

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE PREGRADO

**La plasticidad fenotípica no explica diferencias inter-cuencas en las
respuestas conductuales de *Smicridea annulicornis* a la
conductividad eléctrica del agua**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los
requisitos para optar al Título de Biólogo con mención en Medio Ambiente

MATÍAS ALFONSO FLORES TOLEDO

Director de Seminario de Título: Dr. Rodrigo Ramos Jiliberto

Co-Director de Seminario de Título: Dr. Mauricio Carter Montecinos

Abril de 2018
Santiago - Chile

DEDICATORIA

Dedico este trabajo y toda la carrera a los que la hicieron posible, mi familia.

“Un buen método de enseñanza no tanto se propone comunicar mucha ciencia al estudiante, cuanto dar a su entendimiento poderoso impulso y rumbo cierto.”

- Andrés de Jesús María y José Bello López

“El estudio no se mide por el número de páginas leídas en una noche, ni por la cantidad de libros leídos en un semestre. Estudiar no es un acto de consumir ideas, sino de crearlas y recrearlas.”

- Paulo Freire

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto de título fue llevado a cabo en el CENMA (Centro Nacional del Medio Ambiente) en el laboratorio de biodiversidad a cargo del Dr. Rodrigo Ramos (Director de tesis). El financiamiento de este estudio está inserto dentro de los proyectos FONDECYT N° 1114098 a cargo del Dr. Mauricio José Carter Montecinos (Co-director de tesis) y N° 1150348 a cargo del Dr. R. Ramos.

Un agradecimiento especial a todos los que me recibieron en el laboratorio, al profesor Rodrigo, Mauricio, Ale, Daniel, Pablo, Lidia, Nahuel, Vale, Pame, Pedro, Cami, Wan, Cata, Coni, Gise y la Marce por tantas conversaciones interesantes. A mis compañeros de carrera de todas las generaciones desde el 2008 hasta el presente, mando un fraterno saludo a Claudio Moreno, Gloria, Claudio Castillo, Mono, Luciano, Felipe Rojas, Dali, Claks, Sarina, Feña, Conti, Pedro Ferrer, Dani, Washi, Mauro, Gac, Felipe Ávila, Vane, Joachim, Noé, Joce.

Quiero dar las gracias a ciertas personas que me ayudaron a continuar y terminar mi carrera; Profe Veloso, Juani, Margarita Carú, Bigotes, Profe Orfa, a los funcionarios don Mauricio y don Raul, a los tios de la fotocopiadora Chacho y Raul.

A mis amigos con los que compartí todos estos años e hicieron posible hacer llevadera la carrera, Riki, el Dani, Sole, Pachí, Nico, Nane, Anita, Max, Camilo malo, Camilo bueno, Javi era, Stgo., Popi, Chio, Tania, Nati, Feña, Sarina, Tamara, Kanesa, Lucio, Diego Cohen, Marti, Emilia, Bito, el Punky, Luci, Kati, Sofi, Pachí Paz, Simón, Felipe Soto, el Basti, C-3PO.

Y a todos los que hicieron posible esta tesis y que me acompañaron en este largo e importante etapa y que por cosas de la vida olvide mencionar, ¡GRACIAS!

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PORTADA	i
DEDICATORIA.....	ii
AGRADECIMIENTO	iii
TABLA DE CONTENIDO	iv
ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS	v
RESUMEN	vi
ABSTRACT	vii
INTRODUCCIÓN	1
MATERIALES Y METODOS	5
2.1. Antecedentes de terreno	5
2.2. Sitio de estudio	5
2.3. Mantenimiento y cultivo.....	6
2.4. Diseño experimental.....	6
2.5. Análisis estadístico.....	8
RESULTADOS	9
DISCUSIÓN	14
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	19

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

		Página
TABLA 1:	Conductividades para cada cuenca hidrográfica entre 2011-16 y valores de referencia registrado en terreno.	5
TABLA 2:	Diseño factorial para los tratamientos experimentales.	7
FIGURA 1:	Rasgos de desempeño de <i>S. annulicornis</i> en función del tamaño corporal, para las poblaciones de las cuencas del Maule, Choapa y Maipo.	11
FIGURA 2:	Rasgos de desempeño de <i>S. annulicornis</i> en función de la conductividad, para poblaciones de las cuencas de Choapa (■), Maipo (■) y Maule (■). Las columnas son los promedios de las respuestas para cada rasgo de desempeño. Error estándar en barras. Respuestas diferentes dentro de una misma población se indican con un (*).	12
TABLA 3:	GLMs de los rasgos de desempeño de <i>S. annulicornis</i> para tamaños corporales, conductividades, cuencas hidrográfica e interacción conductividad-cuenca.	13

RESUMEN

En Chile los ríos presentan alta variabilidad ambiental en la conductividad, este parámetro es un estresor de los organismos acuáticos y sirve para estimar el grado de perturbación de los ríos. Los efectos de la conductividad sobre los macroinvertebrados bentónico son contexto-dependientes y pueden usar mecanismos homeostáticos que son necesarios para mantener su concentración interna de solutos. Existen respuestas que pueden darse en macroinvertebrados como resultado de (entre otros fenómenos) adaptación local y plasticidad fenotípica. Un organismo que habitan este tipo de sistemas lóticos dentro de los macroinvertebrados bentónicos es *Smicridea annulicornis*. Proponemos que *S. annulicornis* responde plásticamente en sus rasgos de desempeño a distintas conductividades y que depende de la cuenca de origen. Las capturas del macroinvertebrado fueron hechas en ríos de las cuencas de Choapa, Maipo y Maule. Se determinó que los rasgos nado, protección y caminata poseen diferencias significativas entre poblaciones en asociación al tamaño corporal. Mientras que al considerar la cuenca hidrográfica los rasgos nado, protección y flexión poseen diferencias significativas entre poblaciones lo que se puede interpretar como adaptación local, solo caminata presenta estas diferencias significativa en interacción de conductividad con cuenca. No existieron estas diferencias en los rasgos con conductividad por lo no se podría expresar plasticidad fenotípica. Comprobamos que los rasgos de desempeño *S. annulicornis* dependen de la cuenca de procedencia lo que se podría interpretar como adaptación local y que la conductividad no afecta estas respuestas.

