da a conocer, ha sido subdividido en tres segmentos de 578m, 4.847m y 18.613m respectivamente, con asociación directa a dos grandes instalaciones en los extremos del subtramo. Se postula que ambas instalaciones fueron tambos o posadas camineras. No se identifican restos arquitectónicos asimilables a paraderos de los chaskis (chaskiwasi) a lo largo del subtramo. Sin duda, corresponde a un camino propiamente tal, ya que cuenta con elementos arquitectónicos especialmente incorporados para mejorar su eficacia, es decir formalmente construido (Hyslop, 1992, p. 135). Se ha evitado denominarlo como Qhapaq Ñan, debido a que la guía que hemos utilizado (Casaverde Ríos, 2013) reserva este nombre para designar al “Gran Camino Longitudinal de la Sierra [...] el Camino Real Inca...”, que discurriría por la sierra altoandina. Puesto que no existen grandes obstáculos, este subtramo pudo ser recorrido en una jornada por una recua de llamas cargadas.

El segmento 1, es el más corto y reúne la mayor densidad de construcciones incaicas incluyendo la instalación mayor de Tres Ojos de Agua, qolqas y un trazado en zigzag. El sector presenta la mayor disponibilidad de recursos, incluyendo abundante agua dulce y pasto para los animales. Su visibilidad es muy extensa e incluye un vasto humedal y una amplia panorámica a las mayores cumbres de la zona. Aquí debió producirse la mayor interacción del Tawantinsuyu con la población local dedicada principalmente al pastoreo.

La instalación mayor siguió en uso durante el período colonial y republicano hasta avanzado el siglo XX, sufriendo modificaciones considerables principalmente para construir corrales. Sufrió graves daños debido a las obras para extracción de agua dulce por parte de una empresa minera. En cambio, el Camino del Inca y su prolongación hacia el sur fue abandonado paulatinamente durante el período hispano-indígena y colonial.

El segmento 2, de poco más de cinco kilómetros, recorre la parte inferior de la ladera poniente del cerro Araral con un trazado bastante recto. A diferencia del anterior, el paisaje es seco, sin vegetación y su visibilidad hacia el salar y los cerros circundantes es muy baja. En algunos lugares se distinguen amplias rastrilladas evidenciando tránsito de camélidos cargados por el sector. El camino se conserva relativamente bien. La interacción con la población local se reduce al mínimo.

El segmento 3, de más de 18km de extensión, es irreconocible en su primera mitad, a continuación, coincide con un camino vehicular que lo ha borrado, para finalmente hacerse visible con obras de envergadura en quebrada del Inca hasta llegar al tambo Chac-Inga. Aproximadamente en la mitad del recorrido es cruzado por una antigua ruta trasandina descrita por un viajero del siglo XIX. La presencia de una apacheta en la frontera entre Chile y Bolivia y la “Ruina de una antigua posada” con rasgos incaicos, sugiere que esta

ruta tuvo origen prehispánico. Poco antes de llegar al portezuelo de Chac-Inga se desprende el ramal transversal que conduce al portezuelo del Inca y tambo Hito, en la frontera entre ambos países. Por lo tanto, este segmento tuvo la mayor interacción entre el Tawantinsuyu y las poblaciones agropastoriles y mineras vecinas, tanto del curso superior del río Salado, curso superior del río Loa y la vertiente oriental de la cordillera.

Actualmente las interpretaciones más en boga “otorgan a la actividad minera un rol central dentro del expansionismo incaico al norte de Chile y en particular a la región atacameña y al altiplano sur de Tarapacá”, con una larga experiencia previa minero-metalúrgica de miles de años (Salazar et al., 2013, p. 83). De acuerdo con estos autores, durante el Período Intermedio Tardío (ca. 1000-1400 d.C.) la minería de cobre estuvo destinada principalmente a la fabricación de cuentas de collas (lapidaria), ofrendas en sitios caravaneros y habitacionales (mineral molido), colorante para pinturas rupestres y metalurgia. Sitios con restos de actividad metalúrgica prehispánica atacameña se han reconocido en Incaguasi-Loa, en el área del Miño, en El Abra, en Chuquicamata, en San Bartolo y en la mina Las Turquesas. Para el Período Tardío (incaico), se han registrado sitios minero-metalúrgicos en Ujina 8, Collahuasi, Miño, San José de El Abra, Conchi Viejo, Chuquicamata, Cerro Verde, Incaguasi-Loa y Vega Salada. Plantean, finalmente, la existencia de un paisaje minero-metalúrgico que unió los enclaves de producción con los centros administrativos, generándose rutas de abastecimiento y transporte entre ellos.

Existe una larga tradición de explotación de cobre y piedras semipreciosas en la región atacameña que se inicia en el período Arcaico Tardío (Núñez, 2006; Salazar et al., 2010; Rees, 1999; Núñez et al., 2005); hacia el 500 a.C. ya está bien establecida (Núñez, 2006), alcanzando gran desarrollo durante el período Tawantinsuyu (Cornejo, 1995; Niemeyer y Schiappacasse, 1998; Salazar y Salinas, 2008).

Aunque nuestro corto reconocimiento de terreno no nos permitió identificar sitios minero-metalúrgicos en el área del salar de Ascotán, su emplazamiento intermedio entre la región tarapaqueña por el norte, la amplia cuenca del río Loa por el poniente y sur, los asentamientos humanos de la vertiente oriental andina y, principalmente la existencia de una importante red vial incaica con caminos longitudinales y transversales permiten plantear, como hipótesis de trabajo, que la zona formó parte del paisaje minero-metalúrgico atacameño y por sus caminos circuló parte del abastecimiento de alimentos dirigido a los enclaves productivos, al tiempo que permitió el traslado de los minerales procesados hacia centros administrativos ubicados allende la cordillera en el actual territorio boliviano.

Respecto al camino principal inca o Qhapaq Ñan mencionado por Varela (1999), Castro *et al.* (2004) e Ibacache et al., (2016), y que es descrito hasta el tambo de Chac-Inga, punto a partir del cual el camino gira hacia el este rumbo al Tambo Hito, donde penetra a territorio boliviano, nuestra investigación permitió determinar que este camino

principal y longitudinal prosiguió hacia el norte por quebrada del Inca, atravesando el margen oriente del salar de Ascotán hasta la instalación prehispánica de Tres Ojos de Agua. Hyslop (1992, p. 97) menciona como “poco frecuente que un camino inka se desvíe de un trazo generalmente recto”. La derivación hacia el oriente parece corresponder más bien a un ramal trasandino.

La visibilidad del segmento 3 está dominada por el apu de Ascotán o cerro El Jardín, hacia el oriente, mientras que hacia el surponiente se ven las cumbres de los cerros Lay-Lay y León. La existencia de una pirca cuadrada ceremonial de 4m x 4m emplazada en la cumbre del cerro Jardín o Ascotán, confirmó el culto incaico a las montañas y en este caso específico, al color rojo presente en el cerro, coloración sagrada del inca. Es interesante que los actuales habitantes de Ascotán sigan considerando este su apu o cerro sagrado. El nombre El Jardín alude a la multiplicidad de colores que exhibe la vertiente poniente del cerro y que la hace única en esta región de los Andes.

Cabe destacar que la Comunidad Indígena Quechua Cebollar-Ascotán mantiene tradiciones del período prehispánico y algunas se vinculan directamente a la presencia incaica. Durante nuestra corta visita, hubo gran interés por parte de miembros de la comunidad en subir el cerro El Jardín, mostrarnos la pirca ceremonial de su cumbre y, sobre todo, realizar un “pago” (ofrenda) a la Pachamama. En la ocasión vino especialmente desde Calama Rodrigo Quispe (hermano de nuestro guía Alexis Quispe) para participar en la ascensión. Es significativo además, que Irene Muraña, la persona de más edad residente en Ascotán, decidiera acompañarnos para participar en el mencionado ritual y que no tuvo ningún problema en llegar al complejo ceremonial de altura.

En el regreso al pueblo de Ascotán, Irene nos contó una historia relacionada con la religiosidad tradicional quechua y el culto a los ancestros, al agua y a las piedras. En el acceso sur del pueblo existe una roca muy grande donde el inca hacía ofrendas. Se decía que abajo había un entierro. Un aysiri (chamán quechua) que visitó el lugar tiró hojas de coca y dijo que esa piedra no se podía mover. Cuando la Dirección de Vialidad, en 2005, vino a asfaltar el camino internacional a Ollagüe, una máquina trasladó la piedra hacia abajo (otra versión dice que solo la trató de mover, pero no pudo porque era muy grande). Unos años después un camión aljibe volcó cayendo sobre la roca y derramando su contenido de agua sobre ella. En la ocasión fallecieron sus dos ocupantes. La creencia dice que estas muertes fueron el “pago” por haber molestado al entierro. Un año después, el hermano de uno de los fallecidos, de apellido Corante, construyó una pequeña capilla al lado de la piedra en recuerdo de su deudo. Poco después mandó construir la iglesia actual, ubicando la torre exactamente sobre la roca sagrada. Posteriormente, hubo dos accidentes vehiculares más en el mismo lugar, atribuyéndolos a la misma roca.

En base a los hallazgos realizados es posible afirmar que el salar de Ascotán tuvo una importante presencia incaica y que para el Tawantinsuyu el sector constituyó un paso estratégico de personas, animales y bienes entre Atacama y regiones más distantes controladas por el estado incaico. Esperamos que este estudio incentive a realizar más investigaciones arqueológicas, etnohistóricas y etnográficas en el área.

Agradecimientos

Expresamos nuestra gratitud a Alexis Quispe, presidente de la Comunidad indígena quechua Cebollar-Ascotán, por financiar nuestra visita y guiarnos a los distintos sitios arqueológicos del salar de Ascotán. Asimismo, agradecemos a Irene Muraña, por acogernos en su casa de la aldea Ascotán y a Toribio Muraña, Iginio Muraña y Luis Urrelo Aymani, residentes de la misma aldea, por proporcionarnos valiosa información. Extendemos nuestro reconocimiento, asimismo, a los dos evaluadores del artículo quienes con sus acertados comentarios contribuyeron significativamente a mejorar el texto.

Referencias citadas

- Adán, L. y Uribe, M. (2005). El dominio inca en la localidad de Caspana: Un acercamiento al pensamiento político andino (río Loa, norte de Chile). *Estudios Atacameños*, (29), 41-66. <https://doi.org/10.4067/S0718-10432005000100003>
- Ajata, R. (2010). Inspección arqueológica en sector de exploración geotérmica Cerro Pabellón de Pampa Apacheta, Comuna de Ollagüe, II Región de Antofagasta (Empresa Geotérmica del Norte S.A.). [Informe inédito].
- Aldunate, C. y Castro, V. (1981). *La chullpa de Toconce y su relación con el poblamiento altiplánico en el Loa Superior, Período Tardío*. Kultrún.
- Berenguer, J. (1995). Impacto del caravaneo prehispánico tardío en Santa Bárbara, Alto Loa. *Hombre y Desierto*, 1(9), 185-202. <https://bit.ly/3EBLxnx>
- Berenguer, J. (1994). Recientes hallazgos de evidencias incaicas en el sector de Santa Bárbara, Alto Loa. *Boletín de la Sociedad Chilena de Arqueología*, (18), 10-18.
- Berenguer, J., Cáceres, I., Sanhueza, C. y Hernández, P. (2005). El Qhapaqñan en el Alto Loa, norte de Chile: Un estudio micro y macromorfológico. *Estudios Atacameños*, (29), 7-39. <https://doi.org/10.4067/S0718-10432005000100002>
- Berenguer, J. y Salazar, D. (2017). Territorialización del modelo minero inkaico en el río Salado: una aglomeración productiva entre Lípez y San Pedro de Atacama. *Boletín del Museo Chileno de Arte Precolombino*, 22(1), 51-69. <https://doi.org/10.4067/S0718-68942015000100005>

- Bertrand, A. (1885). *Memoria sobre las Cordilleras del Desierto de Atacama i Rejiones Limítrofes (Presentada al señor Ministro del Interior)*. Imprenta Nacional.
- Cárdenas, U. (2014). *Estudio ecosistémico, comuna de Ollagüe. Informes ejecutivos. Catastro y evaluación de daños arqueológicos y patrimoniales*. [Manuscrito inédito].
- Casaverde Ríos, G. (Coord.). (2013). *Guía de Identificación y Registro del Qhapaq Ñan*. Ministerio de Cultura. <https://bit.ly/48aLBs1>
- Castro, V., Maldonado, F. y Vásquez, M. (1993). Arquitectura en el Pukara de Turi. *Actas del XII Congreso Nacional de Arqueología*, (1), 79-106.
- Castro, V., Varela, V., Aldunate, C. y Aravena, E. (2004). Principios orientadores y metodológicos para el estudio del Qhapaq Ñan en Atacama: desde el Portezuelo del Inka hasta Río Grande. *Chungará (Arica)*, 36(2) 463-481. <https://doi.org/10.4067/S0717-73562004000200017>
- Cornejo, L. (1995). El inka en la región del río Loa: lo local y lo foráneo. *Hombre y Desierto*, 9(1), 203-213.
- Fuentes, M. (2009). Estado inka, Ayllu y “Paradoja estructural” en la zona de San Pedro de Atacama. El caso de Catarpe-este. *Cuaderno de historia Marxista*, 1(1), 1-45. <https://bit.ly/3RoGwX9>
- Gallardo, F., Uribe, M. y Ayala, P. (1995). Arquitectura Inka y poder en el pukará de Turi, Norte de Chile. *Gaceta Arqueológica Andina*, (24), 151-171. <https://bit.ly/3r4bERf>
- González, A. R. (1980). Patrones de asentamiento incaico en una provincia marginal del Imperio. Implicaciones socio-culturales. *Relaciones - Sociedad Argentina de Antropología*, 14(1), 63-82. <https://bit.ly/3PyAeTv>
- González, C. (2017). Arqueología vial del Qhapaq Ñan en Sudamérica: análisis teórico, conceptos y definiciones. *Boletín del Museo Chileno de Arte Precolombino*, 22(1), 15-34. <https://doi.org/10.4067/S0718-68942017005000102>
- Hyslop, J. (1992). *Qhapaqñan. El sistema vial incaico*. Instituto Andino de Estudios Arqueológicos.
- Ibacache, S., Cantarutti, G., Berenguer, J. y Salazar, D. (2016). Adoratorios de altura y dominación incaica en el Alto Loa, norte de Chile. *Intersecciones en Antropología*, (17), 173-186. <https://bit.ly/3PhH9PB>
- Le Paige, G. (1958). Antiguas Culturas Atacameñas en la Cordillera Chilena. Época Neolítica. *Anales de la Universidad Católica de Valparaíso*, (4-5), 15-143. <https://bit.ly/48huQf4>
- Lynch, T. y Núñez, L. (1994). Nuevas evidencias Inkas entre Kollahuasi y Río Frío (I y II Regiones de Chile). *Estudios Atacameños*, (11), 145- 164. <https://doi.org/ks7b>
- Marcone, G. (2020). Por las rutas del QhapaqÑan: el rol de los caminos en la construcción de la historia y territorio peruano. *Chungará (Arica)*, 52 (3), 411-425. <https://doi.org/ks7c>

- Niemeyer, H. y Schiappacasse, V. (1998). Patrones de asentamiento incaicos en el Norte Grande de Chile. En Dillehay y P. Netherly (Eds.), *La Frontera del Estado Inca* (pp.114-152). Abya-Yala.
- Montandón, R. (1950). Apuntes sobre el pukará de Lasana. *Cuadernos del Consejo de Monumentos Nacionales*, (1), 9-35. <https://bit.ly/3LoJpTY>
- Moralejo, R. (2018). Un modo de pensar los caminos. *Cuadernos del Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano. Series especiales*, 6(1), 21-36. <https://bit.ly/4673pT9>
- Mostny, G. (1949). Ciudades atacameñas. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)*, (24), 125-211. <https://bit.ly/3EB7wei>
- Núñez, L. (2006). La orientación minero-metalúrgica de la producción atacameña y sus relaciones fronterizas. En H. Lechtman (Ed.), *Esferas de Interacción Prehistóricas y Fronteras Nacionales Modernas: Los Andes Surcentrales* (pp.205-260). IEP, IAR.
- Núñez, L., Grosjean, M. y Cartajena, I. (2005). *The expansion of the Inka empire into the Atacama Desert*. En M. Smith y P. Hesse (Ed.), *23°S: Archaeology and Environmental History of the Southern Deserts* (pp.324-332). National Museum of Australia Press.
- Raffino, R. (1993). *Inka. Arqueología, historia y urbanismo del altiplano andino*. Corregidor.
- Rees, Ch. (1999). Elaboración, distribución y consumo de cuentas de malaquita y crisocola durante el Período Formativo en la vega de Turi y sus inmediaciones, subregión del río Salado, norte de Chile. En C. Aschero, A. Korstanje y P. Vuoto (Eds.), *Los Tres Reinos: Prácticas de Recolección en el Cono Sur de América* (pp.85-98). Instituto de Arqueología y Museo, Universidad Nacional de Tucumán.
- Risopatrón, L. (1924). *Diccionario Jeográfico de Chile*. Imprenta Universitaria.
- Salazar, D. (2008). La producción minera en San José del Abra durante el Período Tardío atacameño. *Estudios Atacameños*, (36), 43-72. <https://doi.org/b9k8nx>
- Salazar, D., Berenguer, J. y Vega, G. (2013). Paisajes minero-metalúrgicos incaicos en Atacama y el altiplano sur de Tarapacá (Norte de Chile). *Chungará (Arica)*, 45(1), 83-103. <https://doi.org/10.4067/S0717-73562013000100004>
- Salazar, D., Castro, V., Michelow, J., Salinas, H., Figueroa, V. y Mille, M. (2010). Minería y metalurgia en la costa arrecia de la región de Antofagasta, norte de Chile. *Boletín del Museo Chileno de Arte Precolombino*, (15), 9-23. <https://doi.org/bmzvps>
- Salazar, D. y Salinas, H. (2008). Tradición y transformaciones en la organización de los sistemas de producción mineros en el norte de Chile prehispánico: San José del Abra, siglos I al XVI d.C. En P. Cruz y J-J Vacher (Eds.), *Mina y Metalurgia en los Andes del Sur desde la Época Prehispánica hasta el Siglo XVII* (pp.163-200). Instituto Francés de Estudios Andinos.

- Sofaer, A., Marschall, M. P. y Sinclair, R. M. (1989). *The Great North Road: A Cosmographic Expression of the Chaco Culture of New Mexico*. En A. F. Aveni, (Ed.), *World Archaeoastronomy* (pp.365-376). Cambridge University.
- Thomas, C. (1978). Estudio arqueológico del poblamiento prehispánico tardío de Chiu-Chiu. *Revista Chilena de Antropología*, (1), 85-105. <https://bit.ly/3Ljv8YM>
- Uribe, M., Alfaro, L. y Agüero, C. (2004). Arqueología de los períodos Intermedio Tardío y Tardío de San Pedro de Atacama y su relación con la cuenca del Loa. *Chungará (Arica)*, (36), 943-956. <https://doi.org/10.4067/S0717-73562004000400032>
- Varela, V. (1999). El Camino del Inca en la cuenca superior del río Loa, desierto de Atacama, norte de Chile. *Estudios Atacameños*, (18), 89-106. <https://doi.org/ks7d>

Para citar este artículo bajo norma APA 7a ed.

Stehberg, R., Cárdenas, U., y Cerda, J. C. (2023). El Camino del Inca en el salar de Ascotán. *Estudios Atacameños (En línea)*, 69: e4997. <https://doi.org/10.22199/issn.0718-1043-2023-0016>



Chloris chilensis

Revista chilena de flora y vegetación

FLORA DEL SALAR DE ASCOTAN, REGIÓN DE ANTOFAGASTA (II REGIÓN), CHILE

Saltmarsh vascular flora at Ascotán. Región de Antofagasta (II). Chile

Sebastián Teillier A.

Escuela de Ecología y Paisajismo, Universidad Central

e-mail: steillier@chlorischile.cl

RESUMEN

En este trabajo se da cuenta de la flora vascular del salar de Ascotán. Este salar esta conformado por una serie de afloramientos de agua dulce que convergen hacia el centro del salar en una laguna, existiendo un fuerte gradiente de salinidad, desde el afloramiento hacia la laguna, donde la salinidad es muy alta y la vegetación desaparece. La flora vascular esta formada por unas 22 especies. Todas las especies encontradas son nativas, sin embargo, no se detectaron especies endémicas de Chile. Respecto a su distribución geográfica en Chile, se encontraron elementos de distribución predominante en los salares del Altiplano (rara vez sobrepasan en los 30°S), elementos de distribución en salares y humedales ubicados en la zona, pero a menor altitud ("desérticos"), y elementos de amplia distribución en los humedales del país.

Palabras clave: flora, salar, Chile, Altiplano

ABSTRACT

Ascotan saltmarsh has several freshwater springs that flows into a central shallow saline lagoon. An increasing salinity gradient was observed from the springs too the central lagoon, thus restricting terrestrial vegetation to the less salty areas next to the springs. There were 22 vascular plant species in the saltmarsh, all of them were native species but no chilean endemics were found. Geographic ranges of plant species in Chile, could be separated in categories: species with altiplanic distribution that are not found beyond 30°S latitude), species that grows also in saltmarshes and other wetlands at lower altitudes, and species with a broad distribution in chilean wetlands.

Key Words: flora, saltmarsh, Chile, Altiplano.

INTRODUCCION

El Altiplano chileno se caracteriza por la existencia de cuencas cerradas, situadas entre los diferentes cordones que forman la Cordillera de los Andes. De acuerdo con los antecedentes geológicos, estas cuencas lagunares formaban un sólo gran lago; movimientos tectónicos, de origen volcánico, llevaron a su fragmentación y a la aparición de numerosos salares en Bolivia y Chile (Keller et al. 1998).

La información disponible sobre la flora de la mayor parte de los salares chilenos, se encuentra en publicaciones muy antiguas o como información interna, a veces reservada, de organismos estatales o empresas privadas. Un caso semejante lo constituye la información sobre la flora vascular del Salar de Ascotán; si bien, éste fue explorado ya por Federico Philippi en 1884-1885 y las especies nuevas encontradas publicadas por R. A. Philippi (i.e. *Senecio ascotanensis* Phil.), hasta ahora no ha sido publicado un catálogo de su flora.

El objetivo de este trabajo es dar a conocer la composición de la flora vascular del salar de Ascotán; con este fin, se da a conocer el listado de las especies encontradas, una descripción morfológica y la distribución geográfica de ellas.

MATERIALES Y METODOS

El área del salar de Ascotán fue visitada en repetidas oportunidades entre los años 1993 y 1999. El área de este estudio incluye solamente las vertientes y pozones asociados al salar, por lo que se excluye a la flora de las laderas adyacentes.

El material colectado y herborizado, se encuentra depositado en el Herbario del Museo Nacional de Historia Natural (SGO) y se enviaron duplicados al Herbario de la Universidad de Concepción (CONC). La nomenclatura de las especies sigue principalmente a Marticorena et al (1985). La distribución geográfica de las especies se obtuvo con la colaboración de la Base de Datos del Proyecto Flora de Chile.

Area de Estudio

El Salar de Ascotán se encuentra situado en la Cordillera de Los Andes de la Región de Antofagasta (II), al nororiente de la ciudad de Calama ($21^{\circ}29' \text{ ls- } 68^{\circ}19' \text{ lw}$) a unos 3800 m de altitud, en promedio ([Fig.1](#)).

El salar se ubica en una gran cuenca orientada de N a S que está limitada, al Oeste, por el Cordón Occidental de la Cordillera de los Andes con los cerros del Azufre (5846 m), Carasilla (5040 m), y Polapi (5940 m); hacia el este, por el Cordón Oriental con los cerros Ascotán-Jardín (5478 m) y Araral (5688 m); hacia el sur, la cuenca se cierra con los faldeos asociados a los cerros Ascotán y Azufre, y, finalmente hacia el norte, con el sector de las serranías que lo separan del salar de Carcote.

El clima del área de estudio corresponde a un clima de tendencia tropical (Di Castri y Hayek, 1976). Este, presenta un grado importante de aridez ya que las precipitaciones. Datos de las estaciones climáticas más cercanas, indican que las precipitaciones alcanzan un promedio de 80 mm en Ollagüe y 49,2 mm en Cebollar -promedio de las precipitaciones de 16 años- (DGA, 1992). Las precipitaciones se concentran principalmente en el período correspondiente al verano, aunque también se pueden registrar precipitaciones sólidas (nieve y granizo) durante el período invernal.

La distribución de las plantas vasculares en los ambientes asociados al salar de Ascotán, estaría bajo la influencia de dos gradientes, uno hídrico y otro de salinidad. El salar es alimentado por afloramientos de agua dulce (“vertientes y pozones”) que se ubican, principalmente, en los márgenes oriental y occidental del salar. El agua que surge de ellos ve aumentada su salinidad en la medida que se mezcla con las aguas de las lagunas interiores del salar (Keller et al, 1998). La presencia de la vegetación es abundante en el sector de la vertiente más próximo a la surgencia, mientras que tanto la diversidad como la abundancia, decrecen hacia el interior, hasta desaparecer en la cercanía de las lagunas, donde la alta salinidad hace imposible la existencia de plantas vasculares (Fig.2). La ausencia de surgencias de agua determina, al margen de la salinidad, la ausencia total de vegetación o la presencia de la vegetación zonal del área correspondiente a un arbustal (tolar) donde predominan especies como *Atriplex imbricata*, *Adesmia horrida*, *Adesmia erinacea*, *Acantholippia punensis* y *Chuquiraga atacamensis* (Obs. Pers.).

RESULTADOS

La flora vascular del salar de Ascotán está integrada por unas 22 especies (Anexo 1). La mayor parte de ellas corresponden a las familias Gramineae (Poaceae), Cyperaceae y Compositae (Asteraceae). No se encuentran especies en las categorías de conservación propuestas por Benoit (1989).

La distribución geográfica de las especies se muestra en la Tabla 1. Se observa, en primer lugar, la ausencia de especies endémicas de Chile. Una parte importante de las especies detectadas (13) muestra áreas de distribución que en Chile no sobrepasan, hacia el sur, la latitud de Chañaral (III Región) y son exclusivas de la flora del territorio considerado como Altiplano ($\pm$ límite sur 30°, Villagrán et al. 1983). Entre estas señalamos a: *Scirpus atacamensis*, *Puccinellia frigida*, *Festuca hypsophila*, *Werneria incisa*, *Sarcocornia pulvinata* y *Arenaria rivularis*. Otras como *Baccharis juncea* y *Lycium humile*, se encuentran también en salares y otros ambientes de humedales situados a menor altitud que presentan algún grado de salinidad (i.e. Salar de Atacama -Poblete et al., 1991), y tampoco sobrepasan la III Región. Por último, 9 especies, entre las que citamos a *Scirpus americanus*, *Juncus arcticus*, *Hypsela reniformis*, *Triglochin concinna* y *Lilaeopsis macloviana*, son de distribución geográfica más amplia.

DISCUSION

La flora del salar de Ascotán, por su composición, está muy relacionada con la de otros salares altoandinos-altiplánicos, tanto de Chile (Teillier, 1998), como de Bolivia (Navarro,

1993) y Argentina (Cabrera, 1957). Este carácter está expresado en la existencia de especies comunes como *Sarcocornia pulvinata*, *Scirpus atacamensis*, *Distichlis humilis* y *Deyeuxia eminens*, entre otras, presentes en los salares del Altiplano en los países mencionados. El contingente de flora del Altiplano no es, sin embargo, la única fuente de especies. En el salar de Ascotán se encuentran también especies con distribución de tipo “desértica”; al respecto, resulta interesante la presencia de *Lycium humile*, una especie con hojas suculentas, ornitocora, característica del salar de Atacama, ubicado a menor altitud (Poblete et al. 1993); también llama la atención la aparición de otras especies frecuentes en ambientes de desierto de menor altitud como *Distichlis spicata*, *Baccharis juncea* y *Tessaria absinthioides*. Por último, otro contingente florístico está representado por aquellas especies de amplia distribución en humedales del norte y centro de Chile, tales como *Hypsela reniformis*, *Scirpus americanus* y *Juncus arcticus*.

La ausencia de especies endémicas de Chile podría deberse a la existencia de eventos de dispersión de larga distancia desde otros salares de Chile y Bolivia, mediados por la fauna (aves y camélidos); aunque no puede descartarse la hipótesis que el aislamiento del área haya sido, hasta ahora, de una duración insuficiente para generar especiación local.

En conclusión, desde el punto de vista de florístico resulta importante destacar, que la confluencia de elementos florísticos, altiplánicos, desérticos (sensu Villagrán et al, 1983), y otros de amplia distribución en Chile, otorga al salar de Ascotán un carácter de unicidad sobresaliente entre los salares del Altiplano de Chile. En el marco de la aguda necesidad de recursos hídricos para el desarrollo de la minería en el Norte Grande de Chile, la conservación de este tipo de humedal resulta de gran importancia para la mantención de la diversidad florística y faunística regional.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Geotécnica Consultores y a la Cia. Minera El Abra por las facilidades para el acceso al área de estudio. A Y. Vilina, H. Samaniego y G. Martínez por su ayuda en terreno. Para la identificación del material se contó con el apoyo de los curadores de los herbarios CONC y SGO. A C. Márquez se agradece la confección de la figura 1. El autor agradece, además, a C. Marticorena por los datos sobre la distribución geográfica de las especies y sus sugerencias para la edición y a R. Ginocchio por la traducción del resumen.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

BENOIT IL (Ed.) 1989. Libro rojo de la flora terrestre de Chile. CONAF. Santiago de Chile.

CABRERA A 1957. La vegetación de la República Argentina. VI. La vegetación de la puna argentina. Rev. Invest. Agric. 11 (4): 317-412.

DGA (Dirección General de Aguas) 1992. Listado de datos de estaciones meteorológicas de Chile. Ministerio de Obras Públicas de Chile.

DI CASTRI F & E HAYEK 1976. Bioclimatología de Chile. Imprenta Editorial Universidad Católica, Santiago.

FAUNDEZ, L. & J MACAYA 1997. Presencia de *Sarcocornia pulvinata* (Fries) A.J.Scott (Chenopodiaceae) en Chile. Not. Mens. Mus. Nac. Hist. Natural, Santiago. 328:3-5.

KELLER B & D SOTO 1998. Hydrogeology and preservation of *Orestias* in northern Chile. Revista Chilena de Historia Natural 71: 147-156.

MARTICORENA C & M QUEZADA 1985. Catálogo de la flora vascular de Chile. Gayana Botánica (1-2) 1-157.

NAVARRO G 1993. Vegetación de Bolivia: el Altiplano meridional. Rivasgodaya 7: 69-98.

POBLETE V., V CAMPOS, L GONZALEZ & G MONTENEGRO 1991. Anatomical leaf adaptations in vascular plants of a salt marsh in the Atacama Desert. Revista Chilena de Historia Natural 64: 65-75.

TEILLIER S 1998. Flora y vegetación del área de Collaguasi-salar de Coposa. Revista Chilena de Historia Natural 71: 313-329.

VILLAGRAN C, MT KALIN ARROYO & C MARTICORENA 1983. Efectos de la desertización en la distribución de la flora andina de Chile. Revista Chilena de Historia Natural. 56 (2): 137-157.

Citar este trabajo como:

S. Teillier 2000. Flora del salar de Ascotán. Región de Antofagasta (II), Chile. *Chloris Chilensis*. URL: <http://www.chlorischile.cl>

Anexo 1

SALAR DE ASCOTÁN: CATÁLOGO DE LAS ESPECIES DE PLANTAS VASCULARES

MAGNOLIOPSIDA (Dicotiledóneas)

CAMPANULACEAE

Hypsela reniformis (Kunth) K. Presl, Prodr. Monogr. Lobel. 45. 1836.

Hierba perenne, estolonífera. Hojas en roseta, largamente pecioladas, orbiculares, glabras. Flores blancas. Escasa, crece sólo en una vertiente situada al NW del salar, al norte de la Estación Cebollar (Palpana). ST 4236 (SGO).

CARYOPHYLLACEAE

Arenaria rivularis Phil., Reise Atacama 184. 1860.

Hierba perenne, tallos hasta 5 cm, forma céspedes laxos. Hojas oblongo-lineares. Flores terminales, solitarias, blancas, sésiles. Frecuente ([Fig.3](#)). ST 4223 (SGO).

COMPOSITAE

Baccharis acaulis (Wedd. ex R.E. Fries) Cabr., Bol. Soc. Argent. Bot. 16(3): 255. 1975.

Hierba acaule, perenne, rizomatosa, forma céspedes de hasta 10 mm de altura. Hojas glabras, lineares, de hasta 10 mm. Cabezuelas sésiles de 5-7 mm diámetro. Poco frecuente, se encuentra preferentemente en la vertiente V-2 ([Fig.1](#)). Es, al parecer, una especie escasa en nuestro país, previamente conocida sólo en el Salar de Aguas Calientes ([Fig.4](#)). ST 4225 (SGO), 4250 (SGO).

Baccharis juncea (Lehm.) Desf., Cat. Pl. Horti Paris. 163. 1829.

Arbusto con ramas de hasta 80 cm altura. Hojas glabras, lineares a veces las inferiores lobuladas, de hasta 15 cm de largo. Cabezuelas blancas, de hasta 5 cm de diámetro. Poco frecuente ([Fig.5](#)). ST 4217 (SGO)

Tessaria absinthioides (Hook. et Arn.) DC., Prod.5: 457.

(*Pluchea absinthioides* (Hook. et Arn.) H. Robinson & Cuatr. Phytologia 27:284. 1973.)

Arbusto de hasta 70 cm de altura. Hojas oblanceoladas de 5-8 cm, atenuadas en la base formando un pseudopécíolo, ambas superficies cano-tomentosas. Cabezuelas rosadas, terminales, reunidas en cimas, 6-8 mm x 4-5 mm, involucro 3-4 seriado, campanulado. Flores hermafroditas centrales > 5, las demás sólo pistiladas. Aquenios provistos de vilano. Planta escasa en el área de estudio, sólo se encontró en una de las vertientes (V8).

Werneria incisa Phil., Anales Mus. Nac. Chile Secc. 2,8:41. 1891.

(*Xenophyllum incisum* V.A. Funk, Novon 7:239.1997.

Hierba perenne, rizomatosa, de hasta 8 cm. Tallos cubiertos por la base de las hojas. Hojas glabras, imbricadas en la base con la parte apical levemente separada del tallo, láminas linear-aovadas de 5-6 x 2-3 mm, borde entero y apice trifido, las lobulaciones del ápice de menos de un tercio del largo de la lámina. Capítulos radiados, de 9-10 x 9-10 mm, sésiles, emergen entre las hojas, involucre uniseriado, 12-14 brácteas. Flores dimorfas; las exteriores liguladas, blancas, las interiores tubulosas amarillas. Solo en las vertientes del NE del Salar (Vertientes 2-7-[Fig.6](#)). ST 4226 (SGO).

CHENOPODIACEAE

Sarcocornia pulvinata (Fries) A. J. Scott, Bot. Journ. Linn. Soc. 75:369. 1977.

Hierba perenne, forma cojines blandos. Hojas fuertemente apretadas de verdes a rojizas, opuesto decusadas, concrescentes en la base, carenadas, triangulares, de 3 x 1(2) mm. Semillas negras. Muy frecuente ([Fig.7](#), [Fig.8](#)). ST 3662 (SGO), 4221 (SGO), 4238 (SGO).

SOLANACEAE

Lycium humile Phil. Reise Atac. 1860.

Arbusto enano, de hasta 5 cm de altura. Hojas suculentas. Flores blancas. Fruto, una baya de color negro. Poco frecuente, crece sólo en las vertientes V9 y V10 ([Fig.9](#)). ST 4220 (SGO).

UMBELLIFERAE

Lilaeopsis macloviana (Gand.) A.W.Hill, J. Linn. Soc. Bot. 47:545.1927.

Hierba acuática, sumergida, rizomatosa, de hasta 8 cm. Hojas lineales, fistulosas, septadas, glabras. Umbelas más cortas que las hojas, flores blancas. Planta acuática. Poco frecuente. ST 4222 (SGO), 4232 (SGO)

LILIOPSIDA (Monocotiledóneas)

CYPERACEAE

Carex maritima Gunn. var. *misera* (Phil.) Fern., Rhodora 35: 397.1933.

Hierba perenne, rizomatosa, forma céspedes poco apretados, de hasta 4 cm altura. Inflorescencias de hasta 1 cm, no sobrepasan el largo de las hojas. Flores femeninas con dos estigmas. Se encontró sólo en la vertiente NW del salar, pasada la Estación Cebollar (Palpana). Se observó sólo material estéril, no se colectó.

Scirpus americanus Pers. ssp. *monophyllus* (J. et K. Presl) Koyama, Canad. J. Bot. 41: 1118. 1963.

Hierba perenne con rizoma rastrero; tallos de hasta 20 cm altura., trígonos. Inflorescencia en glomérulos de 8-10 mm largo, compuestos por 1-3 espiguillas castañas. Escasa, crece sólo en las vertientes V9 y V11 ([Fig.10](#)).

Scirpus atacamensis (Phil.) Boeck, Linnaea 36: 482. 1870.

Hierba perenne. Forma cojines apretados, poco convexos. Hojas algo mucronadas, poco punzantes, de hasta 2,5 cm. Espiguillas de hasta 10 mm de largo, situadas sobre un pedúnculo de hasta 2 cm. Glumas pajizas, brillantes, de hasta 6-7 mm largo. Utrículo color café amarillento, sin setas hipóginas, de 1,5 mm. Muy frecuente ([Fig.11](#)). ST 4230 (SGO).