ABSTRACT

In Chile rivers have high environmental variability in conductivity, this parameter is a stressor of aquatic organisms and serves to estimate the degree of disturbance of rivers. The effects of conductivity on benthic macroinvertebrates are context-dependent and can use homeostatic mechanisms that are necessary to maintain their internal concentration of solutes. There are responses that can occur in macroinvertebrates as a result of (among other phenomena) local adaptation and phenotypic plasticity. An organism that inhabits this type of lotic systems within the benthic macroinvertebrates is *Smicridea annulicornis*. We propose that *S. annulicornis* responds plastically in its performance traits to different conductivities and that it depends on the basin of origin. The macroinvertebrate catches were made in rivers of the Choapa, Maipo and Maule basins. It was determined that swim, protection and trek traits have significant differences between populations in association with body size. While when considering the watershed the swim, protection and flexion features have significant differences among populations that can be interpreted as local adaptation, only trek presents these significant differences in conductivity interaction with basin. These differences did not exist in the traits with conductivity so it is not express phenotypic plasticity. We found that *S. annulicornis* performance traits depend on the basin of origin, which could be interpreted as local adaptation and that conductivity does not affect these responses.

1. INTRODUCCIÓN

Dado el interés en el cuidado y protección de los sistemas lóticos en Chile, es que entender cómo la biota responde a la heterogeneidad del medio es crucial para identificar el potencial impacto antropogénico en las comunidades naturales de los ríos. Esta variación ambiental, dada por las condiciones geográficas de cada cuenca hidrográfica junto al uso de los recursos hídricos por diferentes actividades económicas, constituye una oportunidad para estudiar el impacto de la variabilidad de condiciones ecológicas sobre las comunidades naturales asociadas a los ríos. Por ejemplo, la variación en la concentración de solutos de un cuerpo de agua, medida como conductividad eléctrica (de aquí en adelante “conductividad”), es un parámetro que ha sido indicado como un estimador del grado de perturbación natural o antropogénica de los ríos (Cormier *et al.*, 2013).

Los ríos de Chile presentan alta variabilidad ambiental, la cual se debe principalmente a un marcado gradiente geográfico latitudinal y altitudinal (Villalobos, 2006), y a las condiciones eco-hidrológicas (Peredo-Parada *et al.* 2009). Esto se refleja en diferentes características fisicoquímicas tales como temperatura, pH, O₂ disuelto y conductividad (Córdova *et al.*, 2009; Hill & Neal 1997). Dado esto es esperable que la conductividad, la cual refleja el nivel de disolución de sólidos totales, posea una alta variabilidad ambiental en los ríos, siendo influenciada principalmente por la geología local, precipitación, evaporación (Griffith, 2014; Hill & Neal 1997) así como por ciertas actividades humanas, en especial industriales, que en general contribuyen a aumentar las concentraciones de iones en los ríos (Córdova *et al.*, 2009; Griffith, 2014; Pizarro *et. al.*, 2010). La conductividad parece tener un efecto específico sobre las comunidades biológicas, lo que se manifiesta en las variaciones regionales de los macroinvertebrados bentónicos

de ríos (Clements & Kotalik, 2016). Este patrón posiblemente se deba a que en los ensamblajes de macroinvertebrados los efectos de la salinidad son probablemente contexto-dependiente, es decir que en ríos con distintos valores de conductividad existirán distintos efectos dependiendo del medio en donde se encuentren los macroinvertebrados (Clements & Kotalik, 2016). Este tipo de dependencia en los efectos sobre poblaciones podría dar como consecuencia posibles fenómenos de adaptación local, es decir cuando una población local desarrolla rasgos que proporcionan una ventaja bajo sus condiciones ambientales locales en comparación a organismos de las mismas especies provenientes de otros ambientes (Williams, 1966). Por tanto, dada la contexto-dependencia de las respuestas de los macroinvertebrados, es relevante la comparación entre poblaciones locales que han potencialmente evolucionado en diferentes condiciones ambientales (Kawecki & Ebert, 2004).

Dada esta variación ambiental en la conductividad es que mecanismos homeostáticos son esenciales ya que permiten a los organismos mantener su estado interno estable. En este sentido, las concentraciones de solutos en que habitan estos organismos significarían una demanda fisiológica que debe ser compensada a través de mecanismos osmoregulatorios (Evans, 2008), de manera de mantener sus concentraciones de iones respecto a su medio acuático (Charmantier *et al.* 2009). Evidencia de los efectos de cambios en la conductividad del medio sobre la diversidad y abundancia de macroinvertebrados bentónicos sugieren la existencia de estos mecanismos (Cormier *et al.*, 2013, Pond *et al.*, 2008). Por ejemplo, hay pérdida de géneros de macroinvertebrados bentónicos a altas conductividades (Cormier *et al.*, 2013), como el desprendimiento de estos desde el sustrato con conductividades mayores a 300 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (Clements & Kotalik, 2016). Esto indicaría que cambios en la conductividad del medio producto de la

variabilidad ambiental podría afectar rasgos conductuales de los macroinvertebrados, gatillando la aparición de respuestas plásticas como plasticidad fenotípica, definida como la producción de múltiples fenotipos de un determinado genotipo dependiendo de las condiciones ambientales (Miner, 2005). Dado que los macroinvertebrados bentónicos se distribuye a lo largo de ambientes heterogéneos (Resh, 2008) que se pueden caracterizar por medios con diferentes conductividades, es posible esperar que ciertas respuestas plásticas hayan sido seleccionada en estos ambientes. Estas respuestas plásticas, que pueden ser tanto flexibles como fijas en el desarrollo, pueden entregar ventajas adaptativas en ambientes heterogéneos. Existe evidencia de estos cambios fenotípicos ocurren en distintas condiciones de conductividad causando diferentes respuestas en moluscos [Mollusca: Pleuroceridae] (Dunithan *et al.*, 2012) y en algunos peces (Binning *et al.*, 2010; Alcaraz & García-Berthou, 2007; Chellappa *et al.*, 2003) pertenecientes a sistemas lóticos. De esta manera podemos esperar que variaciones en las conductividades pueden afectar diversos rasgos conductuales asociados al desempeño de macroinvertebrados bentónicos. Las respuestas conductuales están relacionadas con el tamaño corporal de los individuos, llegando a afectar su desempeño y sobrevivencia (Peters, 1986), como ocurre en caracoles de sistemas lóticos (Poznańska *et al.*, 2015).