GRAMINEAE

Deyeuxia eminens J. Presl, Reliq. Haenk. 1:250. 1830.

Hierba perenne en champas. Tallos floríferos de hasta 100 cm. Hojas de hasta 60 cm, lámina áspera, ensanchada hacia la base y convoluta hacia el extremo. Escasa, se encontró sólo en la vertiente NW, al norte de la Estación Cebollar (Palpana). ST 4251 (SGO).

Distichlis humilis Phil., Anal. Mus. Nac. Chile, 2:8:86. 1891.

Hierba perenne, rizomatosa. Tallos floríferos de hasta 6 mm. Hojas con láminas de hasta 5 mm. Panoja de hasta 10 mm, con una sola espiguilla. Frecuente ([Fig.12](#)). ST 4231 (SGO)

Distichlis spicata (L.) Greene, Bull. Calif. Acad. Sci. Bul. 2:415. 1887.

Hierba perenne, estolonífera. Tallos floríferos de hasta 15 cm. Hojas coriáceas, dísticas, 5-7 cm largo, escábridas, lígula pilosa. Panoja de 2,5-3cm largo, conformada por numerosas espiguillas, estas, aplanadas con 8 a 10 flores. Especie dioica. Escasa, crece sólo en la vertiente V9. ST 4218 (SGO)

Festuca deserticola Phil., Reise Atac. 56. 1860.

Hierba perenne en champas. Tallos floríferos de hasta 30 cm. Hojas verde-amarillentas; láminas glabras, convolutas, de hasta 11 cm. Escasa, observada sólo en la vertiente situada al NW del salar pasada la Estación Cebollar (Palpana). Se observó sólo lo material estéril, no se colectó.

Festuca hypsophila Phil., Anal. Mus. Nac. Chile 2:8:89. 1891.

Hierba perenne en champas. Tallos floríferos de hasta 40 cm. Hojas verde - amarillentas; láminas de hasta 35 cm, escábridas, con el interior piloso; lígula diminuta, pilosa. Panoja estrecha de hasta 15 cm; espiguillas de 20 mm; glumas desiguales la inferior de 3 mm y la superior de 4 mm; lemma escábrida a ciliada en el margen; arista de 0,5 mm. Poco frecuente, se encontró en la vertiente 7 y en la laguna situada al NW del salar, en el sector de Palpana- ([Fig.13](#)). ST 4206 (SGO), ST 4247 (SGO)

Puccinellia frigida (Phil.) I.M. Johnst., Physis 9:300. 1929.

Hierba perenne en champas. Cañas floríferas de hasta 15 cm. Hojas lineares, glabras, de hasta 6 cm, lámina foliar de hasta 3 cm, algo curvada. Panoja de hasta 5 cm de largo, incluida en una bráctea. Espiguillas glabras, de hasta 2 mm. Muy frecuente. ST 4205 (SGO), 4224 (SGO), 4229 (SGO).

JUNCACEAE

Juncus arcticus Willd. , Ges. Naturf. Freunde Berlin Mag. Neuesten Entdeck. Gesamnten Naturk. 3: ?. 1809.

(*Juncus balticus* Willd, Ges. Naturf. Freunde Berlin Mag. Neuesten Entdeck. Gesamnten Naturk. 3: 298. 1809.

Hierba perenne, rizomatosa, de hasta 40 cm de altura, tallos cilíndricos, punzantes, vainas café oscuras, brillantes. Inflorescencias pseudolaterales, laxas, rojizas. Poco frecuente, crece en la vertiente V9 y en una laguna situada al NW del salar, pasada la Estación Cebollar (Palpana)([Fig.14](#)). ST. 3663 (SGO), 4204 (SGO).

JUNCAGINACEAE

Triglochin concinna Davy, Erythea 3:117.1898.

Hierba perenne, cespitosa, estolonífera, de hasta 5 cm. Hojas filiformes, cilíndricas, algo succulentas. Escapo floral cilíndrico, de hasta 20 mm. Flores verdosas. Frecuente ([Fig.15](#)). ST 4219 (SGO), 4227 (SGO).

POTAMOGETONACEAE

Potamogeton strictus Phil., Viage Des. Atacama 224. 1860.

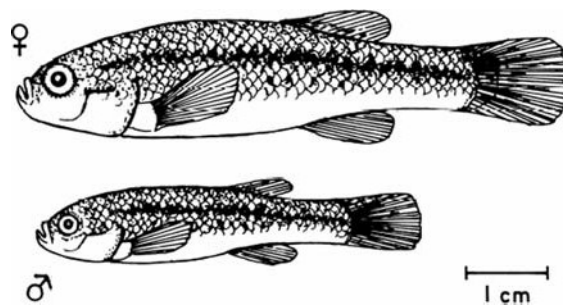
Hierba acuática, enraizada. Hojas natantes, lineales. Inflorescencias emergentes, 2-6 verticilos de flores.

Poco frecuente. ST 4228 (SGO)

RUPPIACEAE

Ruppia filifolia (Phil.) Skotts., Kongl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. 56 (5) 171. 1916.

Hierba acuática, enraizada. Tallos muy ramificados. Hojas filiformes, de color pardo a verde. Inflorescencia envuelta al comienzo por la base de las hojas, posteriormente los pedúnculos se elongan y las flores emergen sobre el agua. Fruto, un aquenio. Frecuente. ST 4216 (SGO), 4237 (SGO):

Threatened fishes of the world: *Orestias ascotanensis* Parenti, 1984 (Cyprinodontidae)**Irma Vila · Marco A. Mendez · Sergio Scott · Pamela M. Morales · Elie Poulin**Received: 19 June 2006 / Accepted: 17 September 2006 / Published online: 24 November 2006
© Springer Science+Business Media B.V. 2006**Keywords** *Orestias* · Killifish · Salt lake · Conservation**Common name:** Killifish; Karachi. **Conservation status:** Endangered—Chilean Endangered Species List, Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile, 1998. **Identification:** *Orestias ascotanensis* Parenti is a small, robust, fusiform, sexually dimorphic species. Females have more complete lateral scale rows than males. *Orestias* are generally irregularly scaled. Head length 35% of SL. Juvenile color mottled, adults light to dark brown with pale yellow to cream ventrum. Ventrums and basal zone of the pectoral, dorsal and anal fins are unscaled, caudal fin truncate, lower jaw upturned. Outer teeth of jaw are unicuspid, unpigmented and protruding beyond epithelium (Parenti 1984;Martínez et al. 1999). Fins are relatively longer than other southern species (D13, A13, P18). Head sensory pattern of clear lyre-shaped neuromasts on the dorsal head surface, continuing laterally along the preopercle and mandible. Adults reach 90 mm SL, females significantly larger as most *Orestias* species (Figure by Cecilia Fernández). *O. ascotanensis* differs from the other southern Altiplano species by the combination of: (1) the longest head, (2) a more upturned mouth, (3) 48 chromosomes, (4) 31–32 vertebrae, and (5) 29–34 lateral line scales (Arratia 1982; Parenti 1984; Vila and Pinto 1986; Costa 1997, 2003; Lüssen et al. 2003; Vila 2006). **Distribution:** *Orestias ascotanensis* is endemic to the Chilean Altiplano, restricted to springs of Ascotán salt lake, at 3,700 m a.s.l., presently distributed inI. Vila · S. Scott · P. M. Morales · E. Poulin
Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad
de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425,
Casilla 653, CP 780-0024 Ñuñoa, Santiago, ChileM. A. Mendez
Laboratorio de Genómica Evolutiva, INTA,
Universidad de Chile, Macul 5540, Casilla 138-11,
Santiago, ChileP. M. Morales · E. Poulin (✉)
Institute of Ecology and Biodiversity, Universidad
de Chile, Santiago, Chile
e-mail: epoulin@uchile.cl

small isolated populations of a few hundreds individuals, tolerating salinities no higher than 2–4 g l⁻¹ of total dissolved solids (Keller and Soto 1998). **Habitat and ecology:** *Orestias ascotanensis* is a schooling fish, individuals cluster independent of size. A diurnally-active, surface, and mid-waters dweller, feeding among shallower water macrophytes, especially *Potamogeton* sp., which provides protection from bird predation. They feed on snails, aquatic insect larvae and microcrustaceans.

Reproduction: Matures at 1 year of age, lives 3 or 4 years, spawning small egg batches all year long. Females lay 2.0–2.5 mm diameter eggs, each with 20 long adhesive filaments that stick to macrophytes. Hatching occurs after 12–14 days. Eggs, embryos and yolk sacs are highly pigmented in response to high irradiance. Larvae feeding on hatching and remain among macrophytes. **Threats:** The negative hydrological water balance (Keller and Soto 1998), and the increasing demand for water mainly for mining, are responsible for the progressive drying of springs, increased salinity of waters and consequent reduction of populations.

Conservation actions: Restoration of vegetation and hydrology, together with artificial reproduction, are proposed to recover populations (Jara et al. 1995). **Conservation recommendations:** Secure volumes of freshwater and continued management of the remaining isolated populations as genetically-distinct forms to increase numbers.

Acknowledgements This work was supported by grant MULT 05/04-2 Universidad de Chile and ICM P05-002.

References

- Arratia G (1982) Peces del Altiplano de Chile. In: Veloso A, Bustos E (eds) El hombre y los ecosistemas de montaña MAB-6. El ambiente natural y las poblaciones humanas de Los Andes del Norte Grande de Chile, Volumen I. La vegetación y los vertebrados inferiores de los pisos altitudinales entre Arica y El Lago Chungará. ROST-LAC, UNESCO, Montevideo, Uruguay, pp 93–133
- Costa W (1997) Phylogeny and classification of the Cyprinodontidae revisited (Teleostei: Cyprinodontiformes): are Andean and Anatolian killifishes sister taxa? J Comp Biol 2:1–17
- Costa W (2003) Family Cyprinodontidae (Pupfishes). In: Reis R, Kullander S, Ferraris K (eds) Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs, Porto Alegre, pp 549–554
- Jara F, Soto D, Palma R (1995) Reproduction in captivity of the endangered killifish *Orestias ascotanensis*, (Teleostei: Cyprinodontidae). Copeia 1995:226–228
- Keller B, Soto D (1998) Hydrogeologic influences on the preservation of *Orestias ascotanensis* (Teleostei: Cyprinodontidae) in Salar de Ascotán, northern Chile. Rev Chil Hist Nat 71:147–156
- Lüssen A, Falk TM, Villwock W (2003) Phylogenetic patterns in populations of Chilean species of the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae): results of mitochondrial DNA analysis. Mol Phylogenet Evol 29:151–160
- Martínez G, Bugueño N, Vila I (1999) *Orestias ascotanensis* en el Salar de Ascotán. Not Mens Mus Nac Hist Nat 339:7–12
- Parenti LR (1984) A taxonomic revision of the Andean Killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). Bull Am Mus Nat Hist 178:107–214
- Vila I (2006) A new species of killifish in the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontiformes) from the Southern High Andes, Chile. Copeia 3:471–476
- Vila I, Pinto M (1986) A new species of Killifish (Pisces. Cyprinodontidae) from the Chilean altiplano. Rev Hydrobiol Trop 19:233–239



Influenced but not determined by historical events: genetic, demographic and morphological differentiation in *Heleobia ascotanensis* from the Chilean Altiplano

Moisés A. Valladares¹, Marco A. Méndez¹ and Gonzalo A. Collado²

¹Laboratorio de Genética y Evolución, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Región Metropolitana, Chile

²Departamento de Ciencias Básicas, Facultad de Ciencias, Universidad del Bío-Bío, Chillán, Región del Bío-Bío, Chile

ABSTRACT

In the present study, we focus on the phylogeographic pattern, demographic history and morphological differentiation of *Heleobia ascotanensis*, a freshwater gastropod restricted to the Ascotán saltpan in the Chilean Altiplano. The current distribution of the species is limited to twelve isolated or partially isolated springs that were affected by transitions between humid and arid periods during last glaciations. The genetic analysis of 322 specimens showed that *H. ascotanensis* is subdivided into three genetically divergent populations, with low and moderate degrees of historical gene flow among them and incipient morphological differentiation as a consequence of genetic and geographical isolation. Molecular analyses revealed different demographic histories among populations which seem to respond independently to climatic events, probably due to an environmental imposition and idiosyncratic strategies developed to cope with water availability. The results of this study and co-distributed taxa support the hypothesis that contemporary and historical events have influenced microevolutionary differentiation of these snails, although there is a need to complement further information to predict genetic or morphological divergence at microgeographic scale.

Subjects Taxonomy, Freshwater Biology, Population Biology

Keywords Microgeographic differentiation, Morphometric analysis, Phylogeography, Freshwater snails, Humid-arid transitions

INTRODUCTION

The physiography of the South American Altiplano landscape is characterized by several closed basins mainly originated by a high volcanic activity that took place since the Miocene, accompanied by complex climatic events (*Fornari, Risacher & Féraud, 2001; Risacher, Alonso & Salazar, 2003; Strecker et al., 2007; Placzek, Quade & Patchett, 2011; Placzek, Quade & Patchett, 2013*). At present, the internal hydrological systems constitute closed evaporitic ecosystems with unique properties transforming the region in a natural scenery for the study of the evolutionary diversification of aquatic biota (*Collado, Valladares & Méndez, 2013; Vila et al., 2013; Victoriano et al., 2015*). Nowadays the Altiplano is

Submitted 6 February 2018
Accepted 21 September 2018
Published 17 December 2018

Corresponding author
Gonzalo A. Collado,
gcollado@ubiobio.cl,
collado.gonzalo@gmail.com

Academic editor
Marcial Escudero

Additional Information and
Declarations can be found on
page 17

DOI 10.7717/peerj.5802

© Copyright
2018 Valladares et al.

Distributed under
Creative Commons CC-BY 4.0

OPEN ACCESS

characterized by having conditions of aridity during most of the year, except for humid period known as South American Summer Monsoon (SASM) from December to March (Zhou & Lau, 1998; Garreaud et al., 2009; Marengo et al., 2012). The SASM is characterized by intense convective activity and precipitation that reach its maximum during the austral summer (Carvalho et al., 2011; Carvalho & Cavalcanti, 2016), and its year-to-year variability in precipitation is mainly associated to changes in the mean zonal wind over the Altiplano, largely modulated by sea surface temperature (SST) across the tropical Pacific Ocean (Vuille, Bradley & Keimig, 2000; Garreaud & Aceituno, 2001). Regarding variability in a temporal climatic context, the SASM showed a coherent regional signal of a weak monsoon during the Medieval Climate Anomaly period (c. 950–1250) and a stronger event during the Little Ice Age (c. 1450–1850) (Carvalho et al., 2011). Contrasting the actual hydrographic conditions on the Altiplano mainly modulated by the SASM, during the Pleistocene most of the region was covered by great paleolakes over 3.650 m altitude (influenced by global glaciations), which connected numerous hydrographic basins currently disconnected (Lavenue, Fornari & Sebrier, 1984; Fornari, Risacher & Féraud, 2001; Blard et al., 2011; Placzek, Quade & Patchett, 2013). With the transition of humid periods that characterized the Plio-Pleistocene to dry seasons prevailing during the Holocene, the aquatic environments were fragmented causing the isolation of populations confined to these systems (e.g., Keller & Soto, 1998).

Taxa distributed in patchy aquatic systems show highly geographically structured populations, probably because appropriate habitats are often surrounded by inappropriate environments, therefore gene flow usually depends on the dispersal capabilities of the species (Johnson, 2005). The genetic structure of freshwater fauna confined to the Altiplano usually reflects environmental changes that fragmented previously continuous hydrological systems, changes particularly important for poorly dispersing species such as snails and amphipods (Seidel, Lang & Berg, 2009; Murphy et al., 2012). This pattern has been demonstrated at species and population level in species of snails (Collado, Vila & Méndez, 2011; Collado & Méndez, 2012a; Collado & Méndez, 2013), fishes (Keller & Soto, 1998; Morales, Vila & Poulin, 2011; Cruz-Jofré et al., 2016; Guerrero-Jiménez et al., 2017) and amphibians (Sáez et al., 2014; Victoriano et al., 2015).

A large number of species of small caenogastropods of the genus *Heleobia* Stimpson, 1865 inhabit a variety of brackish and freshwater ecosystems in the Andean Altiplano (Courty, 1907; Pilsbry, 1924; Biese, 1944; Biese, 1947; Haas, 1955; Hubendick, 1955; Dejoux & Iltis, 1992; Collado, 2015; Collado, Valladares & Méndez, 2013; Collado, Valladares & Méndez, 2016). Given the similarity in external shell morphology, shell traits (the only ones available in some of them) become inconsistent at the time of identifying and delimiting species in the group (Cazzaniga, 2011; Collado, Valladares & Méndez, 2013), although morphometric analyses have detected some morphological differentiation among different lineages (Collado, Valladares & Méndez, 2016). The Ascotán saltpan is located in the southern Altiplano in Chile and is the type locality of *Heleobia ascotanensis* (Courty, 1907), a species comprising five subspecies that were described based uniquely on external shell morphology (Courty, 1907); the original description by Courty indicates that in the saltpan, besides *Heleobia*, originally described under the genus *Paludestrina* d'Orbigny, 1840, dwell two

species of the genus *Bithinella* Fischer, 1885 (see [Collado & Méndez, 2012b](#)). Subsequent studies have shown that only *Heleobia* specimens are found in the saltpan, therefore [Courty \(1907\)](#) probably overestimated the number of species in the system due to subtle morphological differences among the individuals analysed ([Collado, Valladares & Méndez, 2013](#); [Collado, Valladares & Méndez, 2016](#)). Previous molecular phylogenetic studies have showed that *Heleobia* populations from this saltpan are genetically differentiated from the rest of populations inhabiting the Altiplano ([Collado, Valladares & Méndez, 2013](#)), as well as suggested the existence of some genetic structure within the system. Moreover, the monophyly and support values suggest that two distinct lineages co-occur in the Ascotán saltpan ([Collado, Valladares & Méndez, 2013](#); [Collado, Valladares & Méndez, 2016](#)). It is also important to note that the saltpan comprises twelve isolated or partially isolated springs and both existing molecular studies that analysed *Heleobia* populations from the Ascotán saltpan, only included two springs so the genetic diversity could be subestimated.

The pulmonate freshwater snail *Biomphalaria crequii* ([Courty, 1907](#)) is co-distributed with *Heleobia* in a large part of the Ascotán saltpan. A genetic study carried out in this system showed that three genetic groups were present within *B. crequii* populations, one of them restricted to the north-central area of the saltpan, a second including snails from the south-central section, and a third from the southernmost spring ([Collado & Méndez, 2013](#)). Similarly, another molecular study revealed that the endemic killifish *Orestias ascotanensis* Parenti, 1984 presents high levels of genetic diversity that accounts for four differentiated groups, two located at the north and south ends and other two including several springs confined to the central area of the system being indicative of some gene flow among populations ([Morales, Vila & Poulin, 2011](#); [Cruz-Jofré et al., 2016](#)). It has been suggested that this pattern of genetic structure in these taxa was mainly stimulated by a combination of factors such as fluctuation of water levels (historical and contemporary), different altitude ranges and geographic isolation of populations (see [Morales, Vila & Poulin, 2011](#); [Collado & Méndez, 2013](#); [Cruz-Jofré et al., 2016](#)).

In the present study, we examined the phylogeographic and demographic history of *H. ascotanensis* from the Ascotán saltpan to test whether this species shows population structure and whether this structure is associated with the physiography of the saltpan or it responds to past climatic events. Also, we estimated the historical gene flow among populations inhabiting the different springs of the system. Finally, we analysed morphological data to test for congruent variation between genetic groups. We hypothesized that *H. ascotanensis* would show high genetic structure due to geographical and environmental influences, particularly associated to the last three major humid periods in the region (Sajsi [c. 21–25 kya], Tauca [c. 14–18 kya] and Coipasa [c. 11–13 kya]). Ultimately, we proposed that the microevolutionary differentiation would be similar to the patterns described in co-distributed taxa, but not identical, reflecting an idiosyncratic response to the same historical events.

STUDY AREA

The Ascotán saltpan is one of the closed basins located in the Chilean Altiplano (Región de Antofagasta) between 21.2–21.4°S and 68.1–68.2°W at 3,760 m a.s.l. The hydrological

system extends around 33 km long by 16 km wide at its maximum range, representing a surface which is mainly covered by evaporitic deposits (243 km²), whose main water body (18 km²) is generated by a series of springs located mainly in the eastern area of the system (Fig. 1). These springs are fed by underground water coming from the contiguous basin Pastos Grandes Caldera located at 4,600 m altitude (Keller & Soto, 1998; Risacher, Alonso & Salazar, 1999; Risacher, Alonso & Salazar, 2003). On the eastern margin, twelve springs are isolated or partially isolated by vast areas of evaporitic lands that constitute topographic barriers difficult to cross for the aquatic organisms, so connectivity among springs and populations that inhabiting them is reduced. These springs are considered thermal since the water temperature varies among 16–22 °C, and the high conductivity and salinity indicates the ionic nature of the saltpan (Keller & Soto, 1998; Márquez-García et al., 2009; Risacher, Fritz & Hauser, 2011).

MATERIAL & METHODS

Sample collection

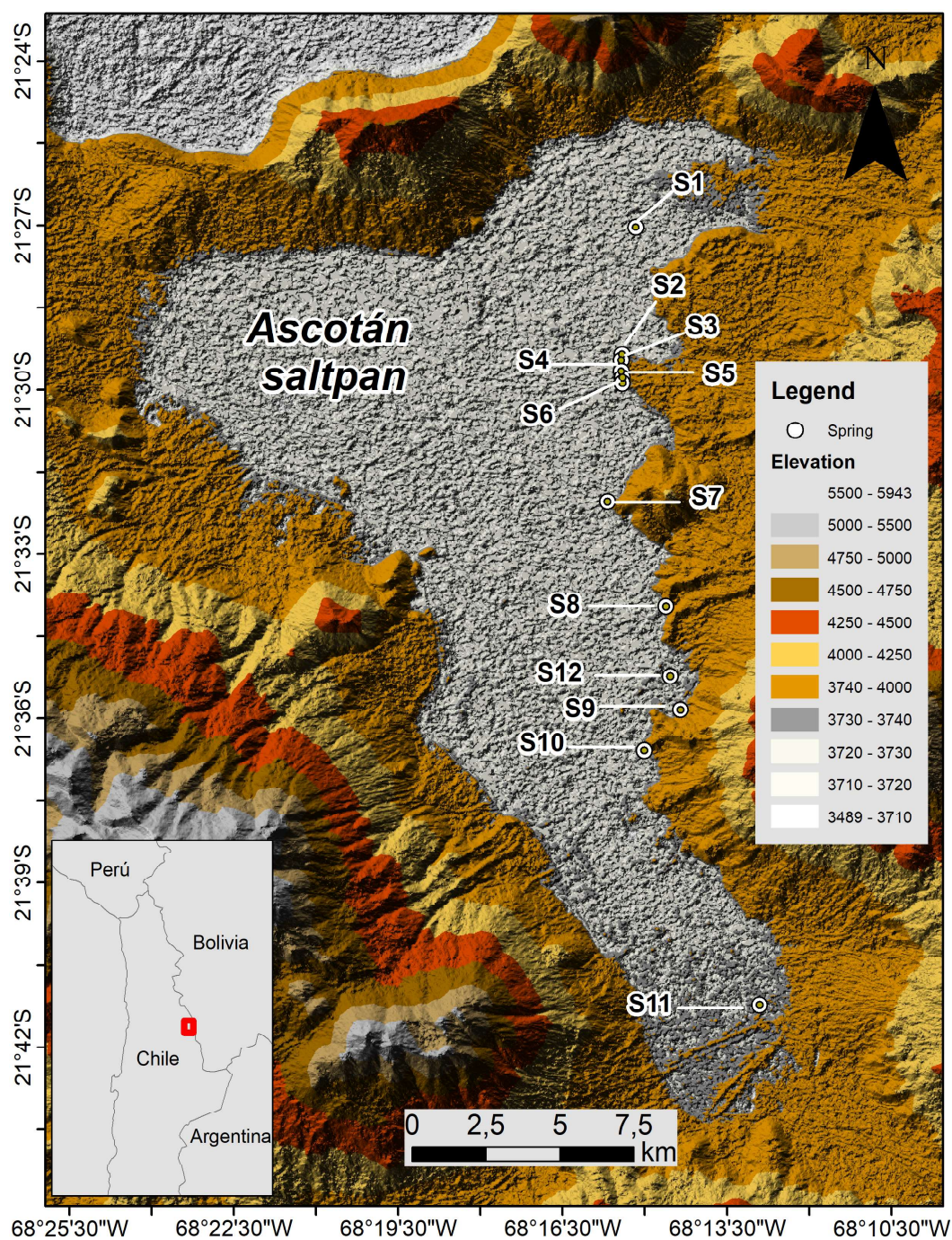
The specimens of *H. ascotanensis* were collected in the water body in two periods due to climatic conditions that did not allow us to sample all springs at once. In April 2012 all springs (except Spring 1) were sampled, and in April 2013 Spring 1 was visited. Also, in April 2013 we collected additional specimens from Spring 11 and Spring 12, these individuals share the same genetic pool (haplotypes) and morphometric features as the specimens collected from the corresponding springs the year before, therefore they were considered as the same population. A minimum of 60 snails were collected by hand or using a small sieve (1 mm mesh) from sediment or macrophytes (usually *Lilaeopsis macloviana* (Gand.) A.W. Hill and *Ruppia filifolia* (Phil.)) in each spring. Sampled specimens were preserved in absolute ethanol for posterior morphological and genetic analyses. Gonzalo A. Collado was authorized to collect *Heleobia* snails in Chile (Resolution No. 3285, Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, Ministerio de Economía, Fomento y Turismo, República de Chile).

Molecular methods

Genomic DNA was extracted from specimens using the cetyl trimethyl ammonium bromide (CTAB) method (Winnepenninckx, Backeljau & De Wachter, 1993). Partial sequences of the cytochrome oxidase subunit I (COI) gene were amplified by the polymerase chain reaction using the primers HCO2198 and LCO1490 (Folmer et al., 1994). We used this mitochondrial gene for its usefulness in discriminating species through genetic barcode (Hebert et al., 2003), wide application in phylogeographic (and even phylogenetic) studies (Wilke, Schultheiß & Albrecht, 2009; Kroll et al., 2012; Wilke et al., 2013), and easy amplification, sequencing and analysis. Both strands of the amplified products were Sanger-sequenced at Macrogen Inc., Seoul, Korea. Forward and reverse strands were corrected for misreads and merged into one sequence file using CODONCODE ALIGNER v3.6.1 (CodonCode Corporation, Dedham, MA, USA).

Phylogeographic and genetic analyses

We calculated the number of polymorphic sites (S), number of haplotypes (K), haplotypic diversity (H) and nucleotide diversity (π) in DnaSP (Librado & Rozas, 2009). To visualise



Full-size [DOI: 10.7717/peerj.5802/fig-1](https://doi.org/10.7717/peerj.5802/fig-1)

the relationships between haplotypes, we constructed a median-joining network ([Bandelt, Forster & Röhl, 1999](#)) using the program PopART ([Leigh & Bryant, 2014](#)) with $\varepsilon = 0$. Pairwise F_{ST} values were calculated in ARLEQUIN v3.5 ([Excoffier, Laval & Schneider, 2005](#)) to investigate the degree of genetic differentiation among individuals sorted by springs (significance determined by 10,000 permutations). A Bayesian analysis of population structure accounting for the geographical distribution of *H. ascotanensis* was performed with the GENELAND v4.0.6 package ([Guillot, Mortier & Estoup, 2005](#)) in R v3.4.1 ([R Core Team, 2017](#)). GENELAND incorporates geographical coordinate information for genotyped individuals to estimate the most likely number of genetic groups or clusters (CT) and their spatial boundaries. For all GENELAND analyses we used an uncorrelated allele frequencies model, considering that an isolation-by-distance (IBD) pattern can cause algorithm instabilities in the correlated model. We also set the coordinate uncertainty to 0.0001 to allow for the possibility of different individuals captured at the same point to be assigned to different populations ([Guillot, 2008](#)). Our data set was analysed over 15 independent runs, assuming a $CT_{min} = 1$ and a $CT_{max} = 12$ (total number of springs) and using the Dirichlet model. Analyses were run using 10^8 MCMC iterations and collecting data at every 100th iteration (see [Guillot, 2008](#)). We tested for hierarchical population structure with an analysis of molecular variance (AMOVA) using ARLEQUIN. To test for local structure at the population level, we placed all specimens from the twelve springs analysed into two different hypothesized population groupings according to the genetic clusters determined by the GENELAND package and the haplogroups defined by the median-joining network. Historical demography was studied by comparing the observed mismatch distributions with those expected under a sudden expansion model ([Rogers & Harpending, 1992](#)) using the sum of the squared deviations (SSD) implemented in ARLEQUIN and 10,000 bootstrap replicates to assess significance. Harpending's Raggedness index (rH) was also calculated to test the unimodality of observed data. ARLEQUIN was also used to calculate the Tajima's D ([Tajima, 1989](#)) and Fu's FS indices ([Fu, 1997](#)), which are sensitive to demographic changes.

To estimate the tendency of population growth through time we constructed a Bayesian skyline plot (BSP) as implemented in BEAST2 ([Bouckaert et al., 2014](#)) on XSEDE via the Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research Science (CIPRES) gateway portal ([Miller, Pfeiffer & Schwartz, 2010](#)). This Bayesian approach incorporates uncertainty in genealogy by using MCMC integration under a coalescent model, providing information about effective population sizes (N_e) through time ([Drummond et al., 2005](#)). The best-fitting substitution model was estimated in bModelTest ([Bouckaert & Drummond, 2015](#)). The running conditions included 10^7 iterations sampling model parameters every 1,000 steps using a relaxed exponential clock model and assuming a substitution rate of 1.7% substitutions per million years for invertebrates ([Wilke, Schultheiß & Albrecht, 2009](#)). The first 25% of steps were discarded to allow for burn-in. To assess the robustness of parameter estimates, two independent chains were run with identical settings. Log files were visualized using TRACER 1.6 ([Rambaut, Suchard & Drummond, 2014](#)).

The PAST3 software ([Hammer, Harper & Ryan, 2001](#)) was used to perform Mantel tests to evaluate the existence of isolation-by-distance (IBD). For this analysis, we determined the significance of correlations between matrices of pairwise distances between populations setting 10,000 randomizations, using the genetic distance matrix (F_{ST}) and geographical distances matrix between springs. We estimated the magnitude and direction of historic gene flow among spring populations grouped according to the results of the genetic structure analysis (haplogroups and genetic clusters), using MIGRATE-n v3.2.7 ([Beerli, 2006](#)) on CIPRES. Estimations of past mutation-scaled migration rates (M) among the studied populations were performed by grouping the individuals according to haplogroups and genetic clusters (defined by the GENELAND analysis). For the analysis, a Brownian motion model was run to estimate M , where $M = m/\mu$ (being m the historical migration and μ the mutation rate). The parameters (Φ) (mutation-scaled population size) and M followed an exponential distribution (0–100, mean = 50; 0–1,000, mean = 100, respectively), heating was set with four temperatures (1.0, 1.5, 3.0 and 10,000) with a static scheme. We ran 10 short chains with a total of 10,000 genealogy samples and three long chains with 1,000,000 samples, following a burn-in of 1,000 samples; three independent runs were performed.

Morphometric analyses

We studied shell shape variation of *Heleobia* populations from the Ascotán saltpan using outline analyses based on the elliptic Fourier analysis (EFA). To avoid issues associated with developmental size changes, we exclude juveniles from the analysis. Since we were unable to determine which specimens had reached maturity from shell characters by themselves, we used size as a proxy, analysing specimens in the upper third of the size distribution. Samples used in morphometric analyses ($N = 322$) corresponded to the same samples used in the molecular analysis. Since genetic analyses results were partially discordant, three different datasets were analysed: (i) the first dataset contained individuals organized by its spring of origin; (ii) the second dataset contained individuals sorted by haplogroups and; (iii) the third dataset contained individuals pooled by genetic clusters defined by GENELAND analysis.

Regarding the morphological study, the image of the shell of at least 23 snails per spring ([Table 1](#)) was taken from a ventral view using a camera (Moticam 5) coupled to a stereomicroscope (Motic SMZ-168). The images were subsequently processed in Adobe Photoshop CS6 (Adobe Systems Inc, 2012) to create a black-and-white bitmap image. Elliptic Fourier transformations were made using SHAPE software ([Iwata & Ukai, 2002](#)). With the software ChainCoder, we extracted the contours of the objects and the relevant information was stored as chain codes. We obtained the normalized EFDs from the chain-coded contour with the software Chc2Nef, and the coefficients of the EFDs were calculated by discrete Fourier transformation following [Kuhl & Giardina \(1982\)](#). We estimated that 30 harmonics were sufficient to reconstruct the outlines with high exactitude and resolution these 30 harmonics represent 99.99% of the total Fourier power spectrum ([Crampton, 1995](#)). We performed a principal components analyses on the variance–covariance matrix of the EFD coefficients in the software PrinComp. The

Table 1 Description of sampling springs of *Heleobia ascotanensis* specimens. Number of individuals per spring and their respective diversity indices based on mtDNA (COI) sequences.

Spring	Geographical coordinates	Altitude (m)	N	Number of polymorphic sites	Number of haplotypes	Haplotype diversity	Nucleotide diversity	Mean number of pairwise differences
1	21°27'02.0"S 68°15'09.8"W	3,733	29	15	8	0.527	0.00362	2.138
2	21°29'21.2"S 68°15'24.8"W	3,732	41	11	5	0.659	0.00837	4.949
3	21°29'27.8"S 68°15'25.6"W	3,734	23	12	5	0.723	0.00725	4.285
4	21°29'39.8"S 68°15'25.6"W	3,730	27	14	6	0.692	0.00901	5.328
5	21°29'47.2"S 68°15'24.5"W	3,729	24	10	4	0.634	0.00880	5.199
6	21°29'52.8"S 68°15'24.4"W	3,732	25	10	4	0.657	0.00866	5.120
7	21°32'02.7"S 68°15'40.7"W	3,731	24	5	3	0.562	0.00145	0.855
8	21°33'57.2"S 68°14'36.8"W	3,738	24	6	4	0.511	0.00143	0.848
9	21°36'11.7"S 68°15'01.4"W	3,735	23	6	3	0.561	0.00161	0.949
10	21°36'35.0"S 68°15'00.7"W	3,738	24	4	5	0.634	0.00138	0.815
11	21°41'13.9"S 68°12'54.0"W	3,740	34	11	13	0.822	0.00284	1.676
12	21°35'13.9"S 68°14'32.3"W	3,735	24	3	4	0.562	0.00107	0.634
Total			322	32	36	0.810	0.00740	4.376

seven effective principal components (number of PC whose proportion is larger than $1/\text{Number of analysed coefficients}$) that represented 94.54% of the total variance were used for the subsequent analyses. Shape differences between individuals from different springs and haplogroups were tested using a non-parametric multivariate analysis of variance (PERMANOVA) using 10,000 permutation in PAST3. Multivariate normality was checked with a multivariate normality test implemented in PAST3 that computes Mardia's multivariate skewness and kurtosis, with tests based on chi-squared (skewness) and normal (kurtosis) distributions. To test if the groups are morphologically distinct and to observe the percentage of correctly classified individuals in each group, linear discriminant analysis (LDA) was performed in PAST3. In addition, group assignment was cross-validated by leave-one-out cross-validation (jackknifing) procedure.

RESULTS

Population genetic and demographic analysis

The amplification of the COI gene produced a fragment of 591 nucleotides. The nucleotide composition in the complete dataset was 23.7% A, 17.2% C, 19.3% G and 39.7% T. Of

all specimens examined, the sequence alignment showed a total of 32 polymorphic and 26 parsimony informative sites, defining 36 haplotypes (GenBank accession numbers: [MF447901–MF448222](#)). The best-fitting model of nucleotide substitution, as determined by jModelTest, was the General Time Reversible model plus invariable sites (GTR+I), with $I = 0.81$. The mtDNA COI sequences of *Heleobia* showed a pattern of moderate haplotype diversity ($H = 0.810$), but high nucleotide diversity ($\pi = 0.0074$). At the spring level, Spring 11 presented the highest value of haplotype diversity and the highest value of nucleotide diversity was found in Spring 4. Of the remaining springs, the lowest value of haplotype diversity was detected in Spring 8 and the lowest value for nucleotide diversity in Spring 12 ([Table 1](#)).

The median-joining network recovered three well-differentiated haplogroups ([Fig. 2](#)). One group (Haplogroup 1), comprising haplotypes found in almost all the springs (except Spring 11), showed a star-like structure centred on the haplotype with the highest frequency (112 samples) spread over eleven springs. The second haplogroup (Haplogroup 2), which recovered sequences from Spring 2 to Spring 6 (and one sequence from Spring 1), showed a star-like structure integrated by four haplotypes. The third group (Haplogroup 3) included all specimens from Spring 11, the southernmost spring of the system. In this haplogroup, a star-like shape of the network was less apparent. The overall differentiation between populations was very high ($F_{ST} = 0.535$), and the closest springs showed lower values of differentiation when compared to remote springs ([Table S1](#)), indicating that almost all genetic variation lies among populations. The population structure estimated through GENELAND analysis generated three genetic clusters (CT = 3), called Clusters I, II, and III ([Fig. 3](#)). Each population inferred had a posterior probability of 0.90 belonging to one of the assumed clusters, providing strong support to the GENELAND analysis results. Cluster I comprised all samples from Spring 1, Spring 7 to Spring 10, and Spring 12, while Cluster II was represented by populations of Spring 2 to Spring 6. Cluster III comprised only the population from Spring 11. The AMOVA identified significant values for the genetic variance at the two levels tested (among haplogroups defined by median-joining network and among the genetic clusters determined by GENELAND analysis). Grouping populations by haplogroups explained more of the genetic variation (86.67%, $P < 0.005$; [Table 2](#)) than grouping populations by GENELAND analysis (45.13%, $P < 0.005$; [Table 2](#)), probably indicating that GENELAND analysis grouped genetically distant individuals into the same genetic cluster due to geographical proximity.