Se propone usar un organismo que pertenece al orden Tricoptera, *Smicridea annulicornis* (Blanchard, 1851), macroinvertebrado bentónico que habitan en los ríos de Chile central (Córdova *et al.*, 2009; Rojas, 2006). Estos organismos poseen variados comportamientos propios de su vida acuática y bentónica como son nadar, caminar, construir refugios y redes para filtrar el agua con el fin de encontrar alimento (Springer, 2010; Wiggins, 2004). Si bien los macroinvertebrado reaccionan a diferentes conductividades con cambios en sus rasgos de desempeño (Clements & Kotalik 2016;

Cormier *et al.*, 2013), no existe registro de que se haya trabajado antes con *S. annulicornis* respecto de esto.

Este trabajo propone que a distintas conductividades el macroinvertebrado bentónico *S. annulicornis* responde plásticamente cambiando la frecuencia de ocurrencia de los rasgos de desempeño lo que entendemos como plasticidad fenotípica. A la vez, se espera que los rasgos de desempeño dependan de la cuenca hidrográfica a la cual pertenecen los individuos de *S. annulicornis*, lo que podríamos interpretar como adaptación local entre las poblaciones. Por lo tanto los objetivos de este estudio son:

- (a) Evaluar diferencias en los rasgos de desempeño en tratamientos con conductividades propias de una población y de otras poblaciones.
- (b) Determinar si las respuestas en los rasgos de desempeño son equivalentes a las respuestas obtenidas para las cuencas hidrográficas de origen.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Antecedentes de terreno

Los registros tomados en terreno sumada a la base de datos de la Dirección de Gestión de Aguas (DGA) para 6 años de 10 estaciones de monitoreo de cada cuenca hidrográfica nos revelaron que valores representativos de la conductividad en Choapa, Maipo y Maule son 500, 1400 y 180 $\mu\text{S}/\text{cm}$, respectivamente. Estos valores son aproximaciones de los promedios para cada cuenca (Tabla 1) y fueron redondeados a estas cifras para que sean manejables en laboratorio.

Tabla 1 - Conductividades para cada cuenca hidrográfica entre 2011-16 y valores de referencia registrado en terreno.

Año medición	Conductividades ($\mu\text{S}/\text{cm}$)		
	Choapa	Maipo	Maule
2011	442.65	1388.41	156.67
2012	476.24	1261.03	155.87
2013	459.76	1226.32	152.65
2014	538.22	1370.26	159.13
2015	410.34	1417.10	172.43
2016	439.17	1279.85	189.85
Promedio	461.06	1323.83	164.43
Desviación Estándar	43.76	77.99	14.22
Valor de referencia	440.0	1805.0	171.9

2.2. Sitio de estudio

Se eligieron tres cuencas hidrográficas para hacer las capturas de *S. annulicornis*; Choapa, Maipo y Maule. Estas capturas se realizaron en los ríos principales de cada cuenca hidrográfica dentro de tres tipos de zonas diferenciadas por sus características físicas, las mismas que utilizó Orrego *et al.* (2009); una zona alta de río dominada por

rápidos con alta velocidad, una zona media alternada con rápidos y piscinas, y una zona inferior caracterizada por áreas extensas de piscina y velocidad reducida. Las capturas se llevaron a cabo por recolecta directa desde el sustrato del río.

2.3. Mantenimiento y cultivo

Los ejemplares capturados fueron colocados dentro de una cámara de incubación para su aclimatación, separados e identificados de forma individual en vasos de precipitado de 40 mL con agua potable desclorada a 20°C y con un fotoperiodo luz:oscuridad de 14:10 durante 3 días. Antes de comenzar los experimentos se fotografió digitalmente a cada individuo de *S. annulicornis* para medir sus tamaños corporales.

2.4. Diseño experimental

Nuestro experimento consiste en un diseño factorial con conductividad y cuenca (factores) con 3 niveles por factor; 500, 1400 y 180 $\mu\text{S}/\text{cm}$ para conductividad y Choapa, Maipo y Maule para cuenca (Tabla 2). Los 3 niveles de conductividades se acercan a los promedios estimados para Choapa, Maipo y Maule (Tabla 1). En los tratamientos con individuos de Choapa y Maipo se ocuparon 30 réplicas, en el tratamiento con individuos de Maule 16 réplicas (en vasos de 40 mL) con cambio del medio respectivo cada 2 días. Las mediciones del comportamiento se realizaron 2 veces al día con una diferencia de 6 horas (11:00 y 17:00 hrs aprox.). Para llevar a cabo la medición se perturbó al individuo de *S. annulicornis* con un pincel (hasta que salga de su nido). Durante 30 segundos se procedió a observar los tipos de conducta que realiza el organismo o rasgo de desempeño (cualquier medida cuantitativa de qué tan bien realiza un individuo una tarea dinámica, Lailvaux & Husak, 2014), los cuales se catalogan según el tipo de movimiento en; nado, protección, flexión, caminata. Los organismos muertos fueron trasladados a

tubos eppendorf con etanol al 70%. El experimento termina con la muerte o cambio de estado de todos los individuos, o bien al alcanzar los 21 días de experimentación.

Tabla 2 - Diseño factorial para los tratamientos experimentales.

		Conductividad experimental ($\mu\text{S}/\text{cm}$)		
		500	1400	180
Cuenca hidrográfica	Choapa	Tratamiento Choapa (500)	Tratamiento Choapa (1400)	Tratamiento Choapa (180)
	Maipo	Tratamiento Maipo (500)	Tratamiento Maipo (1400)	Tratamiento Maipo (180)
	Maule	Tratamiento Maule (500)	Tratamiento Maule (1400)	Tratamiento Maule (180)

Los rasgos de desempeño son definidos como; **Nado**: corresponde a la acción de *S. annulicornis* al mover su parte posterior en vaivén hacia los lados permitiéndole desplazarse en el agua. **Protección**: cuando el individuo *S. annulicornis* junta sus extremos anterior y posterior formando un bola con su cuerpo con solo dos extremidades hacia fuera de esta, de esta forma protege su cabeza y la mayor parte de su cuerpo. **Flexión**: movimiento de *S. annulicornis* de su parte dorsal contrayéndola y que luego extiende para afirmarse con sus extremidades en otro punto, desplazándose de este manera. **Caminata**: en este caso corresponde al desplazamiento de *S. annulicornis* haciendo uso de sus extremidades por la superficie del sustrato en el que se encuentra.

2.5. Análisis estadístico

Para analizar el desempeño de *S. annulicornis* entre tamaño corporal, niveles de conductividad y cuenca de procedencia, se implementaron modelos lineales generalizados (GLMs) para comparar entre las poblaciones de Choapa, Maipo y Maule, usando el software R (Team, R. 2014). En este modelo la variable respuesta fue el número total de veces que se registró el rasgo de desempeño por medición en cada individuo de *S. annulicornis*, mientras que las variables explicativas fueron conductividad y cuenca, se ocupó como covariable el tamaño corporal. Como el total de veces que existió presencia de un rasgo por medición en un individuo fue resultado del experimento, es decir la observación del número de eventos discretos por réplica, el modelo fue ajustado a una distribución de Poisson (Cunha *et al.*, 2007). Se uso un test-F en vez de un test chi-cuadrado para comparar los modelos (Crawley, 2007). Las diferencias significativas entre las poblaciones fueron probadas llevando a cabo un análisis de covarianza (ANCOVA). Un proceso secuencial de remoción de factores fue utilizado para probar la significación de los componentes de los modelos lineales generalizados (GLMs), removiendo jerárquicamente la interacción entre conductividad y cuenca como el efecto del tamaño corporal, a continuación los efectos aditivos con cada rasgo de desempeño.

3. RESULTADOS

La figura 1 muestra la relación entre el número total de veces que se registró las respuestas en los rasgos de desempeño de cada población con el tamaño corporal de los individuos de *S. annulicornis*. En la figura 1A se aprecia que no hay cambios en el rasgo nado respecto al tamaño corporal para la cuenca del Maule, a diferencia de Choapa y Maipo donde existe un aumento del rasgo nado al aumentar el tamaño corporal, que es mayor en esta última cuenca. La figura 1B indica para rasgo protección en la cuenca del Maule que no aumenta mayormente con el tamaño corporal, a diferencia de lo que ocurre en la cuenca del Choapa donde disminuye el rasgo protección a medida que aumentó el tamaño corporal, esto es menos pronunciado en la cuenca del Maipo. En la figura 1C existe una disminución para el rasgo caminata en la cuenca del Maule a medida que aumenta el tamaño corporal, al contrario de lo que ocurre para la cuenca del Maipo donde aumenta el rasgo caminata, mientras que en Choapa no existirían cambios con el tamaño corporal. La figura 1D muestra similares aumentos del rasgo flexión en función del aumento del tamaño corporal para las cuencas del Maule, Choapa y Maipo. Encontramos diferencias significativas (tabla 3) entre poblaciones de *S. annulicornis* de las cuencas evaluadas para los rasgos nado, flexión y caminata en asociación al tamaño corporal de los individuos ($P < 0.01$), para el caso del rasgo flexión no se presentaron estas diferencias significativas ($P = 0.43$). Existen diferencias significativas entre las poblaciones para los rasgos nado, protección y flexión en relación a la cuenca hidrográfica de donde provienen los individuos *S. annulicornis* ($P < 0.001$), para el caso del rasgo caminata se encuentran diferencias significativas entre poblaciones en la interacción de la conductividad con la cuenca hidrográfica ($P < 0.01$).

La figura 2 muestra el número total de veces que se registró las respuestas en los rasgos de desempeño para cada población de *S. annulicornis* en las conductividades experimentales, lo que se puede considerar en parte un reflejo de lo mostrado en la figura 1. Las respuestas del rasgo nado en las distintas conductividades no fueron variables en cada población y son diferentes entre poblaciones, en la figura 2A se aprecia que no varían mayormente los promedios del rasgo. En el rasgo protección se aprecia que las respuestas son similares entre las poblaciones, la figura 2B muestra lo sobrepuesto que se encuentran las barras de error estándar de estas respuestas. No hay diferencias en las respuestas respecto al rasgo caminata para la población del Maule, al contrario las otras dos poblaciones, Choapa y Maipo, la figura 2C muestran para estas poblaciones distintas respuestas al estar expuestos a distintas conductividades. Las poblaciones de Choapa y Maipo no presentan diferencia en sus respuestas con el rasgo flexión, pero sí la población de la cuenca del Maule, en la figura 2D se aprecia que varía su desempeño al aumentar las conductividad. Ninguno de los rasgo de desempeño (nado, protección, caminata o flexión) mostró diferencias significativas (Tabla 3) entre las poblaciones de *S. annulicornis* con conductividad en los tratamientos ocupados ($P > 0.05$).