Demographic analyses found a consistent signature of recent population expansion in Haplogroup 1, and an old expansion in Haplogroup 3 (Spring 11). Probably due to the extremely low genetic diversity in Haplogroup 2 (Spring 2 to Spring 6), demographic analyses were unable to detect a demographic event in this group. The analysis showed negative and statistically significant values of Fu's F_S neutrality test at the global level ($F_S = -9.706$, $P = 0.028$) and for all populations grouped by haplogroups ([Table 3](#)), suggesting a demographic range expansion process. In contrast, the Tajima's D -test did not reveal a significant signal of demographic expansion at the global scale ($D = -0.3599$, $P = 0.423$). Signals of population expansion were detected in two populations grouped by haplogroups (Haplogroup 1 and 2; [Table 3](#)) using Tajima's D -test. The discrepancy

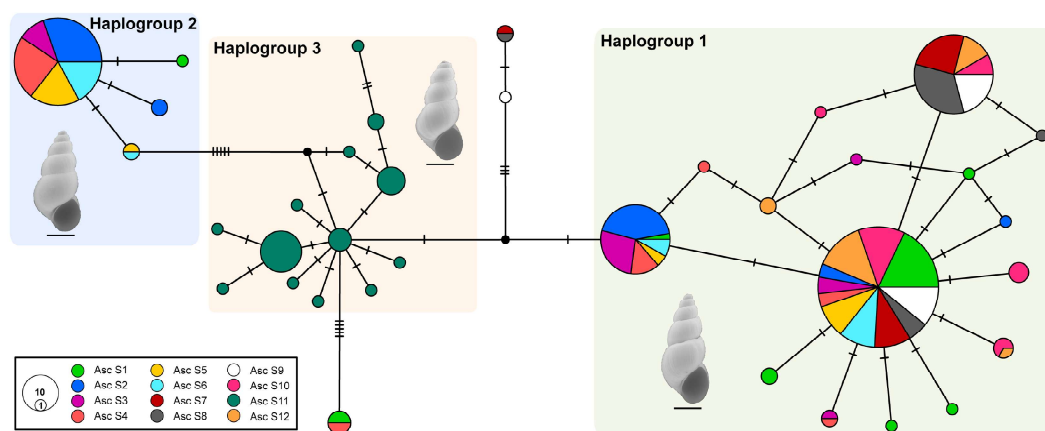


Figure 2 Haplotype network. Genealogical relationships of the mtDNA haplotypes found in *H. ascotanensis*. Circle sizes are proportional to haplotype frequencies and colors represent the respective sample localities. Representative snails are depicted along each haplogroup (scale bar: 1 mm).

Full-size [DOI: 10.7717/peerj.5802/fig-2](https://doi.org/10.7717/peerj.5802/fig-2)

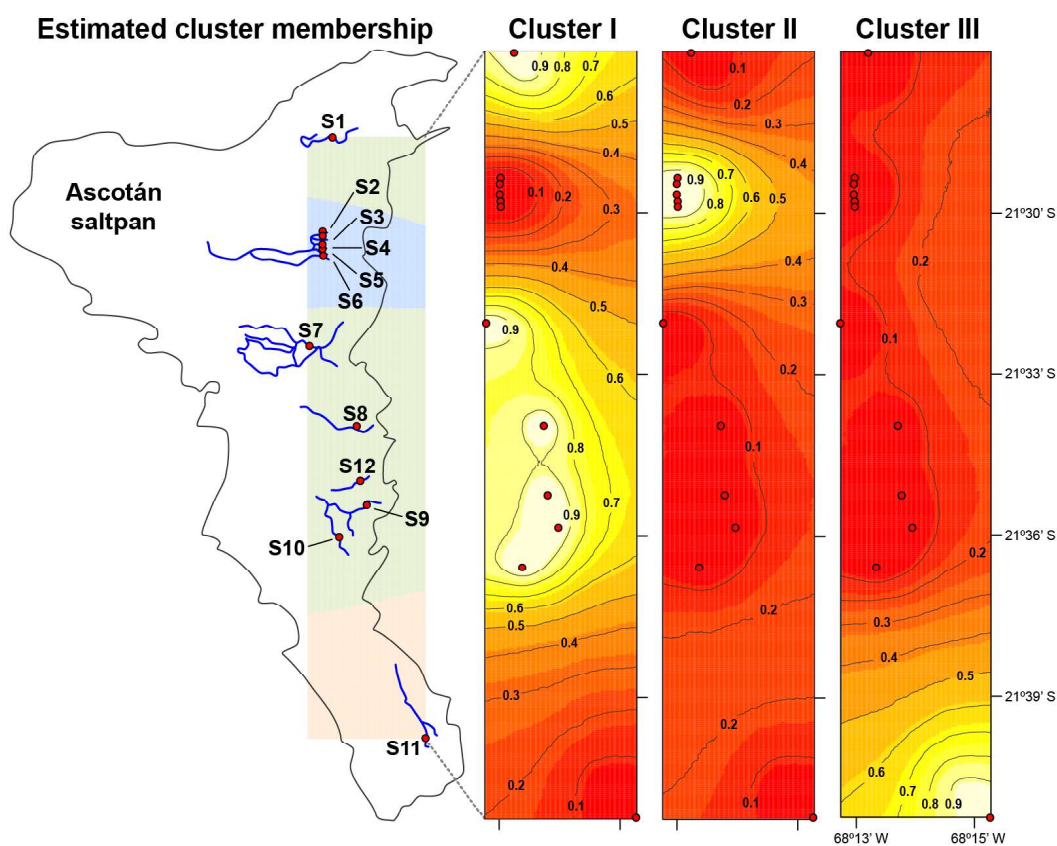


Figure 3 Population structure in *H. ascotanensis*. GENELAND analysis with estimated cluster membership and posterior probability. Lighter shading indicates higher probabilities of population membership.

Full-size [DOI: 10.7717/peerj.5802/fig-3](https://doi.org/10.7717/peerj.5802/fig-3)

Table 2 Analysis of molecular variance (AMOVA). Results evaluating two classifications (haplogroups and genetic clusters). Results are expressed as the percentage of total variation.

Group level	Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance components	Percentage of variation (%)	Fixation index ($P < 0.005$)
Haplogroups	Among Haplogroup 1, 2 and 3	2	536.376	3.537	86.67	$\Phi_{CT} = 0.867$
	Among populations within haplogroups	12	35.164	0.114	2.79	$\Phi_{SC} = 0.209$
	Within populations	300	130.739	0.430	10.54	$\Phi_{ST} = 0.895$
GENELAND clusters	Among Cluster I, II and III	2	236.130	1.214	45.13	$\Phi_{CT} = 0.451$
	Among populations within clusters	7	25.289	0.053	1.99	$\Phi_{SC} = 0.036$
	Within populations	305	440.860	1.422	52.88	$\Phi_{ST} = 0.471$

Table 3 Demographic parameters. Populations expansion and mismatch distribution parameters for *H. ascotanensis*.

Groups	N	Haplotypes	Tajima's D		Fu's Fs		Mismatch		
			D	P (Ds < Dobs)	F	P (Fs < Fobs)	rH	SSD	τ
Haplogroup 1	225	19	-1.6347	0.026	-11.7923	0.001	0.1347 n.s.	0.01480 n.s.	1.0175
Haplogroup 2	63	4	-1.4814	0.025	-3.4827	0.001	0.5150	0.00052 n.s.	3.0000
Haplogroup 3	34	13	-1.1822	0.133	-7.5634	0.001	0.0898 n.s.	0.01699 n.s.	1.8125
Total	322	36	-0.3599	0.423	-9.7060	0.028	0.0450 n.s.	0.75329 n.s.	1.9433

Notes.

rH, Harpending's raggedness index; SSD, sum squared deviations; τ , demographic mutation time parameter.

between the *D* and *FS* tests is likely to arise from the decreased statistical power of *D* in detecting significant changes in population sizes (Ramos-Onsins & Rozas, 2002). The mismatch distribution of Haplogroups 1 and Haplogroups 2 suggests a recent history of population expansion, a scenario depicted by a typical unimodal and smooth distribution (Fig. 4). The analysis revealed a non-significant SSD value ($SSD = 0.753$, $P = 0.123$) that did not refute the demographic model of spatial expansion for the species (Table 3). Likewise, the Harpending's raggedness index was not significant ($rH = 0.045$, $P = 0.354$; Table 3). A pattern of demographic population expansion for Haplogroup 1 and Haplogroup 3 was further supported by low and statistically non-significant Harpending's raggedness index and SSD values (Table 3). The demographic scenario for *H. ascotanensis* obtained through the BSPs suggested a slight to moderate demographic expansion that occurred in the recent past in Haplogroup 1 and Haplogroup 3 (but at different times), and probably due to extremely low genetic diversity in Haplogroup 2, none demographic event was detected. The time of expansion for the Haplogroup 3 (Spring 11) was estimated to have started in the Late Pleistocene (c. 30 kya) through the Last Glacial Maximum (LGM, c. 20 kya) until the Early Holocene (c. 10 kya), after this population expansion the effective population size (N_e) remained constant (Fig. 4). The BSP analysis for Haplogroup 1 showed a constant N_e since the Late Pleistocene and a sudden population expansion was estimated to have started in the Holocene (c. 10 kya) (Fig. 4).

The Mantel test revealed a significant positive correlation between genetic distances and linear geographical distances among populations ($r = 0.6233$, $P < 0.005$). Estimations of past migration rates (*M*, mutation-scaled effective immigration rate) indicated that

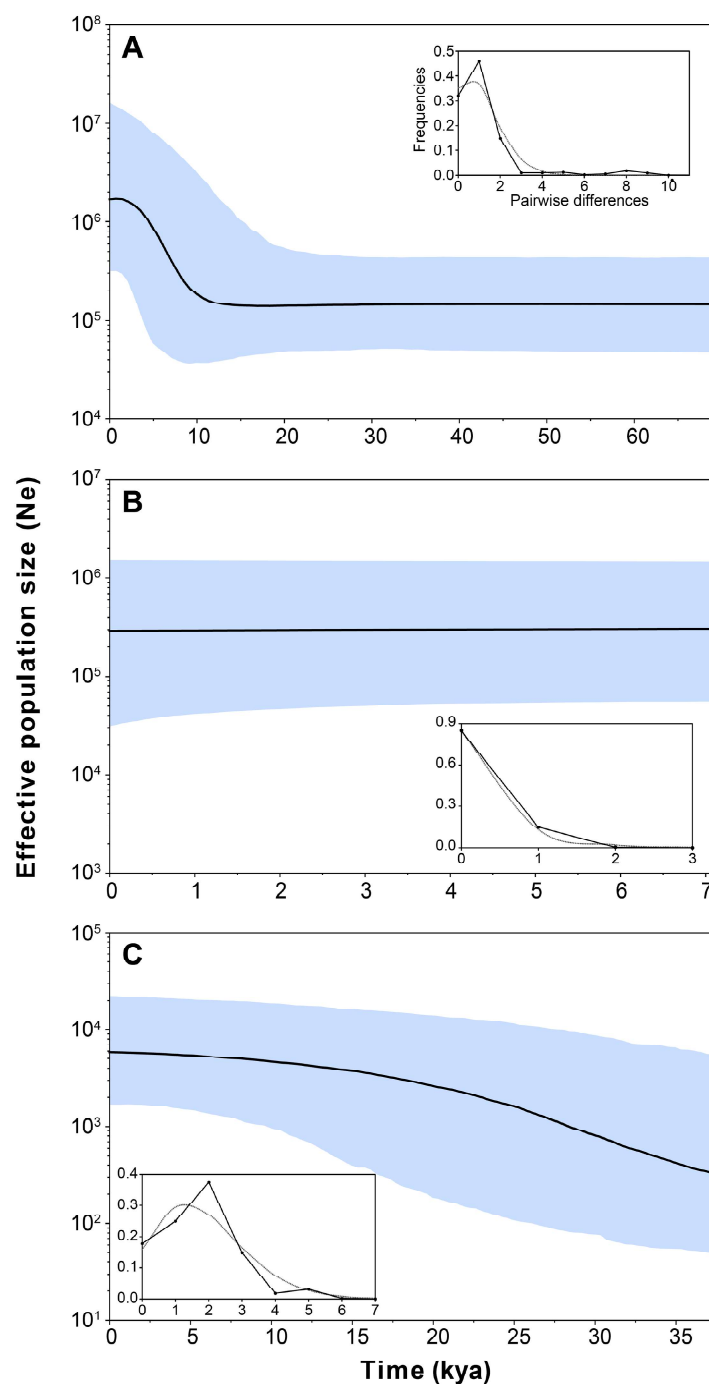


Figure 4 Bayesian skyline plot and mismatch distributions (inset graphs) depicting the demographic history for *H. ascotansensis* retrieved haplogroups. (A) Haplogroup 1. (B) Haplogroup 2. (C) Haplogroup 3. For the skyline plot, black lines represent median estimates, whereas the shaded area represent the 95% credible interval. For mismatch distributions, black dots represent the observed distribution of pairwise differences and gray line represent the theoretical expected distribution under a population expansion model.

Full-size DOI: 10.7717/peerj.5802/fig-4

Table 4 Historic gene flow (MIGRATE-n). Results of the migration rate analysis: pairwise population comparisons of population sizes (Theta) and mutation-scaled effective immigration rate (M) under two grouping schemes (haplogroups and genetic clusters).

Group level	Population	Theta [Ne μ]	M (m/ μ) [+ = receiving population]		
			1, +	2, +	3, +
Haplogroups	Haplogroup 1	0.006604	–	53.2	63.1
	Haplogroup 2	0.001082	294.6	–	235.0
	Haplogroup 3	0.009516	93.0	102.4	–
Genetic clusters	Cluster I	0.005144	–	408.6	71.9
	Cluster II	0.003550	533.6	–	101.6
	Cluster III	0.008096	86.6	80.1	–

Haplogroup 2 showed higher immigration rates, followed by Haplogroup 3, whereas Haplogroup 1 showed lower rates (Table 4). Immigration rates from Haplogroup 1 and Haplogroup 3 to Haplogroup 2 were 294.6 and 235.0, respectively. When grouping populations using genetic clusters defined by GENELAND analysis, reciprocal migrations rates among clusters I and II (northern populations) were higher than rates with Cluster III (Table 4). In both analysis, closer populations showed higher migrations rates than distant populations.

Morphometric analysis

The first PC (78.64%) was mainly related with shell width while PC2 (5.01%) corresponded to changes in the whorls suture depth (Fig. S1). Only in the first and third datasets (samples pooled by springs and genetics clusters, respectively) results of PERMANOVA tests using the first seven PCs revealed significant differences in the Fourier coefficients between groups analysed (Table 5), although principal components analysis of the shell morphology showed that units analysed clearly overlap in the morphospace (Fig. S2). We tested for multivariate normality and no significant deviation was found. Multivariate discriminant analyses based on shell morphologies across every dataset only detected high levels of correct re-assignment in individuals from Spring 11 (Table 5; Table S2). Under the three grouping schemes: samples sorted by springs, haplogroups and genetic clusters, individuals from Spring 11 were identified correctly 64.71%, 70.58% and 67.65% (jackknifed) of the time, respectively.

DISCUSSION

The results of the current study revealed that *H. ascotanensis* has a high phylogeographic structure, even when its distribution encompass only a few kilometres. Using diverse analysis to examine spatial and temporal patterns of mtDNA sequence variation and morphological differentiation, a complex pattern of historical and demographic events was uncovered in this endemic snail. Three main findings were revealed from the present study: (i) a pronounced mtDNA sequence differentiation at small spatial scale; (ii) complex historical and demographic influences on sequence divergence and diversity within and

Table 5 Shell outlines differences in individuals from the Ascotán saltpan. Results of a non-parametric multivariate analysis of variance (PERMANOVA) comparing three datasets (samples sorted by springs, haplogroups and genetic clusters). Also, a classification table obtained from LDA for each dataset is presented. Mean percentage of correctly classified individuals and the highest percentage obtained is showed (complete table in Table S2).

Dataset	Groups number	PERMANOVA	Linear discriminant analysis		
			Mean % C.C.	Mean % C.C. (jackknifed)	Highest % C.C.
Springs	12	$F = 10.09; p = 0.0001$	37.37	31.84	64.71 (Spring 11)
Haplogroups	3	$F = 1.253; p = 0.2733$	55.16	52.81	70.58 (Haplogroup 3)
Genetic Clusters	3	$F = 2.718; p = 0.0497$	55.49	53.08	67.65 (Cluster 3)

among springs and; (iii) an incipient morphological differentiation coupled to genetic divergence.

The haplotype network and genetic clusters defined by GENELAND analysis indicate that there are three genetic entities inhabiting the Ascotán saltpan, although the composition of the groups was partially discordant. Both analyses defined specimens from Spring 11 as a different population (Haplogroup 3 and Cluster III), a result congruent with the physiographic arrangement of the saltpan since Spring 11 is the southernmost spring in the system and currently is completely isolated. However, there was an inconsistency in the northern springs' classification, the haplotype network defined a haplogroup widely distributed in the saltpan (Haplogroup 1), covering all springs except Spring 11. Spatially nested in Haplogroup 1 was defined Haplogroup 2, which mainly grouped samples from Spring 2 to Spring 6. According to the haplotype network, haplogroups 1 and 2 were the most genetically distant groups (at least nine mutational steps). In contrast, GENELAND analysis defined Cluster I as the individuals from Spring 1, Spring 7 to Spring 10, and Spring 12; and Cluster II contained individuals from Spring 2 to Spring 6. The Cluster II probably reflects an influence of geographical proximity among springs in the result, since the analysis classified the most genetic distant individuals into the same population. This was also evidenced by the AMOVAs analyses, which showed that the genetic variance was better explained sorting samples by haplogroups than genetic clusters.

Whilst some springs contained highly similar genetic snails, Spring 2 to Spring 6 were constituted by individuals with very divergent sequences. This pattern suggests that in these springs exist two highly genetically structured groups that probably have different evolutionary histories. We propose two main hypotheses to explain this pattern. The first and most probable hypothesis suggests that occurred an allopatric divergence followed by a range expansion leading to secondary contact among the two genetic groups detected. The second hypothesis proposes a local adaptation accompanied by genetic divergence (i.e., an *in situ* differentiation); but considering that the saltpan was a continuous hydrological system in the past, and that afterwards the passing of humid periods to a dry season the system was divided into isolated or partially isolated springs suggest that this is a less feasible scenario. The range expansion considered in the first hypothesis may be due to dispersal mediated by high rainfalls seasons during SASM ([Morales et al., 2012](#)) that could connect springs close enough to allow genetic flow between populations (as proposed

by [Cruz-Jofré et al., 2016](#)), subterranean hydrological connections undetected or passive dispersal mediated by birds as has been reported in similar freshwater snails from desert hydrological systems in Australia ([Van Leeuwen et al., 2012a](#); [Van Leeuwen et al., 2012b](#); [Van Leeuwen et al., 2013](#)). The results suggest that genetic differentiation is not only a response to a physiographic imposition, but also an active reaction to climatic changes, and additionally, modulated by biological properties (such as dispersal capacities) of the organism. This pattern has been described previously in diverse freshwater taxa confined to hydrological systems located in arid regions ([Moline et al., 2004](#); [Wilmer et al., 2008](#); [Murphy, Guzik & Wilmer, 2010](#); [Murphy et al., 2015](#)).

Our demographic analyses revealed that *H. ascotanensis* populations present different histories. Population inhabiting the southernmost spring (Spring 11, Haplogroup 3) showed a constant population expansion and growth since *c.* 0.30 kya until *c.* 0.10 kya, whereas northern populations show signals of recent demographic expansion (*c.* 10 kya, Haplogroup 1) and recent demographic stability (Haplogroup 2). Although the exact mechanisms that account for this are unclear, the constant population expansion denoted by BSP analyses in Haplogroup 3 could be related with the last three major humid periods reported in the Altiplano associated with paleolakes Sajsi (*c.* 21–25 kya), Tauca (*c.* 14–18 kya) and Coipasa (*c.* 11–13 kya) ([Blard et al., 2009](#); [Blard et al., 2011](#); [Placzek, Quade & Patchett, 2011](#); [Placzek, Quade & Patchett, 2013](#)). Since Spring 11 is located at a greater altitude and distant from other springs, probably it was the first spring to become disconnected in every arid period, therefore its population could possess an independent demographic and evolutionary history, not shared with the other populations of the saltpan. Studies in co-distributed taxa (snails and fishes) suggest that populations from Spring 11 are genetically divergent to the remaining springs ([Morales, Vila & Poulin, 2011](#); [Collado & Méndez, 2013](#); [Cruz-Jofré et al., 2016](#)). Under the same argument, haplogroups 1 and 2 probably had a history of their own (this is denoted by the large amount of genetic differences accumulated), however, they are currently geographically nested, probably due to dispersal mediated by flooding occurred in recent climatic events. Even though they share a common habitat, the demographic history of each of these populations is discordant. Haplogroup 2 has a recent demographic stability with extremely low genetic diversity. In contrast, Haplogroup 1 shows signals of a recent population expansion that is not coincident with any major climatic event reported in the Altiplano, so it could be associated with contemporary changes in the rainfall of the region ([Morales et al., 2012](#); [Placzek, Quade & Patchett, 2013](#)) or an increase of the genetic diversity as a result of a range expansion that could be associated with the secondary contact proposed above.

Estimates of the population expansion in Haplogroup 3 (Spring 11) corresponded approximately to the transit through three major humid periods (associated with paleolakes Sajsi, Tauca and Coipasa), suggesting that these snails persisted isolated in the saltpan during the LGM, since they have unique haplotypes not present in other springs. The results indicate that the transition from humid to arid periods had apparently little effect on the population size in Haplogroup 3, which is an important finding considering that these strictly aquatic organisms need to cope with an increase in salinity and dehydration, which are *conditio sine qua non* to the saltpan formation. Probably the dynamic change

in water availability impose a pressure that promote the development of strategies to respond to a variable environment, and the contrasting demographic histories and genetic diversification suggest that the strategies could be different among the populations of *H. ascotanensis*; similar environmental changes have caused comparable evolutionary responses in analogous hydrological-desert systems (Pfenninger & Posada, 2002; Mossop et al., 2015; Murphy et al., 2012; Murphy et al., 2015).

Morphometrics analyses recovered only one of the three populations defined by the genetic analyses. Samples from Spring 11 were correctly assigned to their corresponding group roughly 70% of the time, a high value considering that these snails present a cryptic morphology (Collado, Valladares & Méndez, 2013; Collado, Valladares & Méndez, 2016). This evidence indicates that snails from Spring 11 have a particular morphology. In other snails, morphological differentiation has been related to multiples causes including ecological and environmental factors (Dillon, 1984; Goodfriend, 1986; Chiu et al., 2002; Guerra-Varela et al., 2007), parasitism (Alda et al., 2010), growth rate (Kemp & Bertness, 1984), predator induced response (Brönmark, Lakowitz & Hollander, 2011) and intraspecific morphological variation associated with geographical isolation (Sánchez et al., 2011; Sepúlveda & Ibáñez, 2012). In *H. ascotanensis*, the morphological differentiation showed by Spring 11 could be induced by genetic differentiation, possibly caused by geographical isolation and adaptive responses to dynamic environmental conditions, as has been reported in the gastropod *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) (Kistner & Dybdahl, 2013). This argument is supported by MIGRATE analyses that indicate that Spring 11 presented low historical genetic flow regarding other springs and the Mantel test suggested an isolation-by-distance pattern.

Finally, our results lend strong support to the hypothesis that species (and populations) respond differently to the same environmental and historical circumstances. Ecological conditions and interactions, and environmental impositions (such as aridity) influence the genetic pool or structure in different taxa, but biological properties (e.g., dispersal capacities, life history traits, inter-specific interactions, etc.) may led to large differences in phylogeographic history (Zickovich & Bohonak, 2007; Murphy, Guzik & Wilmer, 2010; Sproul et al., 2014; Murphy et al., 2015). On the one hand, our study on *H. ascotanensis* compared to other taxa co-distributed in the Ascotán saltpan indicates that species show a deep genetic structure, but the times of divergence and the organization of population is slightly different (Morales, Vila & Poulin, 2011; Collado & Méndez, 2013; Cruz-Jofré et al., 2016). Considering our results and based on previous studies, we can conclude that *Heleobia ascotanensis*, *B. crequii* (gastropod) and *O. ascotanensis* (killifish) present a common pattern in which Spring 11 is genetically divergent from other springs, a result probably related with the geographical isolation of this system. On the other hand, genetic structure in northern springs are idiosyncratic of each taxon, implying that each specie (or population) respond independently to historical changes and that the particular habitat itself is not a sufficient predictor of the genetic differentiation.

CONCLUSION

In this study, we provide the first phylogeographical investigation on a species of the genus *Heleobia* from the Southern Altiplano. We present evidence of a high genetic structure in *H. ascotanensis*. Molecular analyses detected three main haplogroups well differentiated and related with the saltpan physiography. Gene flow and demographic analyses showed different connectivity and histories among populations, indicating that each haplogroup responded independently to the fragmentation of the aquatic system occurred during humid-arid transitions that characterized the Plio-Pleistocene period. Morphometric analyses detected a subtle differentiation, and this variation is concomitant with genetic divergence found in Spring 11, the southernmost spring. The genetic structure found in *H. ascotanensis* is similar to the pattern detected in co-distributed taxa; however, temporal and spatial differences among species populations indicate that each taxon (or population) responded differently to the same historic and contemporary climatic changes. Further work in *H. ascotanensis* should focus on increasing analysed loci (besides markers with a uniparental mechanism of inheritance as COI), a strategy that would be helpful for evaluating in detail the mode and tempo of the genetic differentiation detected in this species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank Franco Cruz for his assistance in sampling of specimens, Carolina Gallardo for her help with cartography and Caren Vega-Retter for her help with MIGRATE software. MAV thanks Daniela Valladares for her help with the original version of the manuscript. The authors are thankful to reviewers of the paper for the valuable comments which assisted in improving the manuscript.

ADDITIONAL INFORMATION AND DECLARATIONS

Funding

This work was supported by the Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (FONDECYT 11130697 to Gonzalo A. Collado and FONDECYT 1140540 to Marco A. Méndez); Proyecto de Cooperación Internacional ECOS-CONICYT C15B02 (granted to Marco A. Méndez and Nicolas Puillandre); CONICYT-FONDEQUIP Program (No. EQM-140088) to Gonzalo A. Collado; and Beca Nacional de Doctorado (CONICYT-PCHA/Doctorado Nacional/2014-21140226 to Moisés A. Valladares). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Grant Disclosures

The following grant information was disclosed by the authors:
Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica: FONDECYT 11130697, FONDECYT 1140540.
Proyecto de Cooperación Internacional ECOS-CONICYT: C15B02.

CONICYT-FONDEQUIP Program: EQM-140088.

Beca Nacional de Doctorado: CONICYT-PCHA/Doctorado Nacional/2014-21140226.

Competing Interests

The authors declare there are no competing interests.

Author Contributions

- Moisés A. Valladares conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, prepared figures and/or tables, authored or reviewed drafts of the paper, approved the final draft.
- Marco A. Méndez and Gonzalo A. Collado conceived and designed the experiments, contributed reagents/materials/analysis tools, authored or reviewed drafts of the paper, approved the final draft.

Field Study Permissions

The following information was supplied relating to field study approvals (i.e., approving body and any reference numbers):

Field collections were approved by the Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, Ministerio de Economía, Fomento y Turismo, República de Chile (Resolution No. 3285).

DNA Deposition

The following information was supplied regarding the deposition of DNA sequences:

GenBank accession numbers [MF447901](#) to [MF448222](#).

Data Availability

The following information was supplied regarding data availability:

The genetic alignment is available in the [Supplemental Files](#).

Supplemental Information

Supplemental information for this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.5802#supplemental-information>.

REFERENCES

- Alda P, Bonel N, Cazzaniga NJ, Martorelli SR. 2010.** Effects of parasitism and environment on shell size of the South American intertidal mud snail *Heleobia australis* (Gastropoda). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **87**:305–310
[DOI 10.1016/j.ecss.2010.01.012](#).
- Bandelt HJ, Forster P, Röhl A. 1999.** Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* **16**:37–48
[DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036](#).
- Beerli P. 2006.** Comparison of Bayesian and maximum-likelihood inference of population genetic parameters. *Bioinformatics* **22**:341–345
[DOI 10.1093/bioinformatics/bti803](#).

- Biese W. 1944.** Revisión de los moluscos terrestres de agua dulce provistos de concha de Chile. Parte I. *Boletín del Museo de Historia Natural* **22**:169–190.
- Biese W. 1947.** Revisión de los moluscos terrestres de agua dulce provistos de concha de Chile. Parte II. *Boletín del Museo de Historia Natural* **22**:63–77.
- Blard PH, Sylvestre F, Tripathi AK, Claude C, Causse C, Coudrain A, Condom T, Seidel JL, Vimeux F, Moreau C, Dumoulin JP, Lavé J. 2011.** Lake highstands on the Altiplano (Tropical Andes) contemporaneous with Heinrich 1 and the Younger Dryas: new insights from ^{14}C , U–Th dating and $\delta^{18}\text{O}$ of carbonates. *Quaternary Science Reviews* **30**:3973–3989 DOI [10.1016/j.quascirev.2011.11.001](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.11.001).
- Blard P-H, Lavé J, Farley KA, Fornari M, Jiménez N, Ramirez V. 2009.** Late local glacial maximum in the Central Altiplano triggered by cold and locally-wet conditions during the paleolake Tauca episode (17–15ka, Heinrich 1). *Quaternary Science Reviews* **28**:3414–3427 DOI [10.1016/j.quascirev.2009.09.025](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.09.025).
- Bouckaert R, Drummond A. 2015.** bModelTest: Bayesian phylogenetic site model averaging and model comparison. *bioRxiv* 20792.
- Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, Vaughan T, Wu CH, Xie D, Suchard MA, Rambaut A, Drummond AJ. 2014.** BEAST 2: a software platform for bayesian evolutionary analysis. *PLOS Computational Biology* **10**:1–6.
- Brönmark C, Lakowitz T, Hollander J. 2011.** Predator-induced morphological plasticity across local populations of a freshwater snail. *PLOS ONE* **6**:e21773 DOI [10.1371/journal.pone.0021773](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021773).
- Carvalho LMV, Cavalcanti IFA. 2016.** The South American Monsoon System (SAMS). In: Carvalho LM, Jones C, eds. *The Monsoons and climate change. Observations and modeling*. Cham: Springer International Publishing, 121–148.
- Carvalho LMV, Jones C, Silva AE, Liebmann B, Silva-Dias PL. 2011.** The South American monsoon system and the 1970s climate transition. *International Journal of Climatology* **31**(8):1248–1256 DOI [10.1002/joc.2147](https://doi.org/10.1002/joc.2147).
- Cazzaniga NJ. 2011.** *Heleobia* Stimpson, 1865: taxonomía. In: Cazzaniga NJ, ed. *El género Heleobia (Caenogastropoda: Cochliopidae) en América del Sur*. Santiago: Amici Molluscarum (número especial), 12–17.
- Chiu Y-W, Chen H-C, Lee S-C, Chen CA. 2002.** Morphometric Analysis of Shell and Operculum Variations in the Viviparid Snail, *Cipangopaludina chinensis* (Mollusca: Gastropoda), in Taiwan. *Zoological Studies* **41**:321–331.
- Collado GA. 2015.** A new freshwater snail (Caenogastropoda: Cochliopidae) from the Atacama Desert, northern Chile. *Zootaxa* **3925**:445–449 DOI [10.11646/zootaxa.3925.3.9](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3925.3.9).
- Collado GA, Méndez MA. 2012a.** Phylogenetic relationships and taxonomy of Altiplano populations of *Biomphalaria* (Gastropoda: Planorbidae): inference from a multilocus approach. *Zoological Journal of the Linnean Society* **165**:795–808 DOI [10.1111/j.1096-3642.2012.00829.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00829.x).
- Collado GA, Méndez MA. 2012b.** Los taxa nominales de moluscos descritos por Courty del Salar de Ascotán, Altiplano chileno. *Revista chilena de historia natural* **85**:233–235 DOI [10.4067/S0716-078X2012000200010](https://doi.org/10.4067/S0716-078X2012000200010).

- Collado GA, Méndez MA. 2013.** Microgeographic differentiation among closely related species of *Biomphalaria* (Gastropoda: Planorbidae) from the Andean Altiplano. *Zoological Journal of the Linnean Society* **169**:640–652 DOI [10.1111/zoj.12073](https://doi.org/10.1111/zoj.12073).
- Collado GA, Valladares MA, Méndez MA. 2013.** Hidden diversity in spring snails from the Andean Altiplano, the second highest plateau on Earth, and the Atacama Desert, the driest place in the world. *Zoological Studies* **52**:Article 50 DOI [10.1186/1810-522X-52-50](https://doi.org/10.1186/1810-522X-52-50).
- Collado GA, Valladares MA, Méndez MA. 2016.** Unravelling cryptic species of freshwater snails (Caenogastropoda, Truncatelloidea) in the Loa River basin, Atacama Desert. *Systematics and Biodiversity* **14**:417–429 DOI [10.1080/14772000.2016.1153526](https://doi.org/10.1080/14772000.2016.1153526).
- Collado GA, Vila I, Méndez MA. 2011.** Monophyly, candidate species and vicariance in *Biomphalaria* snails (Mollusca: Planorbidae) from the Southern Andean Altiplano. *Zoologica Scripta* **40**:613–622 DOI [10.1111/j.1463-6409.2011.00491.x](https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2011.00491.x).
- Courty G. 1907.** Explorations géologiques dans l’Amérique du Sud. In: *Mission Scientifique de G de Crèqui Montefort et E Sénéchal de la Grange*. 1st edition. Paris: Impremière Nationale.
- Crampton JS. 1995.** Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia* **28**:179–186 DOI [10.1111/j.1502-3931.1995.tb01611.x](https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1995.tb01611.x).
- Cruz-Jofré F, Morales P, Vila I, Esquer-Garrigos Y, Hugueny B, Gaubert P, Poulin E, Méndez MA. 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 DOI [10.1111/bij.12704](https://doi.org/10.1111/bij.12704).
- Dejoux C, Iltis A. 1992.** *El lago Titicaca: Síntesis del conocimiento limnológico actual*. La Paz: ORSTOM—HISBOL.
- Dillon RT. 1984.** Geographic distance, environmental difference, and divergence between isolated populations. *Systematic Biology* **33**:69–82 DOI [10.1093/sysbio/33.1.69](https://doi.org/10.1093/sysbio/33.1.69).
- Drummond AJ, Rambaut A, Shapiro B, Pybus OG. 2005.** Bayesian coalescent inference of past population dynamics from molecular sequences. *Molecular Biology and Evolution* **22**:1185–1192 DOI [10.1093/molbev/msi103](https://doi.org/10.1093/molbev/msi103).
- Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005.** Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* **1**:47–50.
- Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R. 1994.** DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **3**:294–299.
- Fornari M, Risacher F, Féraud G. 2001.** Dating of paleolakes in the central Altiplano of Bolivia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **172**:269–282 DOI [10.1016/S0031-0182\(01\)00301-7](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00301-7).
- Fu YX. 1997.** Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* **147**:915–925.

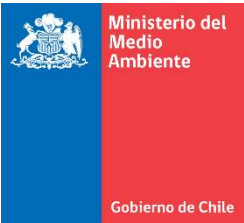
- Garreaud RD, Aceituno P. 2001. Interannual rainfall variability over the South American Altiplano. *Journal of Climate* **14**(12):2779–2789 DOI [10.1175/1520-0442\(2001\)014<2779:IRVOTS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2001)014<2779:IRVOTS>2.0.CO;2).
- Garreaud RD, Vuille M, Compagnucci R, Marengo J. 2009. Present-day South American climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **281**:180–195 DOI [10.1016/j.palaeo.2007.10.032](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.10.032).
- Goodfriend GA. 1986. Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. *Systematic Biology* **35**:204–223 DOI [10.1093/sysbio/35.2.204](https://doi.org/10.1093/sysbio/35.2.204).
- Guerra-Varela J, Colson I, Backeljau T, Breugelmans K, Hughes RN, Rolán-Alvarez E. 2007. The evolutionary mechanism maintaining shell shape and molecular differentiation between two ecotypes of the dogwhelk *Nucella lapillus*. *Evolutionary Ecology* **23**:261–280 DOI [10.1007/s10682-007-9221-5](https://doi.org/10.1007/s10682-007-9221-5).
- Guerrero-Jiménez CJ, Peña F, Morales P, Méndez MA, Sallaberry M, Vila I, Poulin E. 2017. Pattern of genetic differentiation of an incipient speciation process: the case of the high Andean killifish *Orestias*. *PLOS ONE* **12**:e0170380 DOI [10.1371/journal.pone.0170380](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170380).
- Guillot G. 2008. Inference of structure in subdivided populations at low levels of genetic differentiation—the correlated allele frequencies model revisited. *Bioinformatics* **24**:2222–2228 DOI [10.1093/bioinformatics/btn419](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn419).
- Guillot G, Mortier F, Estoup A. 2005. Geneland: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes* **5**:712–715 DOI [10.1111/j.1471-8286.2005.01031.x](https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01031.x).
- Haas F. 1955. XVII. Mollusca: Gastropoda. *Transactions of the Linnean Society of London: 3rd Series* **1**:275–308 DOI [10.1111/j.1096-3642.1955.tb00017.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1955.tb00017.x).
- Hammer Ø, Harper D, Ryan P. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontology Electronica* **4**(1):1–9.
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, DeWaard JR. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **270**:313–321 DOI [10.1098/rspb.2002.2218](https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218).
- Hubendick B. 1955. XVIII. The anatomy of Gastropoda*. *Transactions of the Linnean Society of London: 3rd Series* **1**:309–327 DOI [10.1111/j.1096-3642.1955.tb00018.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1955.tb00018.x).
- Iwata H, Ukai Y. 2002. SHAPE: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *The Journal of Heredity* **93**:384–385 DOI [10.1093/jhered/93.5.384](https://doi.org/10.1093/jhered/93.5.384).
- Johnson SG. 2005. Age, phylogeography and population structure of the microendemic banded spring snail, *Mexipyrgeus churinceanus*. *Molecular Ecology* **14**:2299–2311 DOI [10.1111/j.1365-294x.2005.02580.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2005.02580.x).
- Keller B, Soto D. 1998. Hydrogeologic influences on the preservation of *Orestias ascotanensis* (Teleostei: Cyprinodontidae), in Salar de Ascotan, northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **71**:147–156.
- Kemp P, Bertness MD. 1984. Snail shape and growth rates: evidence for plastic shell allometry in *Littorina littorea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **81**:811–813 DOI [10.1073/pnas.81.3.811](https://doi.org/10.1073/pnas.81.3.811).

- Kistner EJ, Dybdahl MF. 2013. Adaptive responses and invasion: the role of plasticity and evolution in snail shell morphology. *Ecology and Evolution* 3:424–436 DOI 10.1002/ece3.471.
- Kroll O, Hershler R, Albrecht C, Terrazas EM, Apaza R, Fuentealba C, Wolff C, Wilke T. 2012. The endemic gastropod fauna of Lake Titicaca: correlation between molecular evolution and hydrographic history. *Ecology and Evolution* 2:1517–1530 DOI 10.1002/ece3.280.
- Kuhl FP, Giardina CR. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* 18:236–258 DOI 10.1016/0146-664X(82)90034-X.
- Lavenu A, Fornari M, Sebrier M. 1984. Existence de deux nouveaux épisodes lacustres quaternaires dans l'Altiplano Péruvo-Bolivien. *Cahiers O.R.S.T.O.M., Série Géologie* XIV:103–114.
- Leigh JW, Bryant D. 2014. PopART: full-feature software for population genetics. Available at <http://popart.otago.ac.nz>.
- Librado P, Rozas J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25:1451–1452 DOI 10.1093/bioinformatics/btp187.
- Marengo JA, Liebmann B, Grimm AM, Misra V, Silva-Dias PL, Cavalcanti IFA, Carvalho LMV, Berbery EH, Ambrizzi T, Vera CS, Saulo AC, Nogues-Paegle J, Zipser E, Seth A, Alves LM. 2012. Recent developments on the South American monsoon system. *International Journal of Climatology* 32:1–21 DOI 10.1002/joc.2254.
- Márquez-García M, Vila I, Hinojosa LF, Méndez MA, Carvajal JL, Sabando MC. 2009. Distribution and seasonal fluctuations in the aquatic biodiversity of the southern Altiplano. *Limnologica—Ecology and Management of Inland Waters* 39:314–318 DOI 10.1016/j.limno.2009.06.007.
- Miller MA, Pfeiffer W, Schwartz T. 2010. Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)* 1:1–8.
- Moline AB, Shuster SM, Hendrickson DA, Marks JC. 2004. Genetic variation in a desert aquatic snail (*Nymphophilus minckleyi*) from Cuatro Ciénegas, Coahuila, Mexico. *Hydrobiologia* 522:179–192 DOI 10.1023/B:HYDR.0000029972.80491.d3.
- Morales MS, Christie D, Villalba R, Argollo J, Pacajes J, Silva JS, Alvarez C, Llancabure JC, Soliz-Gamboa CC. 2012. Precipitation changes in the South American Altiplano since 1300 AD reconstructed by tree-rings. *Climate of the Past* 8:653–666 DOI 10.5194/cp-8-653-2012.
- Morales P, Vila I, Poulin E. 2011. Genetic structure in remnant populations of an endangered cyprinodontid fish, *Orestias ascotanensis*, endemic to the Ascotán salt pan of the Altiplano. *Conservation Genetics* 12:1639–1643 DOI 10.1007/s10592-011-0245-6.
- Mossop KD, Adams M, Unmack PJ, Smith KL, Wong BBM, Chapple DG. 2015. Dispersal in the desert: ephemeral water drives connectivity and phylogeography of an arid-adapted fish. *Journal of Biogeography* 42:2374–2388 DOI 10.1111/jbi.12596.
- Murphy AL, Pavlova A, Thompson R, Davis J, Sunnucks P. 2015. Swimming through sand: connectivity of aquatic fauna in deserts. *Ecology and Evolution* 5:5252–5264 DOI 10.1002/ece3.1741.

- Murphy NP, Breed MF, Guzik MT, Cooper SJB, Austin AD. 2012. Trapped in desert springs: phylogeography of Australian desert spring snails. *Journal of Biogeography* 39:1573–1582 DOI 10.1111/j.1365-2699.2012.02725.x.
- Murphy NP, Guzik MT, Wilmer JW. 2010. The influence of landscape on population structure of four invertebrates in groundwater springs. *Freshwater Biology* 55:2499–2509 DOI 10.1111/j.1365-2427.2010.02479.x.
- Pfenninger M, Posada D. 2002. Phylogeographic history of the land snail *Candidula nifasciata* (Helicellinae, Stylommatophora): fragmentation, corridor migration, and secondary contact. *Evolution* 56:1776–1788 DOI 10.1111/j.0014-3820.2002.tb00191.x.
- Pilsbry HA. 1924. South American land and fresh-water Mollusks: notes and descriptions. *Academy of Natural Sciences* 76:49–66.
- Placzek CJ, Quade J, Patchett PJ. 2011. Isotopic tracers of paleohydrologic change in large lakes of the Bolivian Altiplano. *Quaternary Research* 75:231–244 DOI 10.1016/j.yqres.2010.08.004.
- Placzek CJ, Quade J, Patchett PJ. 2013. A 130ka reconstruction of rainfall on the Bolivian Altiplano. *Earth and Planetary Science Letters* 363:97–108 DOI 10.1016/j.epsl.2012.12.017.
- R Core Team. 2017. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Rambaut A, Suchard MA, Drummond AJ. 2014. Tracer v1.6. Available at <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Ramos-Onsins SE, Rozas J. 2002. Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Molecular Biology and Evolution* 19:2092–2100 DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a004034.
- Risacher F, Alonso H, Salazar C. 1999. *Geoquímica de aguas en cuencas cerradas: I, II y III Regiones (Chile)*. Vol. III. Santiago: Ministerio de Obras Públicas (Dirección General de Aguas), Universidad Católica del Norte, Institut de Recherche pour le Développement, Convenio de Cooperación DGA-UCN-IRD. SIT N° 51.
- Risacher F, Alonso H, Salazar C. 2003. The origin of brines and salts in Chilean salars: a hydrochemical review. *Earth-Science Reviews* 63:249–293 DOI 10.1016/S0012-8252(03)00037-0.
- Risacher F, Fritz B, Hauser A. 2011. Origin of components in Chilean thermal waters. *Journal of South American Earth Sciences* 31:153–170 DOI 10.1016/j.jsames.2010.07.002.
- Rogers AR, Harpending H. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* 9:552–569.
- Sáez PA, Fibla P, Correa C, Sallaberry M, Salinas HF, Veloso A, Mella J, Iturra P, Méndez MA. 2014. A new endemic lineage of the Andean frog genus *Telmatobius* (Anura, Telmatobiidae) from the western slopes of the central Andes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 171:769–782 DOI 10.1111/zoj.12152.
- Sánchez R, Sepúlveda R, Brante A, Cárdenas L. 2011. Spatial pattern of genetic and morphological diversity in the direct developer *Acanthina monodon* (Gastropoda: Mollusca). *Marine Ecology Progress Series* 434:121–131 DOI 10.3354/meps09184.

- Seidel RA, Lang BK, Berg DJ. 2009. Phylogeographic analysis reveals multiple cryptic species of amphipods (Crustacea: Amphipoda) in Chihuahuan Desert springs. *Biological Conservation* 142:2303–2313 DOI 10.1016/j.biocon.2009.05.003.
- Sepúlveda RD, Ibáñez CM. 2012. Clinal variation in the shell morphology of intertidal snail *Acanthina monodon* in the Southeastern Pacific Ocean. *Marine Biology Research* 8:363–372 DOI 10.1080/17451000.2011.634813.
- Sproul JS, Houston DD, Davis N, Barrington E, Oh SY, Evans RP, Shiozawa DK. 2014. Comparative phylogeography of codistributed aquatic insects in western North America: insights into dispersal and regional patterns of genetic structure. *Freshwater Biology* 59:2051–2063 DOI 10.1111/fwb.12406.
- Strecker MR, Alonso RN, Bookhagen B, Carrapa B, Hilley GE, Sobel ER, Trauth MH. 2007. Tectonics and climate of the Southern Central Andes. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 35:747–787 DOI 10.1146/annurev.earth.35.031306.140158.
- Tajima F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123:585–595.
- Van Leeuwen C, Huig N, Van der Velde G, Van Alen T, Wagemaker C, Sherman C, Klaassen M, Figuerola J. 2013. How did this snail get here? Several dispersal vectors inferred for an aquatic invasive species. *Freshwater Biology* 58:88–99 DOI 10.1111/fwb.12041.
- Van Leeuwen C, Van der Velde G, Van Groenendael J, Klaassen M. 2012b. Gut travellers: internal dispersal of aquatic organisms by waterfowl. *Journal of Biogeography* 39:2031–2040 DOI 10.1111/jbi.12004.
- Van Leeuwen C, Van der Velde G, Van Lith B, Klaassen M. 2012a. Experimental quantification of long distance dispersal potential of aquatic snails in the gut of migratory birds. *PLOS ONE* 7:e32292 DOI 10.1371/journal.pone.0032292.
- Victoriano PF, Muñoz Mendoza C, Sáez PA, Salinas HF, Muñoz Ramírez C, Sallaberry M, Fibla P, Méndez MA. 2015. Evolution and conservation on top of the world: phylogeography of the marbled water frog (*Telmatobius marmoratus* species complex; Anura, Telmatobiidae) in protected areas of Chile. *Journal of Heredity* 106:546–559 DOI 10.1093/jhered/esv039.
- Vila I, Morales P, Scott S, Poulin E, Véliz D, Harrod C, Méndez MA. 2013. Phylogenetic and phylogeographic analysis of the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) in the southern Chilean Altiplano: the relevance of ancient and recent divergence processes in speciation. *Journal of Fish Biology* 82:927–943 DOI 10.1111/jfb.12031.
- Vuille M, Bradley RS, Keimig F. 2000. Climate variability in the andes of ecuador and its relation to tropical Pacific and Atlantic sea surface temperature anomalies. *Journal of Climate* 13(14):2520–2535 DOI 10.1175/1520-0442(2000)013<2520:CVITAO>2.0.CO;2.
- Wilke T, Haase M, Hershler R, Liu H-P, Misof B, Ponder W. 2013. Pushing short DNA fragments to the limit: phylogenetic relationships of “hydrobioid” gastropods (Caenogastropoda: Rissoidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66:715–736 DOI 10.1016/j.ympev.2012.10.025.

- Wilke T, Schultheiß R, Albrecht C. 2009.** As time goes by: a simple fool's guide to molecular clock approaches in invertebrates. *American Malacological Bulletin* 27:25–45 DOI [10.4003/006.027.0203](https://doi.org/10.4003/006.027.0203).
- Wilmer JW, Elkin C, Wilcox C, Murray L, Niejalkes D, Possingham H. 2008.** The influence of multiple dispersal mechanisms and landscape structure on population clustering and connectivity in fragmented artesian spring snail populations. *Molecular Ecology* 17:3733–3751 DOI [10.1111/j.1365-294X.2008.03861.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03861.x).
- Winnepeenninckx B, Backeljau T, De Wachter R. 1993.** Extraction of high molecular weight DNA from molluscs. *Trends in Genetics* 9(12):407 DOI [10.1016/0168-9525\(93\)90102-N](https://doi.org/10.1016/0168-9525(93)90102-N).
- Zhou J, Lau K-M. 1998.** Does a Monsoon climate exist over South America? *Journal of Climate* 11:1020–1040 DOI [10.1175/1520-0442\(1998\)011<1020:DAMCEO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1998)011<1020:DAMCEO>2.0.CO;2).
- Zickovich JM, Bohonak AJ. 2007.** Dispersal ability and genetic structure in aquatic invertebrates: a comparative study in southern California streams and reservoirs. *Freshwater Biology* 52:1982–1996 DOI [10.1111/j.1365-2427.2007.01822.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01822.x).

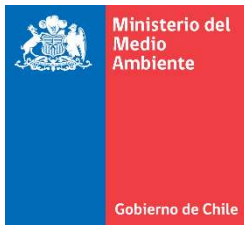


CONSTANCIA DE PIEZA EXCEPTUADA

Se deja constancia del ingreso, en calidad de pieza exceptuada del Expediente de la Macrozona Norte en el marco del artículo 8vo transitorio de la Ley 21.600 que mandata el proceso para el establecimiento de Sitios Prioritarios de la Estrategia Nacional y las Estrategias Regionales de Biodiversidad, a los siguientes archivos digitales recibidos a través de correo electrónico el 08 de mayo 2024, cuyo nombre de archivo es el siguiente:

“Recep_Ant_Sitios Prioritarios_Macrozona_Norte.xlsx”

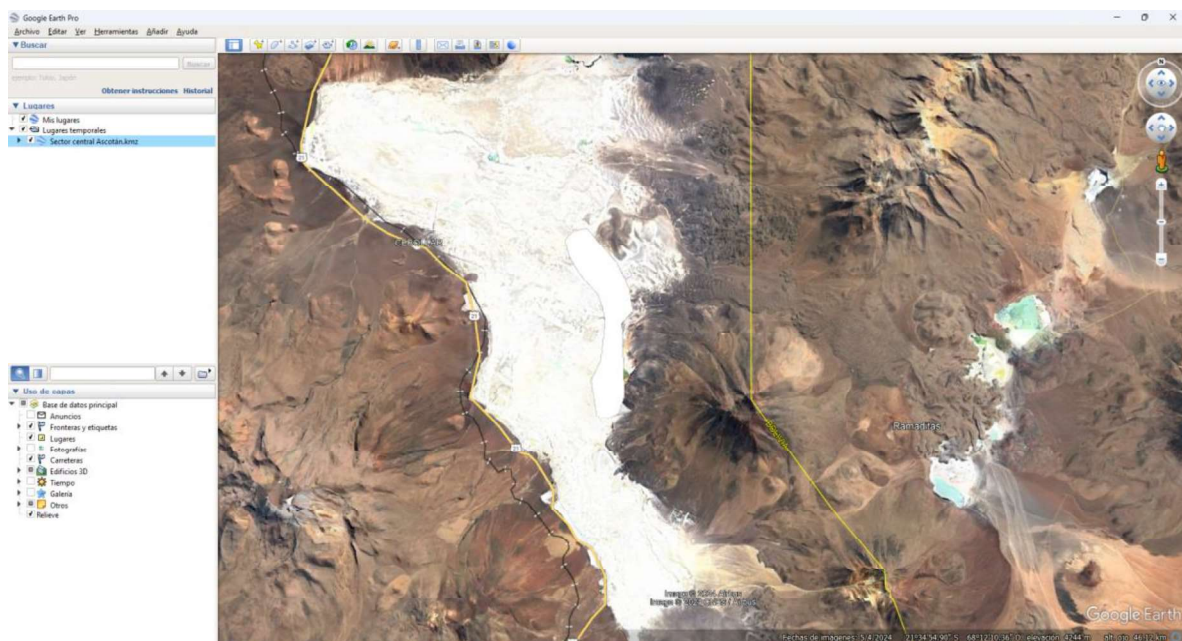
Región	Código	Nombre sitio prioritario	Columna1	Nombre documento	Capítulo o ubicación dentro del documento (Pág)	Detalle del aporte que entrega el documento al Sitio Prioritario
Antofagasta	SP2-025	Salar de Ascotán	https://ambiente.mma.gob.cl/ChalIP/Details/1454	El camino del Inca en Salar de Ascotán	Conocimiento del valor del Salar como parte del camino del Inca	
				Flora del Salar de Ascotán	Flora presente en las vegas del Salar	
				Peces amenazados del mundo	Antecedentes de Orestias ascotanensis	
				Pejeri SMO Helobia ascotanensis	Antecedentes de Helobia ascotanensis	
				SP2-025 Salar de Ascotán	Antecedentes del equipo de investigación para la protección del Salar como Sitio Prioritario	
				Km2 vegas de Ascotán	Delimitación del área de las vertientes o vegas	



CONSTANCIA DE PIEZA EXCEPTUADA

Se deja constancia del ingreso, en calidad de pieza exceptuada del Expediente de la Macrozona Norte en el marco del artículo 8vo transitorio de la Ley 21.600 que mandata el proceso para el establecimiento de Sitios Prioritarios de la Estrategia Nacional y las Estrategias Regionales de Biodiversidad, a los siguientes archivos digitales recibidos a través de correo electrónico el 08 de mayo 2024, cuyo nombre de archivo es el siguiente:

“Sector central Ascotán.kmz”

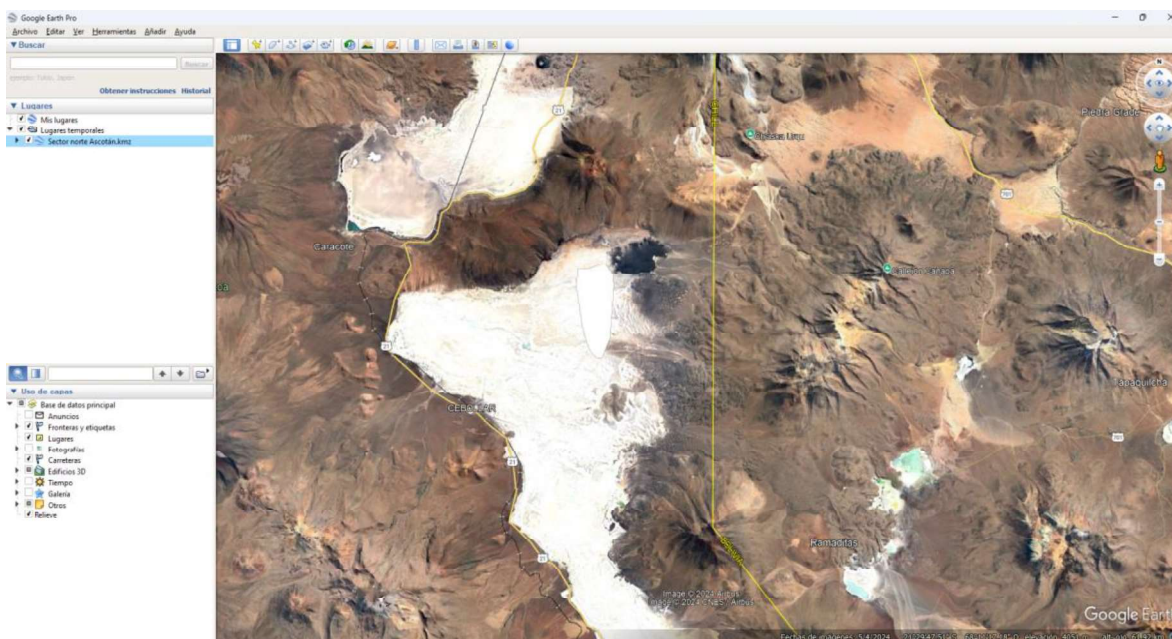


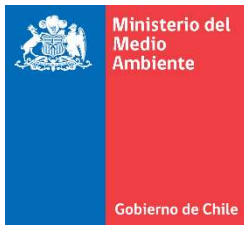


CONSTANCIA DE PIEZA EXCEPTUADA

Se deja constancia del ingreso, en calidad de pieza exceptuada del Expediente de la Macrozona Norte en el marco del artículo 8vo transitorio de la Ley 21.600 que mandata el proceso para el establecimiento de Sitios Prioritarios de la Estrategia Nacional y las Estrategias Regionales de Biodiversidad, a los siguientes archivos digitales recibidos a través de correo electrónico el 08 de mayo 2024, cuyo nombre de archivo es el siguiente:

“Sector norte Ascotán.kmz”

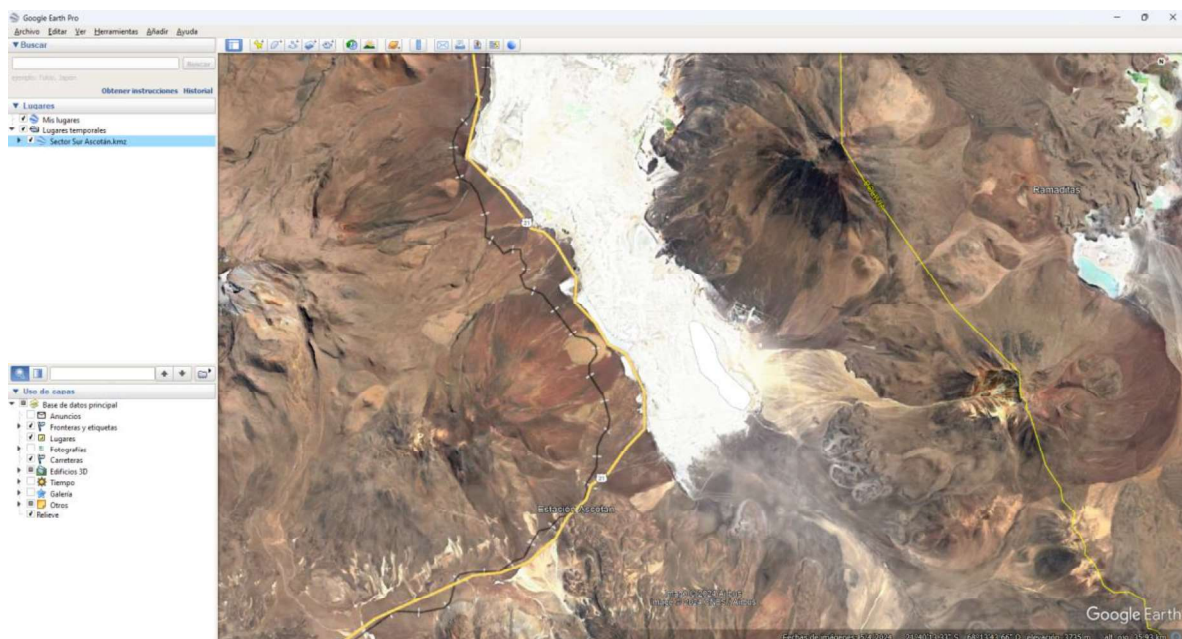




CONSTANCIA DE PIEZA EXCEPTUADA

Se deja constancia del ingreso, en calidad de pieza exceptuada del Expediente de la Macrozona Norte en el marco del artículo 8vo transitorio de la Ley 21.600 que mandata el proceso para el establecimiento de Sitios Prioritarios de la Estrategia Nacional y las Estrategias Regionales de Biodiversidad, a los siguientes archivos digitales recibidos a través de correo electrónico el 08 de mayo 2024, cuyo nombre de archivo es el siguiente:

“Sector Sur Ascotán.kmz”



SP2-025 Salar de Ascotán, comuna de Ollague, Región de Antofagasta (proponemos denominarlo vegas de Ascotán)

Gabriel Lobos V^{1,2}, Marco Méndez³, Nicolás Rebolledo^{1,2}, Paola Sáez³

- 1- Centro de Gestión Ambiental y Biodiversidad, Universidad de Chile
- 2- Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama, Calama
- 3- Facultad de Ciencias, Universidad de Chile

ANTECEDENTES

El Salar de Ascotán se localiza en el altiplano de la Región de Antofagasta, comuna de Ollague, presenta una superficie de 246 km², emplazado a 3.700 msnm. En algunos sectores de este salar, se realizan actividades extractivas tales como la captación de aguas profundas por parte de minera el Abra (sector sur-este del salar) y extracciones de boratos por Quiborax en el margen oeste. No obstante, en el margen oriental (este), se localizan 11 vegas, las que se encuentran asociadas a vertientes que generan las condiciones óptimas para el desarrollo de estos sistemas (principalmente niveles más bajos de salinidad, conductividad eléctrica del agua y durezas más bajas). El área con agua superficial en el Salar de Ascotán es de 18 km²; no obstante, las vertientes (con aguas dulces o menos salobres) en su conjunto, solo representan 0.035 km². A pesar de su escasa superficie, las vegas de Ascotán representan un área de alto valor biológico y ambiental (es probablemente uno de los salares más biodiversos de Chile).



Fotografía 1. Vertiente 7, Salar de Ascotán.

Si bien, desde un punto de vista ecosistémico, sería deseable la protección de todo este salar, la presencia de actividades extractivas actuales y futuras (este salar quedo en la lista

de los que son explotables por el Litio), nos llevan a pensar que la mejor estrategia sería conservar al menos las vertientes, debido a su alto valor ambiental.

Quienes suscribimos esta carta, hemos trabajado recientemente en un proyecto del Fondo Nacional de Desarrollo Regional FNDR de la región de Antofagasta (2021-2022) titulado “Diagnóstico Ambiental de las Poblaciones de Ranas Altoandinas de la Región de Antofagasta”; donde una de las poblaciones objetivos fue la Ascotán. En mi caso (G. Lobos), he trabajado en este salar desde 2005, y soy autor de la publicación científica “Temporal Gap Between Knowledge and Conservation Needs in High Andean Anurans: The Case of the Ascotán Salt Flat Frog in Chile (Anura: Telmatobiidae: Telmatobius)”, publicado en el año 2018 en la revista científica “South American Journal of Herpetology” por Lobos y colaboradores (*se adjunta como documento de apoyo*).

FLORA

La flora de este salar, fue descrita por Tellier (2000) (*se adjunta el manuscrito*), donde se indica la presencia de al menos 22 especies características de estos sistemas vegas. La vegetación, solo se desarrolla en los márgenes de las vertientes, donde las condiciones son adecuadas para el desarrollo de las plantas, luego hacia el salar mismo, las vertientes (aspecto de laguna) dan paso a las típicas lagunas salobres, donde las condiciones de salinidad impiden el desarrollo vegetal.



Fotografía 2. Vegas asociadas a las vertientes del Salar de Ascotán.

INVERTEBRADOS

A pesar del bajo conocimiento que hay de este grupo de animales, en el salar de Ascotán destaca la presencia de un caracol endémico *Helobia ascotanensis*. Valladares et al. (2018), analizaron las poblaciones de este caracol, y concluyeron que a nivel genético las poblaciones han ido diferenciándose dentro del mismo salar (vegas), en lo que se conoce como microevolución (*se adjunta escrito*). Así se reconocen poblaciones del norte, centro

y sur del Salar, las que estarían en proceso de especiación; lo anterior pone en relevancia el valor de este sistema, como un laboratorio de investigación abierto.



Fotografía 3. *Helobia ascotanensis*. Imagen tomada desde ficha de clasificación de especies del Reglamento de Clasificación de Especies, Ministerio del Medio Ambiente de Chile.

ANFIBIOS

Lobos et al. (2018) identificaron que solo 6 de las 11 vertientes del margen Este, son ocupadas por este amenazado anfibio, y lo más preocupante es que la vertiente 7 albergaba a la mitad de la población total de anfibios del salar (valor estimado para V7 de 32.542 individuos). Actualmente, se atribuye a la especie del Salar la denominación de *Telmatobius philippii* (reconocido por la UICN como En Peligro Crítico). Como antecedente de la fragilidad de estos ecosistemas, podemos indicar que durante el día jueves 11 de agosto de 2022, en el marco de las actividades del proyecto FNDR, un equipo de profesionales del proyecto, visitamos la vertiente 7 del Salar de Ascotán (coordenadas geográficas UTM 576.468 Este – 7.618.587 Norte, Datum WGS 84, Huso 19). En dicha visita, constatamos un avanzado proceso de desecación de la laguna, en una de las vertientes que los especialistas considerábamos como una de las más saludables de dicho salar. Así, por ejemplo, pudimos observar que el canal donde se mide el caudal de esta vertiente se encuentra totalmente seco, las orillas con oquedades donde habita *Telmatobius cf. philippii* están fuera del agua y en muchos casos secas, la columna de agua disminuyó considerablemente dejando al total descubierto a grandes masas de vegetación acuática (macrófitas), aparentemente muertas. También observamos peces saltando entre el barro para alcanzar los sectores con agua. Cabe hacer notar que vertientes contiguas como la V6 y V10 no evidencian este estado de deterioro. Actualmente el nivel de aguas se ha recuperado. Este hecho fue denunciado a la SMA por parte de G. Lobos, donde una posibilidad es la intervención que se realiza por las empresas que extraen sales, pues generan canales que pueden vaciar estos delicados sistemas.



Fotografía 4. Desección de la vertiente 7 en agosto de 2022



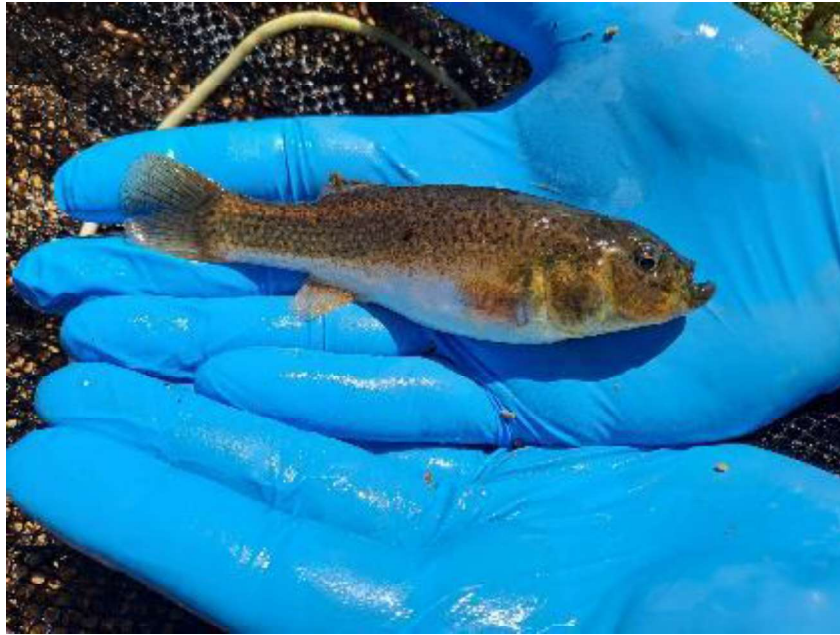
Fotografía 5. *Telmatobius philippii* en la vertiente 6, bajo el agua



Fotografía 6. Larva de *T. philippii* desde el Salar de Ascotán. Muy probablemente, estas larvas requieren de 2 o más años para completar su desarrollo antes de la metamorfosis.

PECES

En las vertientes del salar de Ascotán, habita un pez endémico *Orestias ascotanensis* (En Peligro de Extinción de acuerdo al Reglamento de Clasificación de Especies MMA); el que es aún más dependiente del agua que los anfibios. Ambas especies viven asociadas a las vertientes, donde la conductividad (salinidad) es más baja, razón por lo que no están presente en la porción más lagunar de este sistema (lagunas salobres que se abren hacia el salar). Vila et al. (2007), describieron a esta especie, dentro del listado de los peces más amenazados a nivel global. *Orestias ascotanensis* se encuentra en las 11 vertientes del Salar, sus cardúmenes se pueden observar desde las orillas, pero solo en las lagunas de agua menos salobres.



Fotografía 7. *Orestias ascotanensis*, desde las vertientes del Salar de Ascotán



Fotografía 8. *Orestias ascotanensis* Vertiente 7.

REPTILES

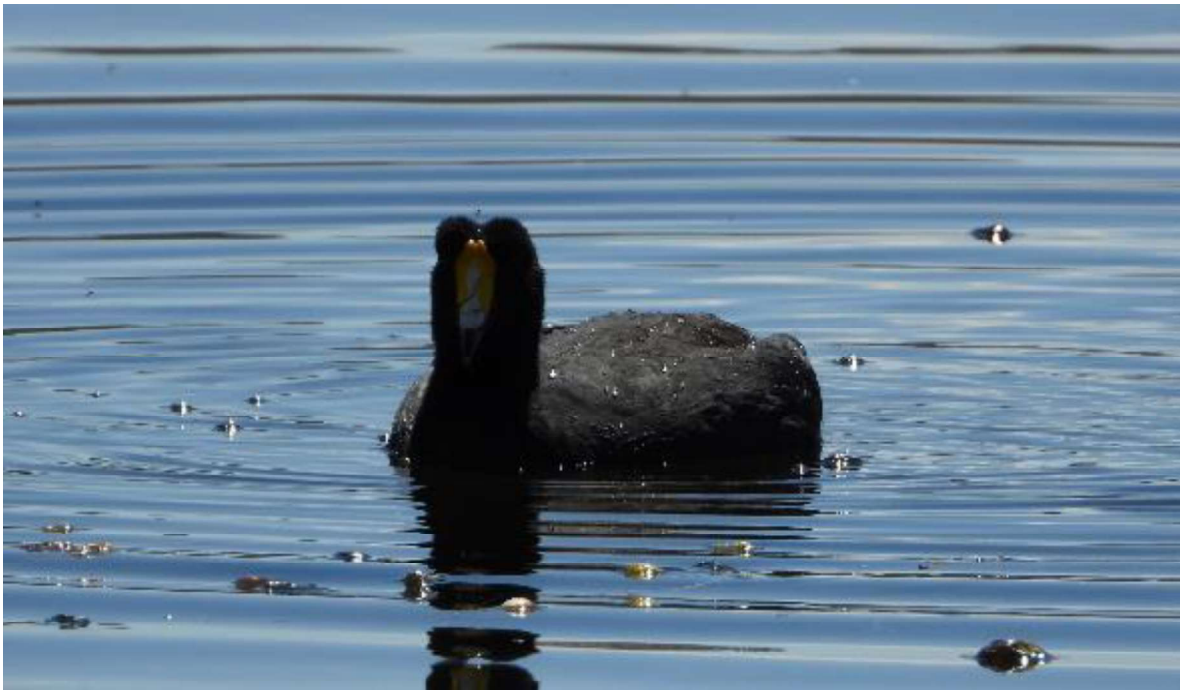
Asociado a los bordes salinos de las vegas, se registra la presencia de *Liolaemus schmidt*, antes conocida como *L. pantherinus*. Existe aún mucho desconocimiento respecto a este reptil, desde el punto de vista taxonómico y aún más respecto a su historia de vida. En Ascotán, se le observa cerca de costrones salinos asociado a las vegas, donde captura insectos que son parte de su alimentación. Gran parte del año, las temperaturas son muy bajas en el salar, por lo que este animal debe pasar gran parte del año en hibernación, siendo corto el periodo de actividad; necesaria para su reproducción.



Fotografía 9. *Liolaemus schmidtii*, desde vertiente 7 Salar de Ascotán

AVES

Si bien desconocemos de algún estudio específico, en las vertientes hemos observado especies acuáticas relevantes tales como: taguita del norte, tagua gigante, pato puna, pato juarjua, pato jergón chico, flamenco chileno, parina grande, parina chica, chorlo de la puna, playero de baird, colegial del norte, guayatas. En algunos sectores de vegas, también se observa congregación de perico cordillerano, lo que muestra la relevancia de las vegas para especies de aves terrestres.



Fotografía 10. Tagua gigante, Salar de Ascotán.



Fotografía 11. Perico cordillerano, congregado en vertiente 7 de Ascotán.

MAMÍFEROS

Las vegas del salar de Ascotán, son relevantes por el sustento alimenticio para Vicuñas que pastorean en ellas. Otros mamíferos presentes en las vegas son el zorro culpeo *Pseudalopex culpaeus*, el ratón orejudo *Phyllotis xanthopigus* y la ratita andina *Abrothrix andinus*.



Fotografía 12. Vicuñas pastoreando en las vegas de Ascotán

MEDIO HUMANO

El margen oriental del salar (Vegas), fue parte del camino del Inca (Stenhberg et al. 2023), donde se reconocen restos de ruinas (tambos) y rutas (*se adjunta artículo*). Sin duda, la presencia de fuentes de agua dulce y una rica biodiversidad (fauna que pudo servir como fuente de alimentos), hicieron de esta zona, un área propicia para el desplazamiento de las culturas que habitaron en estas extremas áreas del norte de Chile.

PROPUESTA DE PROTECCIÓN

Considerando que en el salar ya hay actividades de tipo industrial, asociadas a extracción de aguas (aunque limitada a un periodo que debería cumplirse pronto, motivo por los que minera el Abra está explorando el uso de agua de mar) y sales, es que proponemos que es urgente al menos proteger las vegas asociadas a las vertientes del margen este del salar, las que representan un área aproximada de 0.035 km^2 (*se adjunta KMZ referencial*). Además del valor ambiental, el Salar de Ascotán ha sido un importante sitio para el estudio de la ecología de especies extremófilas y procesos evolutivos y microevolutivos. A lo anterior, se suma el alto valor paisajístico del salar, el que representa el mayor tesoro escondido de este sistema.



Fotografía 13. Investigación en el Salar de Ascotán.