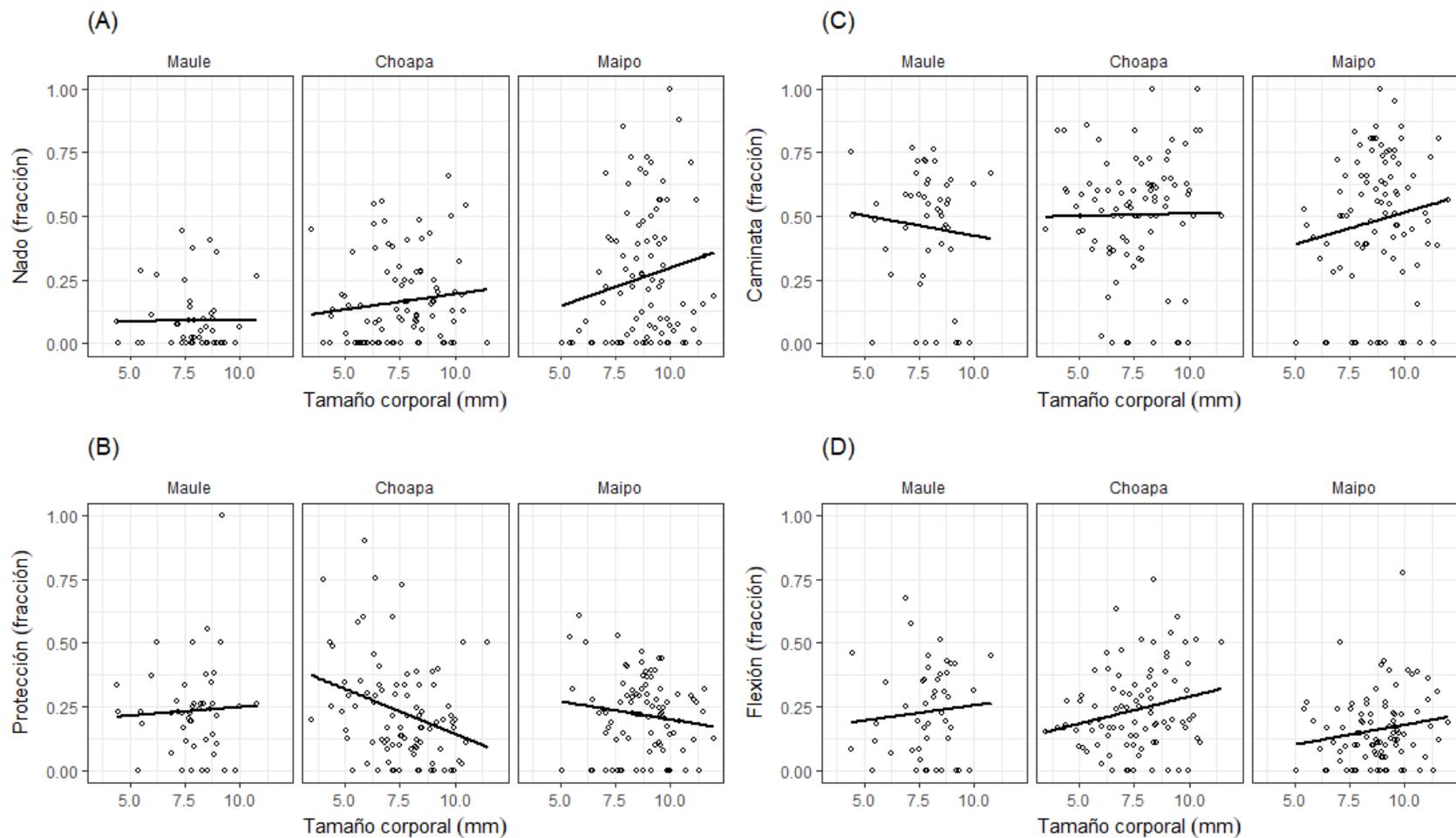


Figura 1. Rasgos de desempeño de *S. annulicornis* en función del tamaño corporal, para las poblaciones de las cuencas del Maule, Choapa y Maipo (fracción equivale al total del rasgo registrado por medición con cada individuo).

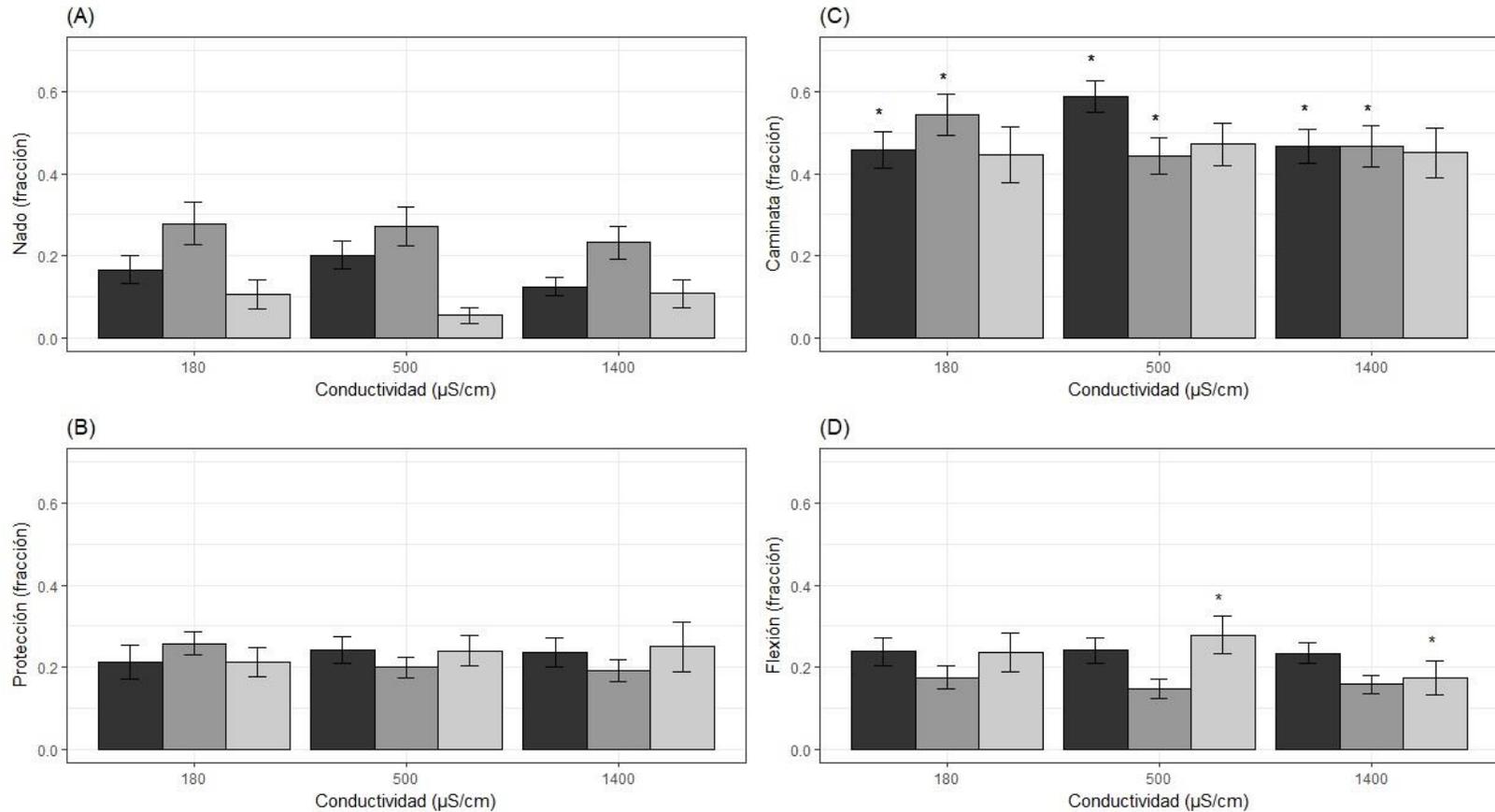


Figura 2. Rasgos de desempeño de *S. annulicornis* en función de la conductividad, para poblaciones de las cuencas de Choapa (■), Maipo (■) y Maule (■) (fracción equivale al total del rasgo registrado por medición con cada individuo). Las conductividades son las ocupadas en los tratamientos experimentales. Las columnas son los promedios de las respuestas para cada rasgo de desempeño. Error estándar en barras. Respuestas diferentes dentro de una misma población se indican con un (*).

Tabla 3 - GLMs de los rasgos de desempeño de *S. annulicornis* para tamaños corporales, conductividades, cuencas hidrográficas e interacción conductividad-cuenca (F-Valor corresponde al test-F, ver materiales y métodos; (g,l) son los grados de libertad).

Rasgos	Factores	F-Valor (g,l)	P
Nado	Tamaño corporal	18.9 (2,227)	<0.001
	Conductividad	1.78 (2,224)	0.17
	Cuenca	15.7 (2,226)	<0.001
	ConductividadxCuenca	2.06 (2,222)	0.09
Protección	Tamaño corporal	9.02 (2,227)	<0.01
	Conductividad	1.34 (2,224)	0.26
	Cuenca	7.41 (2,226)	<0.001
	ConductividadxCuenca	0.1 (2,222)	0.98
Caminata	Tamaño corporal	13.5 (2,227)	<0.001
	Conductividad	0.21 (2,224)	0.81
	Cuenca	0.83 (2,226)	0.44
	ConductividadxCuenca	3.68 (2,222)	<0.01
Flexión	Tamaño corporal	0.63 (2,227)	0.43
	Conductividad	0.09 (2,222)	0.91
	Cuenca	22.2 (2,226)	<0.001
	ConductividadxCuenca	1.13 (2,222)	0.34

4. DISCUSIÓN

Los rasgos nado, protección y flexión están influenciados por el efecto que la cuenca hidrográfica genera sobre los individuos de *S. annulicornis*. El rasgo caminata es el único afectado por la interacción de la conductividad con la cuenca hidrográfica. (Los resultados indican que no existen efectos de la conductividad sobre los rasgos de desempeño, por lo tanto nuestra hipótesis de que *S. annulicornis* responde plásticamente cambiando la frecuencia de los rasgos de desempeño en su comportamiento a distintas conductividades y que se podría expresar como plasticidad fenotípica, es rechazada). Se comprueba que su desempeño en los rasgos nado, protección y flexión depende de la cuenca hidrográfica a la cual pertenece lo cual sugiere adaptación local. En el rasgo caminata depende de la interacción de cuenca hidrográfica con conductividad, esto sugiere que no existe claridad de la predominancia del factor (conductividad o cuenca) que influye sobre la respuesta del rasgo caminata.

La cuenca hidrográfica tuvo efectos sobre los rasgos nado, protección y flexión (tabla 3, $P < 0.001$), estas diferencias significativas pueden ser porque las poblaciones se encuentran bajo ciertos factores ecológicos que promueven la adaptación local como es estar separadas geográficamente una de otra, provocando un bajo flujo de genes que va generando con el tiempo poblaciones aisladas genéticamente entre sí (Kawecki & Ebert, 2004). Este mismo aislamiento genético ocurre en otras poblaciones de invertebrados bentónicos como copépodos de agua dulce (Dastis & Derry, 2016) y en gastrópodos de lagunas termales (Johansson *et al.*, 2016). Probablemente la biología de estos organismos se ha adaptado a las condiciones de sus propios sistemas lóticos al igual que *S. annulicornis* utilizando mecanismos de regulación osmóticas necesarios en su cuenca de procedencia (ver discusión a continuación).

La conductividad no tuvo efectos sobre los rasgos de desempeño de *S. annulicornis* (tabla 3, $P > 0.05$). Con esta evidencia no se confirma lo concluido por otros autores, los cuales sostienen que los macroinvertebrados bentónicos son capaces de reaccionar a diferentes conductividades con cambios en sus rasgos de desempeño (Clements & Kotalik, 2016; Cormier *et al.*, 2013). Sin embargo existieron estos cambios entre cuencas hidrográficas, es decir que las respuestas en los rasgos pueden deberse a una adaptación local a la cuenca hidrográfica de donde provienen cada organismo. Solo en el caso que consideremos que cada cuenca hidrográfica de donde provienen los *S. annulicornis* poseen sus propios valores de conductividad (Choapa, Maipo y Maule con 500, 1400 y 180 $\mu\text{S}/\text{cm}$, respectivamente) y que estén presenten las adaptaciones locales mencionadas por el efecto de la cuencas hidrográfica sobre los rasgos nado, protección, flexión, entonces este fenómeno adaptativo se podría dar en parte por una adaptación a estas condiciones de conductividad propias de cada cuenca hidrográfica de procedencia, solo entonces se comprobaría lo afirmado por los autores Clements & Kotalik (2016) y Cormier *et al.* (2013), pero un análisis para respaldar estos hechos esta fuera del alcance de este estudio.

Para el rasgo nado en las poblaciones de Choapa, Maipo y Maule (fig. 2A), como para el rasgo protección en las poblaciones de Choapa y Maipo (fig. 2B), y también para el rasgo flexión en la población del Maule (fig. 2C) se puede apreciar el efecto de la cuenca hidrográfica en sus respuestas a distintas conductividades, respuestas que dentro de cada población son similares y no varían mayormente a medida que aumenta la conductividad de los tratamientos. Dadas las diferentes conductividades a las que se sometieron estas poblaciones se podría asociar un estrés osmótico al ser distintas a sus cuencas de procedencia, es posible explicar la capacidad de homeóstasis de estos organismos para mantener el equilibrio iónico y evitar este estrés por medio de

mecanismos ocupados por los insectos acuáticos, que al ser hiperreguladores al igual que los peces de agua dulce podrían usar mecanismos similares (Bradley, 2008; Charmantier *et al.* 2009; Evans, 2008) a fluidos de desecho diluidos a través de sus sistemas renales y la regulación de la sal con diversas proteínas transportadoras de iones en las membranas epiteliales (como las branquias) que permiten el transporte activo de iones contra gradientes de concentración (Evans, 1980). Para el rasgo flexión en la población de Maule (fig. 2C) y para el rasgo caminata en la población de Choapa y Maipo (fig. 2D), existiría un efecto interacción conductividad-cuenca que provocaría las respuestas que sean diferentes en cada población. Interacción entre los factores conductividad y cuenca significa que no existe efecto directo de la cuenca y la conductividad sino que se puede explicar como producto de la interacción de estos dos factores, tal y como ocurre en otro estudio con tricopteros en que sus rasgos de desempeño se ven afectados por la interacción de dos variables ambientales, por ejemplo el consumo de hojarasca de *Eucalyptus* y el aumento de la temperatura influye en la supervivencia y la aptitud en larvas de estos macroinvertebrados (Correa-Araneda *et al.*, 2017).

Considerando la asociación de la covariable con los rasgos nado, protección y caminata (tabla 3) los cuales indican diferencias significativas para estos rasgos de desempeño con el tamaño corporal entre las poblaciones de las cuencas hidrográficas. En el rasgo nado para las poblaciones de Choapa y Maipo existe un aumento de esta respuesta en función del tamaño corporal (fig. 1A), esto se puede explicar porque probablemente se vuelve más ventajosa la respuesta nado a medida que el macroinvertebrado es más grande, dado que el tamaño corporal puede ser un indicador de las distancias recorridas (Bie *et al.*, 2012) para macroinvertebrados de río donde los individuos grandes pueden dirigir su propia dispersión (Kärnä *et al.*, 2015). Es decir, los individuos de *S. annulicornis*

más grandes podrían ser capaces de moverse mediante el nado en busca de mejorar su fitness, esto ocurre al menos en la etapa adulta de macroinvertebrados de río en que los organismos alados más pequeños son fácilmente llevados por el viento en contraposición de los más grandes que pueden elegir una estrategia para moverse entre sitios (Kärnä *et al.*, 2015). En estas mismas poblaciones para el rasgo protección ocurre lo contrario, una disminución del rasgo de desempeño con el aumento de tamaño corporal (fig. 1B), lo que se podría entender como una menor necesidad de protegerse de depredadores al ser más grandes pero no se condice con lo afirmado por otros autores, que mientras más grandes los macroinvertebrados más seleccionados para ser depredados son por peces (Buria *et al.*, 2007; Mikl *et al.*, 2017) y por macroinvertebrados depredadores (Klecka & Boukal, 2013). Entonces respecto al rasgo protección solo quedaría decir que mientras más grandes son los individuos de *S. annulicornis* menos eficiente es realizar protección por la inevitable depredación a la que estarían expuestos por su vistoso tamaño corporal. Para los rasgos anteriores ambas respuestas se pueden explicar por un efecto de la cuenca (tabla 3, $P < 0.001$) por lo que estaría relacionado con una adaptación local de estas poblaciones a sus cuencas hidrográficas de procedencia. Bajo este contexto de adaptación local es posible comprender más las respuestas de nado y protección, ya que al considerar el medio ambiente adquiere sentido el fitness y la depredación de estos organismos en estas respuestas respectivamente. En el caso del rasgo caminata hay disminución de esta respuesta en la población del Maule, mantención en Choapa y aumento en Maipo con tamaños corporales cada vez más grandes de los individuos de *S. annulicornis*, claramente hay distintas adaptaciones a cada localidad pero no se podría hablar de un efecto de la cuenca hidrográfica ($P = 0.44$) sino más bien de un efecto de la interacción de la cuenca hidrográfica con la conductividad (tabla 3, $P < 0.01$), lo que es más complejo al momento

de buscar un sentido biológico o ecológico pero intuitivamente se podría afirmar que existen distintas respuestas para el rasgo caminata bajo distintos niveles de perturbación en macroinvertebrados tal como sucede en otros organismos bentónicos (Piló *et al.*, 2016).

El presente trabajo es el primero en experimentar con el macroinvertebrado bentónico *S. annulicornis* y ocupar específicamente los rasgos de desempeño de nado, protección, flexión y caminata tal como se definieron, por lo que la comparación con otros trabajos es a nivel de macroinvertebrado bentónico y su desempeño es con los rasgos estudiados y definidos en estos trabajos por cada autor.

BIBLIOGRAFÍA

- Alcaraz, C., & García-Berthou, E. (2007). Life history variation of invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) along a salinity gradient. *Biological Conservation*, 139(1), 83-92.
- Bie, T., Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D. & Wichelen, J. (2012). Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology letters*, 15(7), 740-747.
- Binning, S. A., Chapman, L. J., & Dumont, J. (2010). Feeding and breathing: trait correlations in an African cichlid fish. *Journal of Zoology*, 282(2), 140-149.
- Blanchard, E. (1851) Tricópteros. In: Gay, C. (Ed.) Historia física y política de Chile, Zoologie. Maulde & Renou Press, Paris, pp. 135–142.
- Bradley, T. J. (2008). Hyper-regulators: life in fresh water. *Animal osmoregulation*. Oxford University Press, Oxford, UK, 87-110.
- Buria, L., Albariño, R., Villanueva, V. D., Modenutti, B., & Balseiro, E. (2007). Impact of exotic rainbow trout on the benthic macroinvertebrate community from Andean-Patagonian headwater streams. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 168(2), 145-154.
- Charmantier, G., M. Charmantier-Daures, and D. W. Towle. 2009. Osmotic and ionic regulation in aquatic arthropods. Pages 165–230 in D. H. Evans (editor). Osmotic and ionic regulation: cells and animals. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Chellappa, S., Câmara, M. R., & Chellappa, N. T. (2003). Ecology of *Cichlamonoculus* (Osteichthyes: Cichlidae) from a reservoir in the semi-arid region of Brazil. *Hydrobiologia*, 504(1-3), 267-273.
- Clements, W. H., & Kotalik, C. (2016). Effects of major ions on natural benthic communities: an experimental assessment of the US Environmental Protection Agency aquatic life benchmark for conductivity. *Freshwater Science*, 35(1), 126-138.
- Córdova, S., Gaete, H., Aránguiz, F., & Figueroa, R. (2009). Evaluación de la calidad de las aguas del estero Limache (Chile central), mediante bioindicadores y bioensayos. *Latin american journal of aquatic research*, 37(2), 199-209.
- Cormier, S. M., Suter, G. W., Zheng, L., & Pond, G. J. (2013). Assessing causation of the extirpation of stream macroinvertebrates by a mixture of ions. *Environmental Toxicology and chemistry*, 32(2), 277-287.
- Correa-Araneda, F., Basaguren, A., Abdala-Díaz, R. T., Tonin, A. M., & Boyero, L. (2017). Resource-allocation tradeoffs in caddisflies facing multiple stressors. *Ecology and Evolution*.
- Crawley, M. J. (2007). Proportion Data. *The R book*, 569-591.

Crispo, E. 2007 The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution* 61, 2469–2479.

Cunha, M. E., Vendrell, C., & Gonçalves, P. (2007). Experimental study of the dependence of embryonic development of *Trachurus trachurus* eggs on temperature. *ICES Journal of Marine Science*, 65(1), 17-24.

Dastis, J. O. N., & Derry, A. M. (2016). The impact of regional landscape context on local maladaptive trait divergence: a field test using freshwater copepod acid tolerance. *Evolutionary ecology*, 30(5), 841-859.

DGA. Consulta via web a HYPERLINK
"<http://snia.dga.cl/BNAConsultas/reportes>"(Consultado el 01/10/16)

Domene, X., Chelinho, S., Campana, P., Alcañiz, J. M., Römbke, J., & Sousa, J. P. (2012). Applying a GLM-based approach to model the influence of soil properties on the toxicity of phenmedipham to *Folsomia candida*. *Journal of soils and sediments*, 12(6), 888-899.

Dunithan, A., Jacquemin, S., & Pyron, M. (2012). Morphology of *Elimialivescens* (Mollusca: Pleuroceridae) in Indiana, USA covaries with environmental variation. *American Malacological Bulletin*, 30(1), 127-133.

Evans, D. H. (1980). Osmotic and ionic regulation by freshwater and marine fishes. In *Environmental physiology of fishes* (pp. 93-122). Springer US.

Evans, D. H. (2008). Teleost fish osmoregulation: what have we learned since August Krogh, Homer Smith, and Ancel Keys. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 295(2), R704-R713.

Griffith, M. B. 2014. Natural variation and current reference for specific conductivity and major ions in wadeable streams of the conterminous USA. *Freshwater Science* 33:1–17.

Hill, T., & Neal, C. (1997). Spatial and temporal variation in pH, alkalinity and conductivity in surface runoff and groundwater for the Upper River Severn catchment. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 1(3), 697-715.

Johansson, M. P., Quintela, M., & Laurila, A. (2016). Genetic divergence and isolation by thermal environment in geothermal populations of an aquatic invertebrate. *Journal of evolutionary biology*, 29(9), 1701-1712.

Kärnä, O. M., Grönroos, M., Antikainen, H., Hjort, J., Ilmonen, J., Paasivirta, L., & Heino, J. (2015). Inferring the effects of potential dispersal routes on the metacommunity structure of stream insects: as the crow flies, as the fish swims or as the fox runs?. *Journal of Animal Ecology*, 84(5), 1342-1353.

- Kawecki, T. J., & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology letters*, 7(12), 1225-1241.
- Klecka, J., & Boukal, D. S. (2013). Foraging and vulnerability traits modify predator–prey body mass allometry: freshwater macroinvertebrates as a case study. *Journal of Animal Ecology*, 82(5), 1031-1041.
- Lailvaux, S. P., & Husak, J. F. (2014). The life history of whole-organism performance. *The Quarterly review of biology*, 89(4), 285-318.
- Merilä, J., Laurila, A., Laugen, A. T., Räsänen, K., & Pakkala, M. (2000). Plasticity in age and size at metamorphosis in *Rana temporaria*-comparison of high and low latitude populations. *Ecography*, 23(4), 457-465.
- Mikl, L., Adámek, Z., Všetičková, L., Janáč, M., Roche, K., Šlapanský, L., & Jurajda, P. (2017). Response of benthic macroinvertebrate assemblages to round (*Neogobius melanostomus*, Pallas 1814) and tubenose (*Proterorhinus semilunaris*, Heckel 1837) goby predation pressure. *Hydrobiologia*, 785(1), 219-232.
- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., & Relyea, R. A. (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(12), 685-692.
- Orrego, R., Adams, S. M., Barra, R., Chiang, G., & Gavilan, J. F. (2009). Patterns of fish community composition along a river affected by agricultural and urban disturbance in south-central Chile. *Hydrobiologia*, 620(1), 35-46.
- Peredo-Parada, M., Martínez-Capel, F., Garofano-Gomez, V., Atenas, M., & Riestra, F. (2009). Eco-hydrological database of Chilean rivers: a tool for management of aquatic ecosystem. *Gayana*, 73(1), 119-129.
- Peters, R. H. (1986). *The ecological implications of body size* (Vol. 2). Cambridge University Press.
- Piló, D., Ben-Hamadou, R., Pereira, F., Carriço, A., Pereira, P., Corzo, A. & Carvalho, S. (2016). How functional traits of estuarine macrobenthic assemblages respond to metal contamination?. *Ecological Indicators*, 71, 645-659.
- Pizarro, J., Vergara, P. M., Rodríguez, J. A., Sanhueza, P. A., & Castro, S. A. (2010). Nutrients dynamics in the main river basins of the centre-southern region of Chile. *Journal of hazardous materials*, 175(1), 608-613.
- Pond, G. J., Passmore, M. E., Borsuk, F. A., Reynolds, L., & Rose, C. J. (2008). Downstream effects of mountaintop coal mining: comparing biological conditions using family-and genus-level macroinvertebrate bioassessment tools. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(3), 717-737.

Poznańska, M., Kakareko, T., Gulanicz, T., Jermacz, Ł., & Kobak, J. (2015). Life on the edge: survival and behavioural responses of freshwater gill-breathing snails to declining water level and substratum drying. *Freshwater biology*, 60(11), 2379-2391.

Resh, V. H., 2008. Which group is best? Attributes of different biological assemblages used in freshwater biomonitoring programs. *Environ. Monit. Assess.* 138: 131-138.

Reznick, D.N. & Ghalambor, C.K. (2001). The population ecology of contemporary adaptation: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica*, 112–113, 183–198.

Rojas, F. (2006). Estado de conocimiento de los Trichoptera de Chile. *Gayana (Concepción)*, 70(1), 65-71.

Sgro, C. M., A. J. Lowe, and A. a. Hoffmann. 2011. Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evol. Appl.* 4:326–337.

Sly, D. F. (1972). Migration and the ecological complex. *American Sociological Review*, 615-628.

Springer, M. (2010). Capítulo 7: Trichoptera. *Revista de Biología Tropical*, 58, 151-198.

Suter II, G. W. (2016). *Ecological risk assessment*. CRC press.

Tachet, H., P. Richouxm, M. Bournard & P. Usseglio, 2003. Inverte´bre´sd´eaudouce: Systeme´matique, biologie, e´cologie. CNRS Editions, Paris.

Team, R. (2014). RStudio: integrated development for R. *RStudio, Inc., Boston, MA*. URL <http://www.RStudio.com/ide>

Villalobos, L. (2006). Estado de conocimiento de los crustáceos zooplanctónicos dulceacuícolas de Chile. *Gayana (Concepción)*, 70(1), 31-39.

Wiggins, G. B. (2004). *Caddisflies: the underwater architects*. University of Toronto Press.

Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton.