

UCH - FC  
Doc - EBE  
S113  
CA

**ORGANIZACIÓN FUNCIONAL DE LAS COMUNIDADES  
DE MACROINVERTEBRADOS (CLASE: INSECTA) EN  
TRES CUENCAS DE LA ZONA CENTRAL DE CHILE**

Tesis

Entregada a La Universidad De Chile

En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos

Para Optar Al Grado De

Doctora en Ciencias con Mención en Ecología y

Biología Evolutiva

Facultad De Ciencias



Por

**María Catalina Sabando Gómez**

Septiembre, 2010

Director de Tesis: Irma Vila Pinto

Co-Director de Tesis: David Véliz Baeza

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACIÓN**

**TESIS DE DOCTORADO**

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

**MARIA CATALINA SABANDO GOMEZ**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctora en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 12 de agosto de 2010.

**Director de Tesis:**

Irma Vila Pinto

.....

David Véliz Baeza

.....

**Comisión de Evaluación de la Tesis:**

Dr. Rodrigo Medel

.....

Dr. Elie Poulin

.....

Dr. Víctor Marín

.....

Dr. Gonzalo Gajardo

.....

Dr. Marco Méndez

.....



Handwritten signatures in blue ink, including 'Vila Pinto', 'Véliz Baeza', and several signatures from the evaluation commission members.



*A mi madre, María.*

## Biografía



María Catalina Sabando Gómez es Profesora de Biología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, de donde egresó el año 2003, obtenido el título el año 2004, con la tesis titulada “Análisis funcional de las comunidades bentónicas en un tramo altitudinal de río Clarillo (Pirque)”. El año 2005 ingresó al Programa de Doctorado en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Chile, incorporándose al laboratorio de Limnología bajo la dirección de Irma Vila, con el apoyo de la Beca MECESUP para estudios de postgrado. Sus intereses se enfocan en la comprensión de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de los sistemas fluviales mediterráneos de Chile Central. Particularmente, su investigación se dirige a entender los procesos hidrológicos en los gradientes espacios-temporales que explican la variación de la organización funcional trófica. Actualmente se desempeña como docente en la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación.



## Agradecimientos

Agradezco a mis tutores, Irma Vila Pinto y David Véliz, de quienes valoro sus sugerencias y tiempo dedicado en todo este largo proceso. A los miembros de mi comisión, Dr. Rodrigo Medel, Dr. Elie Poulin, Dr. Víctor Marín, Dr. Gonzalo Gajardo y Dr. Marco Méndez quienes colaboraron con importantes sugerencias para incrementar la calidad de este manuscrito. A los laboratorios de Limnología, Química del Agua y Ecología Molecular de la Universidad de Chile, particularmente a Irma Vila y Elie Poulin por facilitar las implementaciones para el desarrollo de mi trabajo. Al laboratorio de Ecología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, por facilitar sus infraestructuras para gran parte de mi investigación. Mi gratitud al Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental de la Universidad de Buenos Aires, en especial a la Dra. Julieta Sganga y Dra. Elisa Angrisano por su ayuda en la identificación de especies.

A mi familia y amigos, por su ayuda y preocupación: a mi madre María y hermano Alfonso, a mi gran amiga Raquel Peñaloza por sus valiosos aportes en esta tesis y por apoyarme siempre, a mis amigos Rodrigo Pardo, Ángela Valiente, Karin Maldonado, Pablo Razeto, Ximena Molina, Sergio Scott, Alejandra Troncoso y Renzo Vargas para todos ellos mi gratitud.

Esta tesis fue realizada con el apoyo del Instituto de Ecología y Biodiversidad (ICM P05-002), a través de las becas para Pasantías Cortas de Investigación y financiamiento parcial de terreno a la Región del Maule. Agradezco a FONDECYT 11060496 por el financiamiento de los estudios genéticos. Agradezco a la Universidad Católica del Norte por el financiamiento de terreno a la Región de Coquimbo. Finalmente, mis agradecimientos a MECESUP y Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, por mi sostenimiento durante el curso de este doctorado.



## Índice de materias

Dedicatoria.....	ii
Biografía.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Índice de Materias.....	v
Lista de Tablas.....	vii
Lista de Figuras.....	xii
Resumen general.....	1
Introducción general.....	6
Referencias.....	15
Capítulo 1. Variación espacial de la diversidad funcional trófica de macroinvertebrados bentónicos (Clase: Insecta) en sistemas fluviales de Chile Central.....	25
Resumen.....	26
Introducción.....	28
Métodos.....	31
Resultados.....	37
Discusión.....	53
Referencias.....	58
Capítulo 2. Hábitos alimentarios de <i>Andesiops torrens</i> (Ephemeroptera: Baetidae) y <i>Smicridea (Smicridea) annulicornis</i> (Trichoptera: Hydropsychidae) en cuencas fluviales de Chile Central.....	84
Resumen.....	85
Introducción.....	87



Métodos.....	90
Resultados.....	93
Discusión.....	95
Referencias.....	99
Capítulo 3. Estructura genética espacial de las poblaciones de <i>Smicridea</i> ( <i>Smicridea</i> ) <i>annulicornis</i> (Trichoptera: Hydropsychidae) y <i>Andesiops torrens</i> (Ephemeroptera: Baetidae) en cuencas fluviales mediterráneas de Chile Central.....	116
Resumen.....	117
Introducción.....	119
Métodos.....	123
Resultados.....	128
Discusión.....	131
Referencias.....	135
Discusión general.....	158
Referencias.....	164
Anexo.....	170

## Lista de tablas

### Capítulo 1

Tabla 1 Resumen del tamaño muestral (n), ubicación geográfica, altitud, ancho del cauce y pendiente para cada sitio de estudio.

Tabla 2 Ítems alimenticios de la Clase Insecta organizados por tamaño de partículas.

Tabla 3 Análisis de similitud porcentual (SIMPER) de colectores por altura.

Tabla 4 Análisis de similitud porcentual (SIMPER) de pastoreadores por altura.

Tabla 5 Análisis de similitud porcentual (SIMPER) de depredadores por altura.

Tabla 6 Análisis de similitud porcentual (SIMPER) de fragmentadores por altura.

### Anexo

Tabla 1 Valores obtenidos del análisis multivariado permutacional de variación PERMANOVA para las pendientes a macroescala porcentual en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Tabla 2 Valores obtenidos del análisis multivariado permutacional de variación PERMANOVA para el caudal en los periodos estacionales (verano-otoño-invierno-primavera) en las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Tabla 3 Prueba *a posteriori* del análisis PERMANOVA y sus respectivos *P*-valores obtenidos para el caudal en los periodos estacionales (verano-otoño-invierno-primavera) en las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Tabla 4 Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT colector versus las variables A) físicas del cauce y B) físico-químicas del agua, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

Tabla 5 Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT colector versus las variables A) nutrientes y B) macroiones y elementos, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

Tabla 6 Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT pastoreador versus las variables A) físicas del cauce y B) físico-químicas del agua, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

Tabla 7 Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT pastoreador versus las variables A) nutrientes y B) macroiones y elementos, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

Tabla 8 Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT depredador versus las variables A) físicas del cauce y B) físico-químicas del agua, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

Tabla 9 Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT depredador versus las variables A) nutrientes y B) macroiones y elementos, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

Tabla 10 Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT fragmentador versus las variables A) físicas del cauce y B) físico-químicas del agua, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

Tabla 11 Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT fragmentador versus las variables A) nutrientes y B) macroiones y elementos, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

## Capítulo 2

Tabla 1 Ítems alimentarios de *Andesiops torrens* y *Smicridea (Smicridea) annulicornis* organizados por tamaño de las partículas.

Tabla 2 Valores obtenidos del análisis multivariado permutacional de variación PERMANOVA para los ítems alimenticios de *Andesiops torrens* en el área de precordillera (a y b) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Tabla 3 Prueba *a posteriori* del análisis PERMANOVA y sus respectivos *P*-valores obtenidos para los ítems alimenticios de *Andesiops torrens* en el área de precordillera (a y b) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Tabla 4 Análisis de similitud porcentual (SIMPER) de *Andesiops torrens* por altura.

Tabla 5 Valores obtenidos del análisis multivariado permutacional de variación PERMANOVA para los ítems alimenticios de *Smicridea (Smicridea) annulicornis* en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Tabla 6 Prueba *a posteriori* del análisis PERMANOVA y sus respectivos *P*-valores obtenidos para los ítems alimenticios de *Smicridea (Smicridea) annulicornis* en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Tabla 7 Análisis de similitud porcentual (SIMPER) de *Smicridea (Smicridea) annulicornis* por altura.

### Capítulo 3

Tabla 1 Resumen del tamaño muestral (n), sitios polimorficos, número de haplotipos y diversidad nucleotídica para *Smicridea (S.) annulicornis* y *Andesiops torrens* en cada sitio de estudio.

Tabla 2 Valores obtenidos del análisis de la varianza molecular (AMOVA) para *Smicridea (S.) annulicornis* y *Andesiops torrens* utilizando la frecuencia de haplotipos del gen COI.

Tabla 3 Valores de  $F_{ST}$  pareados (bajo la diagonal) y sus respectivos *P*-valores (bajo la diagonal) obtenidos para el gen COI en *Smicridea (S.) annulicornis*.

Tabla 4 Valores de  $F_{ST}$  pareados (bajo la diagonal) y sus respectivos *P*-valores (bajo la diagonal) obtenidos para el gen COI en *Andesiops torrens*.

Tabla 5 Valores obtenidos del análisis de la varianza molecular (AMOVA) para *Smicridea (S.) annulicornis* y *Andesiops torrens* utilizando la frecuencia de haplotipos del gen COI.

Tabla 6 Valores de  $F_{ST}$  pareados (bajo la diagonal) y sus respectivos  $P$ -valores (bajo la diagonal) obtenidos para el marcador AFLP en *Smicridea (S.) annulicornis*.

Tabla 7 Valores de  $F_{ST}$  pareados (bajo la diagonal) y sus respectivos  $P$ -valores (bajo la diagonal) obtenidos para el marcador AFLP en *Andesiops torrens*.

## Lista de Figuras

### Capítulo 1

Figura 1 Ubicaciones geográficas de las Cuencas fluviales de Choapa, Maipo y Maule con sus respectivos sitios de muestreos.

Figura 2 Abundancia porcentual de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de las cuencas hidrográficas Choapa, Maipo y Maule.

Figura 3 Análisis no métrico de escalamiento multidimensional (MDS) de Bray Curtis. Los conjuntos corresponden a la afinidad de ítems alimentarios formado por el dendrograma para los grupos funcionales tróficos colector (C), pastoreador (P), fragmentador (F) y depredador (D) de las especies de la Clase Insecta con un stress de 0,18.

Figura 4 Abundancia porcentual por grupos funcionales tróficos de la Clase Insecta en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Figura 5 Número de taxa, diversidad, equitatividad y abundancia del grupo funcional trófico colector en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule. Las letras diferentes denotan diferencias significativas entre cuencas y entre alturas (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ).

Figura 6 Número de taxa, diversidad, equitatividad y abundancia del grupo funcional trófico pastoreador en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule. Las letras diferentes denotan diferencias significativas entre cuencas y entre alturas (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ).

Figura 7 Número de taxa, diversidad, equitatividad y abundancia del grupo funcional trófico depredador en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule. Las letras diferentes denotan diferencias significativas entre cuencas y entre alturas (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ).

Figura 8 Número de taxa, diversidad, equitatividad y abundancia del grupo funcional trófico fragmentador en el área de precordillera (a y b) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule. Las letras diferentes denotan diferencias significativas entre cuencas y entre alturas (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ).

## Anexo

Figura 1 Distribución de pendientes promedios de mesoescala y macroescala porcentuales para las áreas de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule. Cada caja muestra la mediana, los cuartiles y las líneas verticales los valores extremos de una categoría.

Figura 2 Distribución de pendientes a macroescala porcentual para las áreas de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Figura 3 Análisis no métrico de escalamiento multidimensional (MDS) de distancia Eclidiana de las pendientes a macroescala porcentual para las áreas de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule, con un stress de 0,01.

## Capítulo 2

Figura 1 Ubicaciones geográficas de las Cuencas fluviales de Choapa, Maipo y Maule con sus respectivos sitios de muestreos.

Figura 2 Abundancia porcentual de *Smicridea (Smicridea) annulicornis* y *Andesiops torrens* de las cuencas hidrográficas Choapa, Maipo y Maule.

Figura 3 Abundancia en el gradiente latitudinal y altitudinal (a y b) precordillera y (c) valle de A) *Andesiops torrens* y B) *Smicridea (Smicridea) annulicornis* durante el periodo de estudio. Las barras de error corresponden a IC 95%. El número de asteriscos denotan diferencias significativas entre alturas (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ).

Figura 4 Análisis no métrico de escalamiento multidimensional (MDS) de Bray-Curtis para los ítems alimentarios de *Andesiops torrens* (A) y *Smicridea (Smicridea) annulicornis* (S), con un stress de 0,16.

### Capítulo 3

Figura 1 Ubicaciones geográficas de los sitios de estudio de *Smicridea (S.) annulicornis* y de *Andesiops torrens*.

Figura 2 Red de haplotipos del gen COI para la especie *Smicridea (S.) annulicornis*. El área de cada círculo es proporcional al número de individuos. Cada línea perpendicular entre los haplotipos corresponde a un paso mutacional. Círculos blancos: Río Choapa; círculos grises: Río Maipo; círculos negros: Río Maule.

Figura 3 Red de haplotipos del gen COI para la especie *Andesiops torrens*. El área de cada círculo es proporcional al número de individuos. Cada línea perpendicular entre los haplotipos corresponde a un paso mutacional. Círculos blancos: Río Choapa; círculos grises: Río Maipo; círculos negros: Río Maule.

Figura 4 Ploteo del aislamiento por la distancia a) *S. annulicornis* y b) *A. torrens* usando la variación del gen COI; c) *S. annulicornis* y d) *A. torrens* usando la variación del AFLP.

## Discusión General

Figura 1 Representación esquemática del cambio de la diversidad de los GsFT de macroinvertebrados de la Clase Insecta en el gradiente altitudinal y latitudinal de las cuencas fluviales de Chile Central.

## Resumen General

Estudios de la estructura y organización de comunidades señalan que para lograr un mayor entendimiento acerca de la diversidad biológica, la aproximación debería ser desde un punto de vista funcional (Petchey & Gaston 2002), lo cual incrementaría el poder explicativo de la composición de especies de un sistema (Finn & Poff 2005). Adicionalmente, se logra mejor comprensión si se analiza en conjunto con el aporte de la calidad del hábitat (variables abióticas) (Lamouroux *et al.* 2004) y el potencial de dispersión de cada especie lo cual afecta directamente la dinámica poblacional e indirectamente la estructura de la comunidad (Finn *et al.* 2006). Por lo tanto, en la búsqueda de una ecología de comunidad fluvial más predictiva, la clasificación funcional de la comunidad puede ser más útil que una definida taxonómicamente.

En este contexto, se estudió la estructura y organización funcional trófica de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de la clase Insecta en tres cuencas fluviales mediterráneas de Chile Central, a lo largo de un gradiente altitudinal y latitudinal, con el objetivo de comprender cómo estos gradientes y sus variables ambientales asociadas, pueden afectar la diversidad y la riqueza de especies de los grupos funcionales tróficos (GsFT).

En primer lugar, para determinar los GsFT se examinó la composición dietaria mediante el tamaño y tipo de materia orgánica particulada consumida por las especies. Esta metodología permitió la separación de las especies en cuatro GsFT: colector, pastoreador, depredador y fragmentador. Bajo este criterio se visualizaron tres patrones para el área de estudio. Primero, la composición taxonómica por GFT mostró que el mayor recambio de especies se produce en el gradiente altitudinal y no

latitudinal. Segundo, la mayor riqueza y diversidad por GFT se presentó en las áreas de precordillera asociado a las bajas concentraciones salinas, bajos valores de P-total y pendientes abruptas con cauces fluviales estrechos. Finalmente, la estructura y organización funcional de ríos de la zona con clima Mediterráneo, esta dominada por el GFT colector que mostró la mayor riqueza de especies y diversidad ( $H'$ ), manteniendo constante su abundancia en el gradiente altitudinal y latitudinal, que sugiere la importancia del detritus como recurso en estos sistemas fluviales.

En segundo lugar, con el objetivo de comprender las estrategias de alimentación y la consistencia de la clasificación a un GFT, se examinó la composición dietaria específica de *Andesiops torrens* (Ephemeroptera: Baetidae) y *Smicridea* (*Smicridea*) *annulicornis* (Trichoptera: Hydropsychidae), en el gradiente latitudinal y altitudinal de las cuencas fluviales de Chile Central. El efemeróptero *A. torrens* fue la especie más abundante de las áreas de precordillera y su composición dietaria correspondió a materia orgánica particulada fina y ultrafina. Como la especie presentó una menor amplitud en la composición dietaria, esto indicaría la importancia de este recurso alimenticio en los arroyos precordilleranos de pendientes abruptas y aguas correntosas, con un continuo aporte de materia orgánica alóctona, que se descompone a detritus fino. La conducta de *A. torrens* frente al sustrato, permitiría a ésta especie no seleccionar sus ítems alimentarios y presentar una estrategia de colector-recogedor. En cambio el tricóptero *S. (S.) annulicornis* mostró homogeneidad de su abundancia en la escala espacial, que podría ser explicada por su mayor espectro en la obtención de recursos alimentarios, variando de materia orgánica particulada ultrafina a gruesa. La conducta de los estados larvales de ésta

especie, de atrapar o resuspender la materia orgánica disponible, reflejaría su estrategia de colector-filtrador y su flexibilidad alimentaria en el continuo fluvial. Durante el período de estudio las especies *A. torrens* y *S. (S.) annulicornis* difieren en los ítems alimenticios que explotan dentro de las cuencas fluviales, en cambio no hay diferencias entre cuencas fluviales a lo largo del gradiente latitudinal.

En tercer lugar, se examinó la estructura genético-poblacional de las dos especies anteriormente estudiadas en sus hábitos alimentarios en el gradiente latitudinal y altitudinal. Utilizando el gen COI del ADNmt y el marcador AFLP, el objetivo fue analizar el potencial de dispersión de cada especie e inferir su efecto en la estructura y organización funcional de las comunidades bentónicas. Ambas especies mostraron diferente estructura poblacional. En *S. (S.) annulicornis* se observó diferencias dentro y entre cuencas, lo que da cuenta de una baja dispersión entre los diferentes sitios estudiados. Además, se observan diferentes haplotipos del gen COI en cada cuenca y un aislamiento por distancia significativo. En el caso de *A. torrens*, para el área precordillerana no se detectó diferencias entre cuencas, por lo que se estima que esta especie posee un mayor potencial de dispersión. *A. torrens* presentó haplotipos compartidos en todas las cuencas y el aislamiento por distancia fue significativo, solamente para la variabilidad de haplotipos del gen COI. Los resultados indican que los cordones montañosos transversales, que separan cada cuenca, no afectan de igual forma los procesos de dispersión de las especies colectoras *S. (S.) annulicornis* y *A. torrens*. Conjuntamente, la estructuración poblacional dentro de las cuencas sugiere una adaptación de estas especies a la pendiente abrupta y variación del caudal impuesta por un gradiente hídrico en el área mediterránea de la Ecorregión Austral.

Finalmente, a través, de estos resultados se pudo establecer que las condiciones hidrológicas determinan la organización de los GsFT en el gradiente espacial. En este contexto, se puede sugerir que las áreas de precordillera que presentaron la mayor diversidad para todos los GsFT pueden ser un corredor de dispersión para algunas taxa e influir la estructuración de estas comunidades fluviales

## Introducción General

Las comunidades presentan patrones de diversidad en sus diferentes unidades funcionales (Petchey & Gaston 2002, Leibold & Miller 2004), siendo afectados por tres procesos principales. Primero, las interacciones ecológicas directas y/o indirectas (Rhoades & Young 1970, Roughgarden & Diamond 1986, Holt 1977, Power 1990). Segundo, factores que dan cuenta de la calidad del hábitat como altitud, latitud desde una perspectiva biogeográfica (Dynesius & Jansson 2000); y variaciones físicas y químicas, entre otras (Connell & Orias 1964, Pianka 1966, Minshall 1988, Kelt *et al.* 1996). Finalmente, la migración de organismos entre las poblaciones que evidencia el grado de conexión de las comunidades (Wilson 1992). Por tanto, comprender cómo las interacciones ecológicas, las variables abióticas y las migraciones modifican las comunidades es relevante para entender cómo estas mantienen su organización en el tiempo.

La ecología acuática presenta modelos específicos de cómo concebir los patrones de organización de las comunidades. Uno de estos es el “cambio continuo” descrito en sistemas lacustres (Hutchinson 1944, 1961) y lóticos (Vannote *et al.* 1980). No obstante, estos modelos están referidos a entender la estructura y organización (composición y abundancia de las especies), tomando en cuenta las variables abióticas (Minshall 1988) o la conectividad (Shulman & Chase 2007). Actualmente, se propone que un buen descriptor para entender la diversidad es el análisis de los niveles funcionales (Petchey & Gaston 2002, Wojdak & Mittelbach 2007). Este enfoque aumenta el poder explicativo de la composición de especies de un sistema (Finn & Poff 2005), que debe ser analizada en forma conjunta con el aporte de la calidad del hábitat (variables abióticas) (Lamouroux *et al.* 2004) y el

potencial de dispersión de cada especie que afecta directamente la dinámica poblacional e indirectamente la estructura de la comunitaria (Finn *et al.* 2006).

### *Diversidad funcional, en el estudio de ecología de comunidades*

La diversidad funcional, es el número de unidades funcionales representadas por un conjunto de especies de una comunidad (Tilman 2001). La importancia de las unidades funcionales en la organización de las comunidades, está basada en especies que muestran respuestas similares al ambiente que les rodea y generan efectos similares sobre el funcionamiento del ecosistema (Smith *et al.* 1993, Naeem & Li 1997, Chapin *et al.* 2000). Esta visión es fundamental al momento de establecer patrones de diversidad y realizar comparaciones entre sistemas, independiente de la escala de medición (Cummins 1988, Körner 1994). Además, reduce la complejidad para explicar la diversidad de especies en la función ecológica y permite determinar como la calidad del hábitat (variables abióticas) repercuten sobre una unidad funcional en particular (Díaz 2001). Actualmente, existen variadas formas de clasificación de las unidades funcionales por similitud morfológica o taxonómica (Clarke & Warwick 1998). Sin embargo, el hábito alimenticio sigue siendo el más importante al momento de entender la dinámica del funcionamiento de los sistemas (Naeem & Li 1997). Bajo este contexto, se ha tratado de determinar patrones de organización por unidad funcional trófica en base a las interacciones ecológicas en sistemas terrestres (Körner 1994) y por variables abióticas en sistemas acuáticos (Vannote *et al.* 1980, Minshall 1988, Ward & Tockner 2001, Lamouroux *et al.* 2004). Paralelo a esto, en los últimos años, se ha restablecido el interés por entender

la fuerza de la migración en la organización funcional trófica de estas. Esto se debe a que, comunidades compuestas por poblaciones de mayor movilidad espacial, son comunidades que mantienen una diversidad estable a lo largo del tiempo y presentan organizaciones diferentes de aquellas no conectadas (Shulman & Chase 2007). Por este motivo, se han desarrollado investigaciones teóricas y prácticas para comprender la fuerza de la conectividad en el contexto teórico (Leibold & Miller 2004), a través de simulaciones matemáticas (Chave 2004), experimentos de mesocosmos (Shulman & Chase 2007) y experimentos naturales (Vanschoenwinkel *et al.* 2007), entre otros. Por esta razón, se precisa de una aproximación que permita una buena comparación entre la variedad de especies presentes en un sistema fluvial, que tienen diferentes conductas de movimientos y que pertenecen a distintos grupos funcionales, determinando de esta forma el efecto de la migración en la organización a nivel gremial.

#### *Sistema de estudio y Modelo Biológico*

Los sistemas fluviales en climas mediterráneos con caudales irregulares en el ciclo anual (Reice 1980, Sabater & Armengol 1986, García de Jalón 1987, Rader & Ward 1988, Sabater *et al.* 1991) hacen propicio la existencia de sistemas altamente productivos con entradas constantes de material alóctono y alta radiación solar. Esto, conlleva a destacar los procesos metabólicos de las comunidades en especial de los macroinvertebrados bentónicos (Reice 1985, Webster *et al.* 1987, Resh *et al.* 1988). La zona de Chile Central pertenece al territorio con tendencia mediterránea, con sistemas fluviales bajo un predominio de régimen mixto de nivo-pluvial a fluvio-

nival (Niemeyer & Cereceda 1984). Estos cambios físicos en los ríos, especialmente crecidas y desbordes (caudales altos), tienen gran importancia sobre la biota y funcionamiento del sistema acuático (Reice 1985, Resh *et al.* 1988). Por ejemplo, el periodo de estiaje (caudales bajos) repercutiría en la disponibilidad de hábitats, además de acentuar las condiciones químicas del cuerpo de agua (Sabando 2004). En general, estos cambios provocarían ciclos recurrentes de heterogeneidades temporales y espaciales.

De acuerdo a Stanford & Ward (1983), la estructura de una comunidad quedaría determinada por dos aspectos dinámicos, principalmente por el ambiente físico del lugar y parcialmente por las variables químicas. Si bien, los ríos de montaña por sus condiciones, poseen recursos ilimitados para la biota, los caudales irregulares solo permite la permanencia de organismos altamente adaptados a estos cambios (Minshall 1988). Esto podría explicar la baja diversidad específica de las comunidades de los ríos de Chile Central (Sabando 2004, Vila *et al.* 2006), en comparación con otros sistemas acuáticos con un caudal más constante (Pavola *et al.* 2006) y con sistemas terrestres de esta misma zona clasificados como zonas “*hot spots*” de diversidad (ver Myers *et al.* 2000). Sin embargo, los ríos de esta zona están bajo un gradiente hidrológico, a medida que disminuimos en latitud, las variaciones del caudal se van acentuando entre periodos del año (Niemeyer & Cereceda 1984). Esta condición es importante al momento de analizar patrones de diversidad, que mostrarían un aumento a mayores latitudes (Valdovinos *et al.* 1992). La diversidad de la comunidad acuática presenta también diferencias importantes a través del gradiente altitudinal. Estudios en sistemas fluviales templados muestran el

incremento de la riqueza específica y diversidad de niveles tróficos en sentido de la corriente (Illies & Botosaneanu 1963, Vannote *et al.* 1980), dada por una mayor heterogeneidad de hábitats que actúan como sustrato potencialmente estable para la colonización de macroinvertebrados bentónicos (Armitage *et al.* 1995). Bajo este contexto, estudios en pequeños tramos fluviales de Chile Central muestran que en el gradiente altitudinal la mayor diversidad, serían las zonas medias (precordillerana) (Sabando 2004, Estrada *et al.* 2006).

Los escasos estudio de las comunidades de macroinvertebrados de Chile Central, en los ríos Choapa, Maipo y Maule entre los 31° y 36° S, han destacado la importancia de la Clase Insecta por su riqueza de especies y abundancia, especialmente los realizados en las zonas precordilleranas (Sabando 2004, Estrada *et al.* 2006). Si bien, las especies de esta área pertenecen a géneros neotropicales con amplia distribución geográfica en el gradiente latitudinal y altitudinal de las cuencas fluviales de Chile (Flint 1983, Camousseight 2001, Jerez & Moroni 2006, Domínguez & Fernández 2009), estas muestran distribuciones irregulares, siendo afectadas por las variables físicas y/o químicas tales como conductividad, temperatura, ancho del cauce, entre otros (Sabando 2004). Sin embargo, los estudios realizados en el área fluvial mediterránea de Chile Central ubicada en la primera parte de la Ecorregión Austral (Ringuelet 1975, Flint 1983, Morrone 1999, Domínguez & Fernández 2009) incluida en el área Neotropical, no permiten visualizar como las características de estos hábitats fluviales han seleccionado en el tiempo rasgos funcionales para las especies de esta Ecorregión. Por lo tanto, conocer la estructura y organización funcional trófica en ríos de escasa longitud que

presentan cambios abruptos por el relieve y que están bajo un gradiente de condiciones climáticas, permitiría entender las estrategias desarrolladas por las especies en la obtención de diferentes sustratos alimenticios. Según Cummins (1988) estos sustratos alimenticios corresponden a materia orgánica particulada gruesa (MOPG), materia orgánica particulada fina (MOPF), algas y presas vivas. Este conocimiento de los hábitos alimentarios, permitiría entender la organización funcional trófica y analizar la diversidad funcional en la escala espacial. En este contexto, existe otro factor determinante de la organización de las comunidades fluviales. Las especies de la Clase Insecta al terminar los estados inmaduros, los adultos vuelan y migran dependiendo de sus estrategias de apareamiento y proceso de ovoposición (Domínguez & Fernández 2009). Esto confiere a estas especies un potencial flujo de genes entre las poblaciones, evitando el aislamiento geográfico. Según Shulman & Chase (2007) comunidades fluviales con un mayor grado de conexión pueden mantener en el tiempo una mayor diversidad por nivel funcional, que áreas menos conectadas. Por esta razón, es necesario aplicar un diseño de investigación que permita una buena comparación entre la variedad de especies presentes en un sistema, que tienen diferentes conductas de movimientos y que pertenecen a un mismo o diferente nivel funcional trófico, de esta forma determinando el efecto de la migración en la organización a nivel gremial. El trabajo de Finn *et al.* (2006) sobre los movimientos de las poblaciones de insectos en sistemas fluviales, utilizando el gen COI del ADNmt, señala que, este marcador cumple con elevadas ventajas para el estudio de las poblaciones pertenecientes a estas comunidades. Por otro lado, según Brändle & Brandl (2006) y Lowe *et al.* (2006) el marcador molecular AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism)

permite abordar preguntas relativas a estructura y conectividad poblacional en las especies de sistemas lóticos. Conjuntamente, estos marcadores nos entregan una idea general de los patrones de conexión entre poblaciones locales, importante al momento de tener una visión integral de estas.

Por ello, el objetivo central de esta tesis doctoral fue relacionar el efecto de las variables abióticas y la migración en la organización funcional trófica de las comunidades de Macroinvertebrados bentónicos (Clase: Insecta), en un gradiente latitudinal y altitudinal de tres cuencas fluviales de Chile Central.

Se organizaron los capítulos en tres etapas. En el capítulo 1 se caracterizó la composición taxonómica, el hábito alimentario y diversidad funcional trófica de la comunidad bentónica de la clase Insecta y se abordó el efecto de las variables abióticas (físicas y químicas) en los patrones de diversidad por grupo funcional trófico (GFT). Específicamente, se estableció a qué nivel se estructuran y organizan funcionalmente las comunidades acuáticas (intracuenca e intercuenca). En el Capítulo 2 se tomó como modelo las dos especies más conspicuas de los lóticos de Chile, determinadas previamente como colectoras, *Andesiops torrens* (Lugo-Ortiz & McCafferty 1999) y *Smicridea (Smicridea) annulicornis* (Blanchard 1851), determinando sus estrategias de alimentación y la consistencia de la clasificación a un GFT. Mediante el análisis del contenido estomacal de los estados inmaduros se estableció y caracterizó la categoría funcional de las especies, comparando su alimentación en el gradiente altitudinal y latitudinal de los sistemas fluviales en estudio. Finalmente, en el capítulo 3 se abordó el estudio genético poblacional de las

dos especies modelos, *A. torrens* y *S. (S.) annulicornis*. Con el fin de determinar nivel de conectividad intracuenca e intercuenca de estas especies, se analizó la variabilidad de un gen mitocondrial (Citocromo oxidasa I, COI) y marcadores nucleares altamente variables AFLP.

Conjuntamente, estos tres estudios permitieron evidenciar si en estas cuencas fluviales de Chile Central, la estructura y organización funcional trófica de las comunidades bentónicas de la Clase Insecta es el resultado solo de las variables abióticas y/o es la expresión de un continuo movimiento de los individuos que componen las poblaciones y las comunidades.

## Referencias

Armitage PD, Pardo I & A Brown (1995) Temporal constancy of faunal assemblages in “mesohabitats” – Application to management? *Arch. Hydrobiol.*, **133**, 367-387.

Blanchard E (1851) Tricópteros. In: *Historia física y política de Chile*, (Ed C Gay), pp. 135-142. Zoologie. Maulde & Renou Press, Paris.

Brändle MA & R Brandl (2006) Habitat type predicts genetic population differentiation in freshwater invertebrates. *Molecular Ecology*, **15**, 2643-2651.

Camousseight A (2001) Ephemeroptera (Insecta) de Chile: su conocimiento actual. *Boletín del Museo de Historia Natural, Chile*, **50**, 121-137.

Chapin FS, Zavelata ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC & S Diaz (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234-242.

Chave J (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 241-253.

Clarke KR & RM Warwick (1998) A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 523-531.

Connell JH & E Orias (1964) The ecological regulation of species diversity. *The America Naturalist*, **98**, 399-415.

Cummins KW (1988) The study of stream ecosystems a functional view. In: *Concepts of Ecosystem Ecology: A Comparative View* (Eds LR Pomeroy & JJ Alberts), pp. 247-262. Press, New York.

Díaz S (2001) Ecosystem function measurement, terrestrial communities. In: *Encyclopedia of Biodiversity*. (Ed Levin), pp. 321-344. Academic Press, San Diego. USA.

Domínguez E & HR Fernández (2009) *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. Eds Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Dynesius M & R Jansson (2000) Evolutionary consequences of changes in species geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *PNAS*, **16**, 9115-9120.

Estrada P, Peñaloza R, Pellizzari M, Morales N, Molina M & H Silva (2006) Análisis de Comunidades de Insectos bentónicos en un río precordillerano: río Clarillo (Chile: Central). *Acta Zoológica Lilloana*, **50**, 3-14.

Finn DS & NL Poff (2005) Variability and convergence in benthic communities along the longitudinal gradients of four physically similar Rocky Mountain streams. *Freshwater Biology*, **50**, 243-261.

Finn DS, Theobald DM, Black WC & NL Poff (2006) Spatial population genetic structure and limited dispersal in a Rocky Mountain alpine stream insecto. *Molecular Ecology*, **15**, 3553-3566.

Flint OS (1983) Studies of Neotropical Caddisflies, XXXIII: New species from Austral South America (Trichoptera). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **377**, 1-100.

García de Jalon D (1987) River regulation in Spain. Regulated rivers: *Research and Management*, **1**, 343-348.

Holt RD (1977) Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, **12**, 197-229.

Hutchinson GE (1944) Limnological studies in Connecticut. VII. A critical examination of the supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in lake waters. *Ecology*, **25**, 3-26

----- (1961) The paradox of the plankton. *Amer. Nat.*, **95**, 137-140.

Illies J & L Botosaneanu (1963) Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitteilung Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie* 12.

Jerez V & J Moroni (2006) Diversidad de coleópteros acuáticos en Chile. *Gayana*, 70, 72-81.

Kelt DA, Brown JH, Heske EJ, Marquet PA, Morton SR, Reid JR, Rogovin KA & G Shenbrot (1996) Community structure of desert small mammals: comparisons across four continents. *Ecology*, 77, 746-761.

Körner Ch (1994) Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. In: *Biodiversity and Ecosystem Function*. (Eds Schulze ED & HA Mooney), pp. 117-139. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Lamouroux N, S Dolédec & S Gayraud (2004) Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, 23, 449-466.

Leibold MA & TE Miller (2004) From metapopulations to metacommunities. In: *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations* (Eds I Hanski & O Gaggiotti), pp.133-150. Elsevier. Academic Press, Burlington, U.S.A.

Lowe WH, Likens GE, McPeck MA & DC Buso (2006) Linking direct and indirect data on dispersal: isolation by slope in a headwater stream salamander. *Ecology*, **87**, 334-339.

Lugo-Ortiz CR & WP MCCafferty (1999) Three new genera of small minnow mayflies (Insecta: Ephemeroptera: Baetidae) from the andes and patagonia. *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, **34**, 88-104.

Minshall GW (1988) Stream ecosystem theory: a global perspective. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**, 263-288.

Morrone JJ (1999). Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica*, **75**, 1-16.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA & J Kent (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-857.

Naeem S & S Li (1997) Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, **390**, 507-509.

Niemeyer H & P Cereceda (1984) Hidrografia. Geografia de Chile. Tomo VIII. Instituto Geográfico Militar. Chile.

Paavola R, Muotka T, Virtanen R, Heino J, Jackson D & A Ki-Peta (2006) Spatial scale affects community concordance among fishes, benthic macroinvertebrates, and bryophytes in streams. *Ecological Application*, **16**, 368-37.

Petchey OL & KJ Gaston (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, **5**, 402-411.

Pianka ER (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*, **100**, 33-46.

Power ME (1990) Resource enhancement by indirect effects of grazers: armored catfish, algae, and sediment. *Ecology*, **71**, 897-904.

Rader RB & JV Ward (1988) Influence of regulation on environmental conditions and the macroinvertebrate community in the Upper Colorado River. *Regulated Rivers: Research & Management*, **2**, 597-618.

Reice SR (1980) The role of substratum in benthic macroinvertebrate microdistribution and litter decomposition in a woodland stream. *Ecology*, **61**, 580-590.

Reice SR (1985) Experimental disturbance and the maintenance of species diversity in a stream community. *Oecologia*, **67**, 90-97.

Resh VH, Brown AV, Covich AP, Gurtz ME, Li HW, Minshall GW, Reice SR, Sheldon AL, Wallace JB & R Wissmar (1988) The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 7, 433-455.

Ringuelet RA (1975) Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur, Corrientes*, 2, 1-151.

Rhoades DC & DK Young (1970) The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *Journal of Marine Research*, 28, 150-178.

Roughgarden J & J Diamond (1986) Overview: the role of species interactions in community ecology.: In: *Community ecology* (Eds JM Diamond & TJ Case), pp. 333-343. Harper & Row, New York.

Sabando MC (2004) *Análisis funcional de las comunidades bentónicas en un tramo altitudinal de río Clarillo (Pirque)*. Tesis para optar al grado de Licenciado en Biología. Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación. Santiago, Chile.

Sabater F & J Armengol (1986) Chemical characterization of the Ter River. *Limnetica*, 2, 75-84.

Sabater F, J Armengol, & S Sabater (1991) Physico-chemical disturbances associated with spatial and temporal variation in a Mediterranean river. *Journal of the North American Benthological Society*, **10**, 2-13.

Shulman RS & JM Chase (2007) Increasing isolation reduces predator: prey species richness ratios in aquatic food webs. *Oikos*, **116**, 1581-1587.

Smith TM, Shugart HH, Woodward FI & PJ Burton (1993) Plant functional types. In: *Vegetation Dynamics and Global Change* (Ed AM Solomon & HH Shugart), pp. 272-292. Chapman & Hall, New York, USA.

Stanford JA & JV Ward (1983) Insect species diversity as a function of environmental variability and disturbance in stream system. In: *Stream ecology: application and testing of general ecological theory* (Eds JR Barnes & GW Minshall), pp. 265-278. Plenum Press, New York.

Strahler AN (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, **38**, 913 -920.

Tilman D (2001) Functional diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity*. (Ed SA Levin), pp. 109-120. Academic Press, USA.

Valdovinos C, Stuardo J & J Arenas (1992) *Estructura comunitaria del macrozoobentosa de la zona de transición rítrón – potamón del río Bio – bio, VIII región. Programa EULA. Proyecto Fondecyt 92-0202 e Industrial y Forestal Santa Fe, Chile.*

Vannote LR, Minschall GW, Cummins KW, Sedel JR & CE Cushing (1980) The River continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130-137.

Vanschoenwinkel B, De Vries C, Seaman M & L Brendonck (2007) The role of metacommunity processes in shaping invertebrate rock pool communities along a dispersal gradient. *Oikos*, **116**, 1255-1266.

Vila I, Contreras M & J Pizarro (1996) *Análisis del efecto del material particulado en aguas de riego. I-IX región. Antecedentes preliminares. S.I.T. 35. Ministerio de Obras Públicas, DGA, Santiago, Chile.*

Vila I, Pardo R, Dyer B & E Habit (2006) Peces límnicos: diversidad, origen y estado de conservación. In: *Macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile* (Eds I Vila, A Veloso, R Schlatter & C Ramírez), 73-102. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

Ward JV. & K. Tockner (2001) Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology*, **46**, 807- 819.

Webster JR, Benfield EF, Golladay SW, Hill BH, Hornick LE, Kazmierczak RF & WB Perry (1987) Experimental studies of physical factors affecting seston transport in streams. *Limnology and Oceanography*, **32**, 848-863.

Wilson J (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for diversity and higher levels of selection. *Ecology*, **73**, 1984-2000.

Wojdak JM & GG Mittelbach (2007) Consequences of niche overlap for ecosystem functioning: An experimental test with pond grazers. *Ecology*, **88**, 2072-2083.

# Capitulo 1

Variación espacial de la diversidad funcional trófica de  
macroinvertebrados bentónicos (Clase: Insecta) en sistemas  
fluviales de Chile Central

## Resumen

1.- Los hábitos alimentarios reflejan la adaptación de las especies a las condiciones ambientales. Esto permite establecer unidades funcionales tróficas, donde la diversidad de especies es explicada en la función ecológica. En America del Sur, en especial en la Ecorregión Austral la información sobre la clasificación de grupos funcionales tróficos es insuficiente y la dieta de las especies de esta región puede diferir de aquellas ubicadas en zonas templadas y tropicales.

2.- El objetivo de este estudio fue establecer la composición dietaria y grupos funcionales tróficos (GsFT), para determinar la diversidad funcional de las especies de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de la clase Insecta. Se estudió tres cuencas hidrográficas de Chile Central, entre los 31° y 36° S, en un gradiente climático Mediterráneo altitudinal y latitudinal.

3.- En este contexto, los estados inmaduros de la Clase Insecta mostraron que el tamaño y tipo de materia orgánica particulada consumida separó significativamente las especies reunidas en grupos funcionales de pastoreadores, fragmentadores, depredadores y colectores. No obstante, se observó una sobreposición entre los grupos funcionales, producto de la variedad de ítems alimentarios que explotan y la afinidad en el consumo de detritus fino que indicó la importancia de este recurso en ríos de la Ecorregión Austral con clima Mediterráneo.

4.- El grupo funcional trófico (GFT) dominante en toda el área de estudio fue el grupo colector que mostró la mayor riqueza de especies y diversidad ( $H'$ ), manteniendo constante su abundancia de Norte a Sur, superando el 50% de la comunidad de la Clase Insecta. El GFT pastoreador, disminuyó significativamente su abundancia de Norte a Sur. La mayor riqueza y diversidad ( $H'$ ) se presentó en las áreas de precordillera disminuyendo significativamente hacia el valle. Los GsFT depredador y fragmentador presentaron sus mayores riquezas, abundancia y diversidad ( $H'$ ) en las áreas de precordillera disminuyendo hacia el valle.

5.- La composición taxonómica por GFT varió significativamente dentro de las cuencas, pero no entre las cuencas. Esto mostró que el mayor recambio de especies se produce en el gradiente altitudinal y no latitudinal. Los resultados demostraron que las variables físicas y químicas contribuyen significativamente a explicar la variación de la diversidad ( $H'$ ) por GFT en la escala espacial. Los cuatro GsFT presentaron los mayores valores de diversidad en las zonas de precordillera asociado a las bajas concentraciones salinas, bajos valores de P-total y pendientes abruptas con cauces fluviales estrechos.

Palabras Claves: estructura y diversidad funcional, entomofauna bentónica, ríos mediterráneos de la ecorregión austral

## Introducción

El estudio de los ríos Neotropicales de la región biogeográfica Austral que incluye las provincias Chilena y Patagónica ha estado enfocado en la biodiversidad, principalmente en la descripción y distribución de especies (Ringuelet 1975, Flint 1983, Morrone 1999, Vila *et al.* 2006, Domínguez & Fernández 2009). Sin embargo, es fundamental entender la repercusión del carácter andino de los ríos de la Ecorregión Austral en la estructura y funcionamiento de las comunidades (Tomanova *et al.* 2006). En este sentido, conocer las funciones ecológicas de esta provincia biogeográfica reflejará las adaptación de las especies a ríos de escasa longitud que presentan cambios abruptos por el relieve y que están bajo un gradiente de condiciones climáticas que determinarán las estrategias de alimentación (Tomanova *et al.* 2007), permitiendo visualizar como las condiciones ambientales de los hábitats fluviales han seleccionado en el tiempo rasgos funcionales para las especies (Vannote *et al.* 1980, Townsend & Hildrew, 1994). Las estrategias de alimentación permitirán establecer unidades funcionales tróficas representadas por un conjunto de especies de la comunidad, donde la diversidad de especies es explicada en la función ecológica (Chapin *et al.* 2000, Tilman 2001). La clasificación funcional de la alimentación de la comunidad bentónica, especialmente de la Clase Insecta, ha sido simplificada en grupos funcionales tróficos (GsFT) (Cummins & Merritt 1996). Esta ha sido modelada y probada en diferentes sistemas fluviales (Vannote *et al.* 1980, Basaguren *et al.* 1996). Sin embargo, en América del Sur y en especial en la Ecorregión Austral, se carece de información exacta acerca de los

grupos funcionales tróficos y los estudios existentes se complementan con las clasificaciones de Norte América (Tomanova *et al.* 2006, Miserendino 2007).

Los estudios realizados en la dinámica trófica de regiones templadas muestran que, desde la cabecera el río presenta un gradiente continuo de condiciones físicas, generando un continuo reemplazo biótico y funcional trófico ajustado a un modelo de carga, transporte, utilización y almacenamiento de la materia orgánica, permitiendo caracterizar estructuras funcionales adaptadas a la posición física que ocupa en el sistema (Cushing *et al.* 1983, Vannote *et al.* 1980, Statzner & Higler 1986). En cambio la estructura funcional de sistemas fluviales Neotropicales de la Subregión Amazónica para América del Sur y los continentes australes (Australia y Nueva Zelanda) ha presentado diferencias, mostrando una dominancia de un GFT a lo largo del continuo fluvial, debido a las precipitaciones estacionales, temperatura del agua, diversidad de la vegetación de ribera, entrada permanente de material orgánico alóctono (hojarascas) y su geografía (Covich 1988, Williams & Feltmate 1994, Tomanova *et al.* 2007, Turner *et al.* 2008).

El área de Chile Central presenta una variedad de tipos de climas mediterráneos que la convierte en una zona singular para el estudio faunístico (di Castri & Hajek 1976). Los sistemas fluviales de esta zona originados en la cordillera de Los Andes presentan un régimen mixto de nivo-pluvial a pluvio-nival (Niemeyer & Cereceda 1984), fenómeno, que permite fluctuaciones hidrológicas importantes durante el año. Se presentan caudales altos (invierno-primavera) y caudales bajos (verano-otoño), que explican las variaciones en la escurrentía durante

el ciclo anual (Errázuriz 1992). Estos cambios físicos según Resh *et al.* (1988) en los ríos, especialmente crecidas, tienen gran importancia sobre la biota y funcionamiento del sistema acuático. Al mismo tiempo, los periodos de caudales bajo repercutirían en la disponibilidad de hábitats, además de acentuar las condiciones químicas del cuerpo de agua (Sabando 2004). Según Basaguren *et al.* (1996) estos cambios hidrológicos provocarían ciclos recurrentes de heterogeneidades temporales y espaciales, que repercuten directamente en la disponibilidad y obtención de alimento para las comunidades bentónicas. En los sistemas fluviales de la Ecorregión Austral del área mediterránea de Chile Central que presentan flujos torrenciales, caudales irregulares y un relieve abrupto producto de su carácter andino, sus especies podrían presentar diferencias significativas en sus hábitos alimentarios, conllevando a una organización de sus GsFT diferente a las registradas en las zonas templadas y Neotropicales Amazónicas.

Los objetivos de este estudio fueron caracterizar la composición taxonómica, el hábito alimentario y la diversidad funcional de la comunidad bentónica de la Clase Insecta en el gradiente altitudinal de tres cuencas fluviales de la zona mediterránea de Chile Central. De esta forma explicar la organización funcional trófica y analizar su variabilidad espacial en un área perteneciente a la Ecorregión Austral.

## Métodos

### *Sitios de Muestreo*

Esta investigación se realizó entre los 31° y 36° S, comprendiendo la zona mediterránea árida, semiárida y subhúmeda de Chile Central, al Sur Oeste de la Cordillera de los Andes (di Castri & Hajek 1976). En la transecta latitudinal de Norte a Sur se estudiaron tres cuencas fluviales: Choapa, Maipo y Maule entre precordillera y valle. Estas zonas presentan diferencias en la temperatura (15.5°C, 13.9°C y 13.2°C) y precipitaciones anuales (134, 356 y 921 mm, respectivamente) (di Castri & Hajek 1976). Las cuencas fluviales mantienen un régimen de carácter mixto de nivopluvial a pluvio-nival, de caudales irregulares en el ciclo anual y marcada conducta torrencial (Niemeyer & Cereceda 1984, Caldichoury 1995). Las ubicaciones geográficas y período de estudio se muestran en la Figura 1 y la Tabla 1.

### *Procedimiento de muestreo, identificación y contenido estomacal*

La recolección de los estados inmaduros de la clase Insecta, se realizó con una red Surber (Surber 1937), siguiendo el protocolo de Hynes (1961). La red presenta una amplitud de poro de 500  $\mu\text{m}$ , delimitando un área de recolección de 0,09  $\text{m}^2$ . Se tomaron 10 muestras de la fauna bentónica en cada sitio de estudio abarcando los distintos tipos de hábitat (Tabla 1). Los organismos recolectados fueron conservados en alcohol al 95% hasta su análisis. Para la determinación taxonómica los individuos fueron aclarados con KOH y montados en Bálsamo de Canadá para su identificación

a nivel de especie o morfotipo se siguieron las caracterizaciones morfológicas descritas por Needham & Bulck (1943), Flint (1973, 1982, 1983, 1989) Pescador & Peters (1985, 1987, 1991), Holzenthal (1986), Bravo & Angrisano (2004), Nieto (2004), Angrisano & Sganga (2005), Sganga & Fontanarrosa (2006), Domínguez & Fernández (2009). A partir de las muestras se seleccionaron 5 individuos al azar de cada especie o morfotipo analizando un total de 230 individuos para el análisis de contenido estomacal. En base a las metodologías propuestas por Palmer & O'Keeffe (1992); Palmer *et al.* (1993); Merritt & Cummins (1996) y Díaz & Albariño (1999; 2003) se analizó el contenido estomacal generando los ítems alimenticios basales. Se estudió el contenido estomacal de la última porción del estomodeo y del mesenterón obtenido por medio de disección y posterior homogeneizado en una placa de Sedgewick-Rafter. La composición dietaria se observó con un aumento de 100 X y 400 X. Se identificaron 17 ítems alimentarios organizados en tres clases de tamaño (Tabla 2).

La toma de muestras de los parámetros físicos y químicos considerados como variables primordiales fueron la temperatura, pH, sólidos disueltos totales y conductividad, los que fueron medidos *in situ* según lo recomendado por APHA (1998). Las variables químicas fueron compuestos nitrogenados y fosforados orgánicos e inorgánicos. Para la determinación de la concentración P-PO<sub>4</sub> se utilizó el método de Zahradnik (1981). La determinación de N-NO<sub>3</sub> se realizó de acuerdo a Mühlhauser *et al.* (1987). Se midió alcalinidad total y alcalinidad por fenolftaleína de acuerdo a Golterman *et al.* (1978), y la dureza por titulación complexométrica con EDTA (APHA 1998). La determinación de metales se realizó a través de

espectrofotometría de absorción atómica (APHA 1998). Se analizaron los macroiones calcio, magnesio, sodio y potasio (APHA 1998). El sulfato presente en la muestra se midió por el método turbidimétrico descrito en Standard Methods (1992). Las muestras de cloruro fueron analizadas con nitrato de plata (APHA 1998). Para la caracterización del cauce se midió el ancho, profundidad y sustrato. Se determinó la pendiente a meso y macro escala utilizando el modelo global de elevación digital (ASTER GDEM), con una precisión estimada de 20 metros verticales y 30 metros horizontales con un 95% de confianza, la medición de los puntos se realizó en función al largo del tramo fluvial. Se determinó la variación del régimen hidrológico en el ciclo anual entre los años 2005-2009 de las cuencas fluviales a partir de las estaciones de referencia de la Dirección General de Aguas (DGA).

#### *Análisis estadístico*

Con el fin de determinar los grupos funcionales tróficos, se calculó la abundancia absoluta de ítems alimentarios por individuo transformada (raíz cuadrada). A partir de esta información se obtuvo la matriz de similitud utilizando el índice de Bray Curtis y se aplicó el análisis multivariado de similitud (ANOSIM) para determinar diferencias significativas entre GsFT (colector, pastoreador, depredador y fragmentador) en términos de abundancia de la composición dietaria por individuo. Para el análisis de clasificación de los GsFT se construyó un dendrograma con la técnica de ligamiento promedio no ponderado (Field *et al.* 1982). En el análisis de ordenación se aplicó la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (MDS)

(Ludwig & Reynolds, 1988) en términos de abundancia de composición dietaria de los GsFT y se graficaron los resultados en dos dimensiones (Software PRIMER 6).

Se calculó para cada GFT por sitio de estudio el número de taxa, abundancia, diversidad de Shannon ( $H'$ ) y equitatividad de Pielou ( $J'$ ). Para detectar posibles diferencias en el número de taxa, abundancia, diversidad y equitatividad por GFT dentro y entre cuencas, se comparó mediante un ANOVA de dos vías y un test de Tukey *a posteriori* (Software STATICA 5.1). El análisis porcentual de similitud entre la abundancia de las especies por GFT, se determinó con el análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) (Software PRIMER 6).

Con el fin de determinar diferencias en la composición de especies por GFT dentro y entre cuenca, se realizó un análisis de similitud. Con la matriz de contingencia de especies por GFT por sitio de estudio, se obtuvo la matriz de similitud utilizando el índice de Sorensen. Se aplicó el análisis de similitud (ANOSIM) de dos vías anidado entre alturas precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas hidrográficas Choapa, Maipo y Maule. Este análisis multivariado define las posibles diferencias significativas intracuenca o intercuenca, en términos de composición de especies (Software PRIMER 6).

Para determinar las diferencias de caudal en cada estación del ciclo anual (verano, otoño, invierno y primavera) entre cuencas, se realizó un análisis de similitud. Con la matriz de contingencia normalizada por estación por sitio de estudio, se obtuvo la matriz de similitud utilizando la distancia Euclidiana. Se aplicó

el análisis multivariado permutacional de variación (PERMANOVA) anidado entre los periodos estacionales (verano, otoño, invierno y primavera) de las cuencas hidrográficas Choapa, Maipo y Maule. Consecutivamente, se aplicó una prueba *a posteriori* entre los periodos estacionales para cada cuenca en estudio (Software PRIMER 6 & PERMANOVA+).

Con el fin de determinar las diferencias de las pendientes del sistema fluvial dentro y entre cuencas, se realizó un análisis de similitud. Con la matriz de contingencia normalizada para la pendiente por sitio de estudio, se obtuvo la matriz de similitud utilizando la distancia Euclidiana y se aplicó el análisis multivariado permutacional de variación (PERMANOVA) de dos vías anidado entre alturas precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas hidrográficas Choapa, Maipo y Maule. Para el análisis de clasificación de las pendientes se construyó un dendrograma con la técnica de ligamiento promedio no ponderado (Field *et al.* 1982). En el análisis de ordenación se aplicó la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (MDS) (Ludwig & Reynolds, 1988) en términos de pendientes a macroescala porcentual y se graficaron los resultados en dos dimensiones (Software PRIMER 6 & PERMANOVA+).

Para analizar la relación entre la diversidad por grupo funcional trófico y las variables físicas y químicas, se efectuó un análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM). A partir de los datos de las variables de diversidad ( $H'$ ) de los cuatro grupos funcionales GsFT colector, pastoreador, depredador y fragmentador se obtuvieron las matrices de similitud utilizando el índice de Bray Curtis.

Posteriormente, cada matriz fue utilizada para realizar una regresión multivariada con el fin de explorar el porcentaje explicado por cada una de las variables independientes, siguiendo el procedimiento indicado por Anderson (2003a, b). Este método de regresión emplea distancias estimadas sobre datos de diversidad por GFT y permite emplear distintas variables predictoras. El valor de  $p$  para la hipótesis nula de no relación entre variables es estimada mediante 1000 permutaciones. En este caso, se utiliza el modelo secuencial o *forward-selection* (Anderson 2003a, b). Esto permite, entre otras cosas, reducir el efecto de la multicolinealidad, donde diferentes variables explican la misma parte de la variación, al estar correlacionadas entre sí. Todo ello se llevó a cabo mediante el paquete estadístico PRIMER 6 & PERMANOVA + (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research).

## Resultados

Durante el periodo de estudio se colectaron un total de 42552 individuos pertenecientes a 114 taxa. La comunidad de macroinvertebrados de las cuencas hidrográficas Choapa, Maipo y Maule esta compuesta en un 87% por la Clase Insecta perteneciente a 91 taxa (Fig. 2). El análisis de clasificación de la composición dietaria de las especies de la comunidad bentónica de la Clase Insecta con un corte de 50% de similitud, permitió la separación de ellas en diferentes categorías funcionales (Fig. 3). El tamaño y tipo de materia orgánica particulada consumida separó significativamente las especies reunidas en grupos funcionales tróficos (GsFT) de pastoreadores, fragmentadores, depredadores y colectores (ANOSIM;  $R = 0,48$ ;  $p < 0,001$ ). No obstante, se observó una sobreposición entre los GsFT, producto de la variedad de ítems alimentarios que explotan y la afinidad en el consumo de detritus fino. El GFT colector mostró la mayor sobreposición de su composición dietaria formado por seis agrupaciones principales (Fig. 3). La abundancia relativa de los grupos funcionales en la escala espacial intracuenca e intercuenca fluviales, mostró que el GFT colector sobrepasa el 50% del total de grupos funcionales en toda el área de estudio, incrementando sus abundancias al disminuir en altitud y aumentar en latitud. El GFT pastoreador presentó un patrón inverso en abundancia que el GFT colector, disminuyendo de precordillera a valle y de Norte a Sur, con una variación de sus abundancias de 4 y 55%, aproximadamente. En tanto, los GsFT depredador y fragmentador presentaron escasas abundancias tendiendo disminuir al aumentar en latitud (Fig. 4).

Con respecto a la estructura del GFT colector, el análisis reveló un efecto significativo de la cuenca (ANOVA factorial,  $F_{(2, 81)} = 9,873$ ;  $P = 0,0001$ ), de la altura (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 8,463$ ;  $P = 0,0004$ ) y de la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial;  $F_{(4, 81)} = 6,571$ ;  $P = 0,0001$ ) sobre el número de taxa. El análisis *a posteriori* mostró que el GFT colector del río Choapa presentó el mayor número de taxa con respecto al río Maipo y Maule (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). A su vez, la zona de valle (c) mostró un número de taxa menor con respecto a las zonas de precordillera (a y b) (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). Finalmente, la cuenca del Choapa en precordillera (a) presentó la mayor riqueza de especies, por el contrario la cuenca del Maipo en la altura de valle (c) presentó los menores valores para esta variable (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). El análisis del GFT colector, reveló un efecto significativo de la cuenca (ANOVA factorial,  $F_{(2, 81)} = 8,6523$ ;  $P = 0,0003$ ) y de la altura (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 6,0937$ ;  $P = 0,003$ ), pero no en la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial;  $F_{(4, 81)} = 2,058$ ;  $P = 0,09$ ) sobre la diversidad ( $H'$ ). En el gradiente altitudinal se separó el área de precordillera (a y b) del valle (c) (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). La cuenca fluvial que mostró la menor diversidad fue el río Maipo con respecto a Choapa y Maule (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). El análisis del grupo colector no mostró un efecto significativo de la altura (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 2,243$ ;  $P = 0,11$ ) e interacción cuenca x altura (ANOVA factorial;  $F_{(4, 81)} = 1,172$ ;  $P = 0,32$ ) sobre el índice de equitatividad. Sin embargo, la variable cuenca afectó significativamente la equitatividad (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 4,395$ ;  $P = 0,01$ ). La cuenca que presentó la menor equitatividad fue el río Maipo con respecto al río Choapa y Maipo (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). La abundancia del GFT colector no fue afectada por la interacción cuenca x altura (ANOVA de dos vías;  $F_{(4, 81)} = 1,473$ ;

$P = 0,21$ ) y cuenca ( $F_{(2, 81)} = 0,5933$ ;  $P = 0,55$ ). Sin embargo, mostró un efecto significativo de la altitud ( $F_{(2, 81)} = 6,6814$ ;  $P = 0,002$ ) sobre la abundancia. La zona de valle (c) presentó la mayor abundancia con respecto a las áreas de precordillera (a y b) (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ) (Fig. 5).

Con respecto a la estructura del GFT pastoreador, el análisis estadístico reveló un efecto significativo de la cuenca (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 7,8173$ ;  $P = 0,0007$ ), de la altura (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 11,36$ ;  $P = 0,0001$ ) y de la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial;  $F_{(4, 81)} = 3,1636$ ;  $P = 0,01$ ) sobre el número de taxa. El análisis *a posteriori* mostró que el GFT pastoreador del río Maule presentó el menor número de taxa con respecto a los ríos Choapa y Maipo (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). A su vez, la zona de precordillera (a) mostró tener un número de taxa mayor con respecto a las zonas de precordillera (b) y valle (c) (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). Finalmente, la cuenca del Choapa en precordillera (a) presentó la mayor riqueza de especies, por el contrario la cuenca del Maule en la altura de valle presentó los menores valores para esta variable (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). El análisis del GFT pastoreador, reveló un efecto significativo de la altura (ANOVA factorial,  $F_{(2, 81)} = 12,914$ ;  $P = 0,00001$ ) y de la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial;  $F_{(4, 81)} = 5,058$ ;  $P = 0,001$ ), pero no de la cuenca (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 2,003$ ;  $P = 0,14$ ) sobre la diversidad ( $H'$ ). El área que mostró la mayor diversidad fue la zona de precordillera (a) con respecto a las zonas de precordillera (b) y valle (c) (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). La cuenca del Choapa en el área de precordillera (a) presentó la mayor diversidad ( $H'$ ), por el contrario la cuenca del Maule en la altura de valle (c) presentó los menores valores para esta variable (prueba de Tukey;  $P <$

0,05). El análisis del grupo pastoreador no mostró un efecto significativo de la altura (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 2,773$ ;  $P = 0,06$ ) y de la cuenca (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 1,268$ ;  $P = 0,28$ ) sobre el índice de equitatividad. Sin embargo, la interacción cuenca x altura afectó significativamente la equitatividad (ANOVA factorial;  $F_{(4, 81)} = 2,66$ ;  $P = 0,03$ ). La cuenca del Maule en el área de precordillera (a) presentó la mayor equitatividad con respecto al río Choapa en la zona de precordillera (b) (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). El análisis del GFT pastoreador reveló un efecto significativo de la cuenca (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 25,48$ ;  $P = 0,0001$ ) y de la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial;  $F_{(4, 81)} = 3,011$ ;  $P = 0,022$ ) sobre la abundancia. No obstante, no mostró un efecto de la altitud (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 2,277$ ;  $P = 0,10$ ) sobre la abundancia. El río Choapa presentó la mayor abundancia respecto al río Maipo y Maule (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). Finalmente, la cuenca del Choapa en el área de precordillera (a) presentó la mayor abundancia, por el contrario la cuenca del Maule en el área de precordillera (b) presentó los menos valores para esta variable (Fig. 6).

Con respecto a la estructura del GFT depredador, el análisis reveló un efecto significativo de la altura (ANOVA factorial,  $F_{(2, 81)} = 26,06$ ;  $P = 0,0001$ ) y de la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial;  $F_{(4, 81)} = 11,78$ ;  $P = 0,0001$ ), pero no de la cuenca (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 2,851$ ;  $P = 0,06$ ) sobre el número de taxa. La zona de precordillera (a) presentó el mayor número de taxa con respecto al área de precordillera (b) y valle (c) (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). Finalmente, la cuenca del Choapa en el área de precordillera (a) presentó la mayor riqueza de especies, por el contrario la cuenca del Maule en la zona de valle (c) mostró los menores valores

para esta variable. El análisis del GFT depredador, reveló un efecto significativo de la altura (ANOVA factorial,  $F_{(2, 81)} = 35,11$ ;  $P = 0,0001$ ) y de la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial;  $F_{(4, 81)} = 13,56$ ;  $P = 0,0001$ ), pero no de la cuenca (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 2,756$ ;  $P = 0,06$ ) sobre la diversidad ( $H'$ ). La zona de precordillera (a) mostró los mayores valores del índice de diversidad respecto a las zonas de precordillera (b) y valle (c) (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). La cuenca del Choapa en el área de precordillera (a) presentó la mayor diversidad, por el contrario la cuenca del Maule en la zona de valle (c) mostró los menores valores para esta variable (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). El análisis del GFT depredador, reveló un efecto significativo de la altura (ANOVA factorial,  $F_{(2, 81)} = 21,10$ ;  $P = 0,0001$ ) y de la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial;  $F_{(4, 81)} = 10,52$ ;  $P = 0,0001$ ), pero no de la cuenca (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 0,527$ ;  $P = 0,59$ ) sobre el índice de equitatividad. La zona de precordillera (a) presentó los mayores valores del índice de equitatividad respecto a las zonas de precordillera (b) y valle (c) (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). La cuenca del Choapa en el área de precordillera (a) presentó el mayor valor de equitatividad, por el contrario la cuenca del Maule en la zona de valle (c) mostró los menores valores para esta variable (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). El análisis del GFT depredador reveló un efecto significativo de la cuenca (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 6,320$ ;  $P = 0,002$ ) y de la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial;  $F_{(4, 81)} = 18,64$ ;  $P = 0,0001$ ) sobre la abundancia. No obstante, no mostró un efecto de la altitud (ANOVA factorial;  $F_{(2, 81)} = 2,810$ ;  $P = 0,06$ ) sobre la abundancia. El río Maule presentó la menor abundancia respecto a los ríos Choapa y Maipo (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). Finalmente, la cuenca del Maipo en el área de precordillera (b) presentó la mayor abundancia, por el contrario la cuenca del Maule en la zona de

valle (c) mostró los menores valores para esta variable (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ) (Fig. 7).

El análisis de la estructura del GFT fragmentador, mostró un efecto significativo de la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial,  $F_{(2, 54)} = 12,16$ ;  $P = 0,0000$ ) sobre el número de taxa. Sin embargo, no reveló un efecto significativo de la altura (ANOVA factorial;  $F_{(1, 54)} = 0,783$ ;  $P = 0,37$ ) y de la cuenca (ANOVA factorial;  $F_{(1, 54)} = 2,383$ ;  $P = 0,10$ ) sobre la riqueza de especies. La cuenca del Maipo en el área de precordillera (b) presentó el mayor número de taxa, por el contrario la cuenca del Choapa en la zona de precordillera (b) mostró los menores valores para esta variable (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). El análisis del GFT fragmentador, mostró un efecto significativo de la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial,  $F_{(2, 54)} = 7,894$ ;  $P = 0,0009$ ) sobre la diversidad de ( $H'$ ). No obstante, no reveló un efecto significativo de la altura (ANOVA factorial;  $F_{(1, 54)} = 0,070$ ;  $P = 0,79$ ) y de la cuenca (ANOVA factorial;  $F_{(1, 54)} = 0,810$ ;  $P = 0,44$ ) sobre la diversidad de especies. La cuenca del Maipo en el área de precordillera (b) presentó el mayor de diversidad ( $H'$ ), por el contrario la cuenca del Choapa en la zona de precordillera (b) mostró los menores valores para esta variable (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). El análisis del grupo fragmentador, mostró un efecto significativo de la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial,  $F_{(2, 54)} = 8,060$ ;  $P = 0,0008$ ) sobre el índice de equitatividad. Sin embargo, no mostró un efecto significativo de la altura (ANOVA factorial;  $F_{(1, 54)} = 0,432$ ;  $P = 0,51$ ) y de la cuenca (ANOVA factorial;  $F_{(1, 54)} = 0,732$ ;  $P = 0,48$ ) sobre la equitatividad. La cuenca del Maipo en el área de precordillera (b) presentó el mayor de equitatividad, por el contrario la cuenca del

Choapa en la zona de precordillera (b) mostró los menores valores para esta variable (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ). El análisis del grupo fragmentador, mostró un efecto significativo de la interacción cuenca x altura (ANOVA factorial,  $F_{(2, 54)} = 3,604$ ;  $P = 0,03$ ) sobre la abundancia. No obstante, no presentó un efecto significativo de la altura (ANOVA factorial;  $F_{(1, 54)} = 1,890$ ;  $P = 0,17$ ) y de la cuenca (ANOVA factorial;  $F_{(1, 54)} = 1,718$ ;  $P = 0,18$ ) sobre la equitatividad. Finalmente, La cuenca del Choapa en el área de precordillera (a) presentó la mayor abundancia, por el contrario la cuenca del Maule en la zona de precordillera (b) mostró los menores valores para esta variable (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ) (Fig. 8).

La composición de especies del GFT colector presentó diferencias significativas entre altitudes (ANOSIM;  $R = 0,60$ ;  $p < 0,001$ ), pero no entre cuencas (ANOSIM;  $R = 0,06$ ;  $p > 0,307$ ), mostrando que el mayor recambio de especies ocurre en el gradiente altitudinal de las cuencas de estudio. El análisis de similitud porcentual para la abundancia de las especies del GFT colector, permitió explicar intercuenca que en la zona de precordillera (a) 11 especies caracterizan la categoría trófica, con un 52,32% de similitud promedio. El mayor aporte, 64,54%, lo realizan 4 especies. Más del 25% correspondiente al aporte de *Andesiops torrens* (Ephemeroptera: Baetidae), 12,35% a *Smicridea (Smicridea) annulicornis* (Trichoptera: Hydropsychidae), y 23% de 2 especies, *Polypedilum* sp., *Cricotopus* sp.2 (Diptera: Chironomidae). En cambio, en la zona precordillerana (b) la representación del 59,79% de la similitud promedio fue explicada por 10 especies, donde el 40% de contribución es realizado por *A. torrens* y *S. (S.) annulicornis*. En la zona de valle (c), con una similitud promedio de 53,18%, el aporte de las especies se

modifica. La mayor contribución, 45,4%, la efectuó *Tanytarsus* sp., *Polypedilum* sp., *Cricotopus* sp.2 (Diptera: Chironomidae) y *S. (S.) annulicornis* (Tabla 3). La especie que disminuye su aporte porcentual al GFT colector en ésta zona corresponde a *A. torrens*. En tanto, 5 especies colectoras presentes en las zonas de precordillera desaparecen sus aportes funcionales; pero 2 especies nuevas, *Smicridea (Rhyacophylax) murina* (Trichoptera: Hydropsychidae) y Orthoclaadiinae sp.1 (Diptera: Chironomidae) se suman a éste en la zona de valle.

La composición de especies del GFT pastoreador mostró diferencias significativas intracuenca (ANOSIM;  $R = 0,52$ ;  $p < 0,001$ ), pero no intercuenca (ANOSIM;  $R = 0,24$ ;  $p > 0,175$ ), mostrando un cambio continuo de las especies en sentido de la corriente en las tres cuencas de estudio. La afinidad en composición entre alturas para el GFT pastoreador, se repiten con el análisis de similitud porcentual de abundancias, que permitió explicar intercuenca que en la zona de precordillera (a) 9 especies caracterizan la categoría trófica, con un 47,48% de similitud promedio. El mayor aporte, 56,63%, lo realizan 3 especies. Más del 38% correspondiente al aporte de *Mastigoptila longicornuta* (Trichoptera: Glossosomatidae) y *Metricchia neotropicalis* (Trichoptera: Hidroptilidae) y 18,04% a *Meridialaris diguillina* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). En la zona precordillerana (b) la representación del 47,69% de la similitud promedio explicada por 6 especies. El mayor aporte lo realizaron 4 especies, donde el 33,20% de contribución es por *Austrelmis* sp. 1 (Coleoptera: Elmidae), el 29,10% *M. longicornuta*, el 10,66% *M. neotropicalis* y el 10,77% *M. diguillina*. En la zona de valle (c), con una similitud promedio de 62,61%, el aporte de las especies al grupo

funcional cambia. Las mayores contribuciones corresponde a *M. neotropicalis* y *Austrelmis* sp. 1, con aportes de 37,06% y 27,83%, respectivamente (Tabla 4). De las 9 especies pastoreadoras presentes en las zonas de precordillera desaparecen 6, sumándose 1 nueva especie de Coleoptera.

El GFT depredador mostró diferencias significativas en la composición de especies dentro de las cuencas (ANOSIM;  $R = 0,54$ ;  $p < 0,001$ ), pero no entre cuencas (ANOSIM;  $R = 0,03$ ;  $p > 0,432$ ). La afinidad en composición entre alturas para el GFT depredador, se repiten con el análisis de similitud porcentual de abundancias, que permitió explicar intercuenca que en la zona de precordillera (a) está constituido por 6 especies o morfoespecies con una similitud promedio de 52,96%. El 70% de contribución lo realizaron Tipulidae sp. 1, Athericidae sp. 1 (Diptera) y *Protochauloides cinerascens* (Megaloptera: Corydalidae). En la zona precordillerana (b) la representación del 37,03% de la similitud promedio se explica por la contribución del 71% realizado por los mismos dípteros de la zona de precordillera (a). La similitud promedio de 24,12% de depredadores de la zona de valle (c), se explica por la contribución del 50% de una sola taxa (Diptera: Tipulidae sp. 2). Se suman a ésta contribución, el aporte del 26,79% de dos especies *Antiagrion* sp. (Odonata: Coenagrionidae) y *Hemiosus* sp. (Coleoptera: Hydrophilidae) (Tabla 5).

El GFT fragmentador, mostró el mismo patrón que todos los GsFT en la composición de especies, no presentando diferencias significativas intercuenca (ANOSIM;  $R = 0,08$ ;  $p > 0,689$ ), pero si intracuenca (ANOSIM;  $R = 0,3$ ;  $p < 0,001$ ),

mostrando que el mayor recambio de especies se produce en el gradiente altitudinal y no latitudinal. La afinidad en composición entre alturas para el GFT fragmentador, se repiten con el análisis de similitud porcentual de abundancias, que permitió explicar que en la zona de precordillera (a) sólo 2 especies caracterizan la categoría trófica, con un 24,34% de similitud promedio. El mayor aporte lo efectúa *Limnoperla jaffueli* (Plecoptera: Gripopterygidae), con un 71,95%. En la zona precordillerana (b) la representación del 27,10% de la similitud promedio se explica por la contribución de la misma especie. Hacia el valle (c), el GFT fragmentador no se encuentra representado (Tabla 6).

Las pendientes promedios a mesoescala y macroescala porcentual mostraron en la escala espacial intracuenca fluvial una disminución de las pendientes desde las áreas de precordillera a valle en todas las cuencas de estudio (Anexo, Fig. 1). Las pendientes a macroescala porcentual mostraron diferencias significativas dentro de las cuencas (PERMANOVA; pseudo- $F = 32,325$ ;  $p < 0,001$ ) y entre cuencas (pseudo- $F = 32,133$ ;  $p < 0,001$ ) (Anexo, Tabla 1). El análisis de clasificación reitera los resultados del PERMANOVA, separando las pendientes de precordillera y valle con un corte de 0,36 de distancia (Anexo, Fig. 2). El análisis de similitud mostró diferencias significativas para el caudal entre cuencas (PERMANOVA pseudo- $F = 151,93$ ;  $p < 0,001$ ) y entre los periodos estacionales (verano-otoño-invierno-primavera) en cada una de las cuencas (pseudo- $F = 11,43$ ;  $p < 0,001$ ) (Anexo, Tabla 2 y 3).

De las variables físicas del cauce analizadas en forma independiente sólo el ancho del cauce se correlacionó significativamente con la diversidad ( $H'$ ) del GFT

colector ( $F = 5,5655$ ;  $p = 0,022$ ; proporción = 0,059). De la misma forma, la regresión múltiple mostró una asociación significativa con el ancho del cauce, explicando el 5,94% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto de seis variables físicas explicaron el 10,99 % (Anexo, Tabla 4A1 y A2). De las variables químicas y físicas del agua analizadas en forma independiente correlacionó significativamente la conductividad ( $F = 6,7799$ ;  $p = 0,011$ ; proporción = 0,071) y sólidos disueltos ( $F = 7,7556$ ;  $p = 0,01$ ; proporción = 0,08) con la diversidad ( $H'$ ) del GFT colector. La regresión múltiple mostró una asociación significativa con los sólidos disueltos, alcalinidad total y dureza explicando el 21,4% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto de seis variables químicas y físicas explicaron el 24,6% (Anexo, Tabla 4B1 y B2). La diversidad analizada con las variables de nutrientes de forma independiente correlacionó significativamente con el  $\text{NO}_3$  ( $F = 6,2302$ ;  $p = 0,011$ ; proporción = 0,061) y P-Total ( $F = 7,0879$ ;  $p = 0,014$ ; proporción = 0,074). La regresión múltiple mostró una asociación significativa con el P-Total,  $\text{P-PO}_4$ ,  $\text{NO}_3$  y  $\text{N-NH}_4$  explicando el 25,9% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto las seis variables de nutrientes explicaron el 26,4% (Anexo, Tabla 5A1 y A2). De las variables de macroiones y elementos analizadas de forma independiente se correlacionó significativamente con la diversidad el Cu ( $F = 14,874$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,1445),  $\text{SO}_4^-$  ( $F = 15,696$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,1513),  $\text{Cl}^-$  ( $F = 13,109$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,1296),  $\text{Ca}^{++}$  ( $F = 4,6603$ ;  $p = 0,039$ ; proporción = 0,0502),  $\text{Mg}^{++}$  ( $F = 6,0855$ ;  $p = 0,02$ ; proporción = 0,0646),  $\text{Na}^+$  ( $F = 12,675$ ;  $p = 0,002$ ; proporción = 0,1259) y  $\text{K}^+$  ( $F = 6,9704$ ;  $p = 0,014$ ; proporción = 0,0733). La regresión múltiple mostró una asociación significativa con el sulfato, bicarbonato y

cobre explicando el 24,3% de la variación de la diversidad y el conjunto de diez variables de macroiones y elementos explicaron el 35,77% (Anexo, Tabla 5B1 y B2).

De las variables físicas del cauce analizadas de forma independiente se correlacionó significativamente con la ( $H'$ ) del GFT pastoreador la altura ( $F = 18,938$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,1771), pendiente ( $F = 28,054$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,2417), ancho del cauce ( $F = 18,063$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,1703), sustrato ( $F = 18,92$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,1703) y profundidad ( $F = 14,932$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,1450). La regresión mostró una asociación significativa con la pendiente explicando el 24,17% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto de las seis variables explicaron 28,37 % (Anexo, Tabla 6A1 y A2). La diversidad analizada con las variables químicas y físicas del agua de forma independiente presentó una correlación significativa con la temperatura ( $F = 14,097$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,138), conductividad ( $F = 13,27$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,131), sólidos disueltos ( $F = 13,312$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,131), dureza ( $F = 7,316$ ;  $p = 0,009$ ; proporción = 0,077) y alcalinidad ( $F = 5,435$ ;  $p = 0,021$ ; proporción = 0,058). La regresión múltiple mostró una asociación significativa con la temperatura, alcalinidad total y pH explicando el 25,30% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto las seis variables explican el 30,18% (Anexo, Tabla 6B1 y B2). La diversidad analizada con las variables de nutrientes de forma independiente correlacionó significativamente con el N-Total ( $F = 9,3376$ ;  $p = 0,004$ ; proporción = 0,095), N-NH<sub>4</sub> ( $F = 4,6787$ ;  $p = 0,026$ ; proporción = 0,05), NO<sub>2</sub> ( $F = 6,6171$ ;  $p = 0,012$ ; proporción = 0,069), NO<sub>3</sub> ( $F = 13,674$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,134), P-Total ( $F = 16,011$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,153) y P-PO<sub>4</sub> ( $F = 6,028$ ;  $p = 0,02$ ; proporción = 0,064). La regresión múltiple mostró una asociación significativa

con el P-Total explicando el 15,39% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto de seis variables de nutrientes explican el 19,02 % (Anexo, Tabla 7A1 y A2). La diversidad analizada con las variables de macroiones y elementos de forma independiente correlacionó significativamente con el Fe ( $F = 6,4006$ ;  $p = 0,017$ ; proporción = 0,0678),  $SO_4^{--}$  ( $F = 8,661$ ;  $p = 0,002$ ; proporción = 0,0896),  $Cl^-$  ( $F = 6,1757$ ;  $p = 0,015$ ; proporción = 0,0655),  $Ca^{++}$  ( $F = 4,6423$ ;  $p = 0,03$ ; proporción = 0,0501),  $Mg^{++}$  ( $F = 5,8583$ ;  $p = 0,02$ ; proporción = 0,0624),  $Na^+$  ( $F = 4,6423$ ;  $p = 0,03$ ; proporción = 0,0501) y  $K^+$  ( $F = 19,122$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,1785). La regresión múltiple se asoció significativamente con el potasio y carbonato explicando el 22,77% de la variación de la diversidad y el conjunto las diez variables de macroiones y elementos explican el 35,49% (Anexo, Tabla 7B1 y B2).

La diversidad ( $H'$ ) del GFT depredador analizada con las variables físicas del cauce en forma independiente correlacionó significativamente con la altura ( $F = 15,311$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,1482), pendiente ( $F = 18,832$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,1762), ancho del cauce ( $F = 35,462$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,28723), sustrato ( $F = 32,392$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,2690) y profundidad ( $F = 34,981$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,2844). La regresión múltiple mostró una asociación significativa con el ancho del cauce y profundidad explicando el 33,49% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto de seis variables explican 35,66 % (Anexo, Tabla 8A1 y A2). La diversidad analizada con las variables químicas y físicas del agua de forma independiente presentó una correlación significativa con la temperatura conductividad ( $F = 20,249$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,187), sólidos disueltos ( $F = 21,863$ ;  $p = 0,001$ ; proporción = 0,199), dureza ( $F = 9,972$ ;  $p = 0,002$ ; proporción = 0,101) y alcalinidad ( $F = 5,534$ ;  $p = 0,017$ ;

proporción = 0,059). La regresión múltiple mostró una asociación significativa con los sólidos disueltos, pH, alcalinidad, conductividad y dureza explicando el 57,79% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto de seis variables químicas y físicas explican el 58,11% (Anexo, Tabla 8B1 y B2). La diversidad analizada con las variables de nutrientes en forma independiente correlacionó significativamente con el N-Total (F = 14,161; p = 0,003; proporción = 0,1386), N-NH<sub>4</sub> (F = 7,174; p = 0,007; proporción = 0,0753), NO<sub>2</sub> (F = 13,042; p = 0,001; proporción = 0,12907), NO<sub>3</sub> (F = 21,701; p = 0,001; proporción = 0,1978), P-Total (F = 33,256; p = 0,001; proporción = 0,2742) y P-PO<sub>4</sub> (F = 11,892; p = 0,001; proporción = 0,11905). La regresión múltiple mostró una asociación significativa con el P-Total explicando el 27,42% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto de las seis variables de nutrientes explicaron el 45,94% (Anexo, Tabla 9A1 y A2). La diversidad analizada con las variables de macroiones y elementos de forma independiente correlacionó significativamente con el Cu (F = 6,9111; p = 0,016; proporción = 0,0728), SO<sub>4</sub><sup>-</sup> (F = 12,995; p = 0,001; proporción = 0,12867), Cl<sup>-</sup> (F = 10,507; p = 0,003; proporción = 0,10667), Na<sup>+</sup> (F = 6,6028; p = 0,014; proporción = 0,06979) y K<sup>+</sup> (F = 30,736; p = 0,001; proporción = 0,25886). La regresión múltiple mostró una asociación significativa con el potasio, carbonato, bicarbonato y magnesio explicando el 58,88% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto de las diez variables de macroiones y elementos explican el 63,58% (Anexo, Tabla 9B1 y B2).

La diversidad (H') del GFT fragmentador analizada con las variables físicas del cauce en forma independiente correlacionó significativamente la pendiente (F = 19,897; p = 0,001; proporción = 0,18441), ancho del cauce (F = 5,92; p = 0,001; proporción = 0,0630), sustrato (F = 16,22; p = 0,001; proporción = 0,15563) y

profundidad ( $F = 6,0181$ ;  $p = 0,018$ ; proporción =  $0,06401$ ). La regresión múltiple mostró una asociación significativa con la pendiente explicando el 18,44% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto de seis variables físicas del cauce explican 28,91 % (Anexo, Tabla 10A1 y A2). La diversidad analizada con las variables químicas y físicas del agua de forma independiente presentó una correlación significativa con la conductividad ( $F = 9,6093$ ;  $p = 0,004$ ; proporción =  $0,09844$ ), sólidos disueltos ( $F = 8,2731$ ;  $p = 0,01$ ; proporción =  $0,0859$ ), dureza ( $F = 5,4428$ ;  $p = 0,027$ ; proporción =  $0,0824$ ) y alcalinidad ( $F = 4,8277$ ;  $p = 0,0033$ ; proporción =  $0,052$ ). La regresión múltiple mostró una asociación significativa con la conductividad explicando el 9,84% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto las seis variables químicas y físicas explican el 11,91% (Anexo, Tabla 10B1 y B2). La diversidad analizada con las variables de nutrientes en forma independiente correlacionó significativamente con el  $\text{NO}_3$  ( $F = 5,3264$ ;  $p = 0,028$ ; proporción =  $0,0570$ ) y P-Total ( $F = 6,9178$ ;  $p = 0,018$ ; proporción =  $0,07288$ ). La regresión múltiple mostró una asociación significativa con el P-Total explicando el 7,28% de la variación de la diversidad funcional y el conjunto de las seis variables de nutrientes explican el 15,26% (Anexo, Tabla 11A1 y A2). La diversidad analizada con las variables de macroiones y elementos de forma independiente correlacionó significativamente con el  $\text{SO}_4^{--}$  ( $F = 3,331$ ;  $p = 0,045$ ; proporción =  $0,0364$ ),  $\text{Cl}^-$  ( $F = 4,948$ ;  $p = 0,027$ ; proporción =  $0,05323$ ),  $\text{Ca}^{++}$  ( $F = 5,0552$ ;  $p = 0,027$ ; proporción =  $0,05432$ ),  $\text{Mg}^{++}$  ( $F = 5,5644$ ;  $p = 0,025$ ; proporción =  $0,05947$ ),  $\text{Na}^+$  ( $F = 5,1381$ ;  $p = 0,022$ ; proporción =  $0,05516$ ) y  $\text{K}^+$  ( $F = 11,939$ ;  $p = 0,002$ ; proporción =  $0,11947$ ). La regresión múltiple mostró una asociación significativa con el potasio, carbonato explicando el 11,94% de la variación de la diversidad y el conjunto de las

diez variables de macroiones y elementos explican el 29,14% (Anexo, Tabla 11B1 y B2).

## Discusión

La estructura comunitaria bentónica de los ríos de Chile Central se caracterizó por el predominio de la entomofauna. Los grupos dominantes fueron Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera y Coleoptera, a diferencia de los registros realizados en los sistemas fluviales de la región Austral del Sur de Chile y la región Patagónica Argentina, en que predominan Plecoptera, Trichoptera, Diptera y Ephemeroptera (Campos *et al.* 1984, Miserendino 1995, Figueroa *et al.* 2003).

Este estudio mostró que los grupos funcionales tróficos GsFT de cuencas fluviales de la Ecorregión Austral con clima de tendencia Mediterránea, están dominadas por especies que consumen una amplia variedad de ítems alimentarios. La capacidad potencial de explotar diferentes recursos según Hart & Robinson (1990) puede mantener la estabilidad de poblaciones contra las fluctuaciones ambientales. Además, se demostró que la mayoría de los taxones examinados son capaces de sobreponerse en parte de su composición dietaria con otro nivel trófico; presentado todos los GsFT una alta afinidad por el detritus fino. Estudios de contenido estomacal de estados inmaduros de la entomofauna de ríos de montaña han demostrado que la alta presencia de detritus fino se explicaría por su alta disponibilidad en este tipo de hábitat (Allan 1982, Tomanova *et al.* 2006, Miserendino 2007). En este contexto, De Angelis (1992) sugiere que las tramas tróficas dominadas por una gran cantidad de detritus son comunidades altamente adaptadas a los cambios hidrológicos. Las tres cuencas fluviales estudiadas presentaron caudales irregulares en el ciclo anual, producto de las lluvias de invierno

y los deshielos en el periodo primaveral. De acuerdo Niemeyer & Cereceda (1984), estos sistemas fluviales presentan una marcada conducta torrencial derivado de su carácter mixto de nivo-pluvial a fluvio-nival. Las descargas violentas en el sistema fluvial según Wallace *et al.* (1999) producen una mayor cantidad de materia orgánica fina. Esto podría generar estrategias de todos los GsFT a consumir detritus fino, a fin de disminuir la limitación impuesta por el flujo, para evitar la deriva como lo predijo Lamouroux *et al.* (2004).

Las tres cuencas hidrográficas del área de estudio presentaron variaciones de las variables físicas y químicas en relación al gradiente altitudinal, mostrando un patrón similar al modelo de río continuo (Vannote *et al.* 1980), con un aumento progresivo del ancho del río, incremento de los sólidos disueltos suspendidos y del contenido salino. Además, se registraron variaciones significativas en la calidad química entre cuencas fluviales de Norte a Sur, con menor contenido salino en las zonas de precordillera. La cuenca fluvial más septentrional presentó una mayor homogenización intracuenca de las variables físicas y químicas.

La estructura funcional de la comunidad bentónica de los ríos estudiados de acuerdo a la composición dietaria establecido por el modelo trofodinámico del río continuo (Cummins 1973, 1974, 1988, Cummins *et al.* 1973, Cummins & Klug 1979, Vannote *et al.* 1980, Minshall *et al.* 1985, Cummins & Merrit 1996), mostró diferencias significativas en relación a los GsFT en el gradiente altitudinal de los tres sistemas fluviales en estudio. El GFT colector mostró la mayor riqueza de especies y diversidad presentándose como el grupo dominante en el gradiente latitudinal y

altitudinal, diferente a lo predicho por Vannote *et al.* (1980) que lo señala como dominante aguas abajo. El predominio numérico de los colectores ha sido anteriormente señalado para otros ríos de áreas mediterráneas (Smock *et al.* 1989, Basaguren *et al.* 1996), que coincide con aquellos ambientes acuáticos en que la materia orgánica particulada fina aumenta en concentración (Basaguren *et al.* 1996). A pesar que los análisis de grupos funcionales pueden variar por la métrica utilizada (ver Fisher 1995), la mayor diversidad del grupo colector, explicada principalmente por una mayor riqueza y homogeneidad de taxa, sugieren la menor variabilidad para este grupo funcional en esta área de estudio. Los bajos valores de riqueza específica, diversidad, equitatividad y abundancia del GFT fragmentador refuerzan la importancia del detritus fino en estos sistemas fluviales andinos. El GFT pastoreador el segundo en importancia, presentó un patrón de disminución de sus abundancias en las cuencas hidrográficas al aumentar en el gradiente latitudinal. Las variables químicas y físicas (macroiones, nutrientes, sólidos disueltos totales y temperatura) contribuyeron significativamente a explicar la variación de la (H') del GFT pastoreador en la escala espacial. Los mayores valores de diversidad funcional se registraron en las áreas de precordillera asociadas a las condiciones hiposalinas, bajos niveles de sólidos disueltos totales y sin limitación nitrógeno-fósforo. Las características de este tipo de hábitat de acuerdo a Dobbs (2006) permiten la productividad de algas en arroyos pequeños, prístinos y sin cobertura vegetal (luz) explicando el aumento de los pastoreadores en esta área.

Las cuencas fluviales de Chile Central presentaron una variedad de morfologías de cauce, según la clasificación de Montgomery & Buffington (1997)

para sistemas fluviales de montaña las zonas de precordillera quedarían caracterizadas como pendientes abruptas que van desde cascada (*cascade*) hasta escalón-poza (*step-pool*). En cambio las zonas de valle corresponderían a áreas de rápidos-poza (*riffle-pool*). En este contexto, Andeolia *et al.* (2007) señala que la zona meridional de la Cordillera de Los Andes presentan un drenaje torrencial propio de pedientes altas con arrastres continuos de sedimentos inertes y orgánicos alóctonos que configuran el hábitat para los organismos bentónicos. Asociado al arrastre de la red de drenaje se une la acumulación de sedimentos producto de la obstrucción del lecho del cauce compuesto de bolones, rocas, piedras y arena-arcilla. Por tanto, los tramos fluviales precordilleranos con un gradiente de pendientes abruptas y caudales irregulares se caracterizan por una amplia variedad de hábitats y alta disponibilidad de detritus fino, que puede explicar la dominancia del GFT colector desde las zonas precordillerana hasta el valle.

Este estudio demostró que las variables químicas y físicas (conductividad, macroiones, nutrientes, sólidos disueltos totales, pendiente y ancho del cauce fluvial) contribuyeron a explicar la variación de la (H') de todos los GsFT en la escala espacial. Todos los GsFT presentaron los mayores valores de diversidad en las zonas de precordillera disminuyendo hacia el valle. Los altos valores de diversidad se asocian a las bajas concentraciones salinas, con una tendencia al equilibrio macroionico bicarbonato-cálcio a sulfato-cálcico, bajos valores de P-total y pendientes altas con cauces fluviales estrechos.

El análisis de todas las variables permitió establecer que en esta área de estudio la estructura de los GsFT estaría determinada por los factores abióticos que operan altitudinalmente. A lo largo del continuo fluvial se genera un recambio de un mosaico continuo de especies con diferentes niveles de contribución. Los estudios realizados en ríos neotropicales de montañas, de cauce pequeño reiteran a la altitud como un factor importante que afecta a la estructura de los GsFT de comunidades de macroinvertebrados bentónicos (Tomanova *et al.* 2007). La altitud y las variaciones estacionales del caudal hacen propicio la existencia de especies dominantes con una amplia distribución y abundancia. Esto fue el caso de las especies colectoras: *Smicridea (Smicridea) annulicornis*, *Andesiops peruvianus*, *Andesiops torrens*, *Polypedilum* sp., *Paratrichocladius* sp., *Tanytarsus* sp., *Cricotopus* sp.2; y de las especies pastoreadoras: *Metrichia neotropicalis* y *Austrelmis* sp. 1. Patrones similares han sido descritos para algunas de estas especies en el área de la Patagonia Argentina (Miserendino & Archangelsky 2006, Miserendino 2007, Miserendino & Brand 2007).

En síntesis, los ríos de la región Austral con clima Mediterráneo de pendientes abruptas y de pequeña longitud, se asume que (1) corresponden a sistemas fluviales con caudales irregulares en el ciclo anual; (2) particularmente ricos en detritus fino, debido a los arrastres torrenciales y acumulación de material particulado; (3) son sistemas fluviales dominados intracuenca e intercuenca por el GFT colector; y (4) donde el patrón general de los GsFT mostró que las mayores diversidades se presentan en el área precordillerana.

## Referencias

Anderson MJ (2001a) A new method for no-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**, 32-46.

Anderson MJ (2001b) Permutation test for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **58**, 626-639.

Andreolia A, Carligb G, Comitib F & A Irouméc (2007) Residuos leñosos de gran tamaño en un torrente de la Cordillera de Los Andes, Chile: su funcionalidad e importancia. *Bosques*, **28**, 83-96.

Angrisano EB & JV Sganga (2005) Contribution to the knowledge of the genus *Metrichia* Ross from Argentina (Trichoptera: Hydroptilidae: Ochrotrichiini). *Aquatic Insects*, **27**, 113-123.

APHA (1998) Standards methods for the examination of water and wastewater, AWWA, WEF, APHA. 20<sup>th</sup> Editions. AWWA, WEF, APHA, Washington, District of Columbia, USA.

Basaguren A, Elosegui A & J Pozo (1996) Changes in the trophic structure of benthic macroinvertebrates communities associated with food availability and stream

flow variations. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **81**, 79-91.

Bravo WR. & EB Angrisano (2004) Descripción de los estados preimaginales de cuatro géneros de Hydrobiosidae (Trichoptera) Neotropicales. *Revista de la Sociedad de Entomología Argentina*, **63**, 97-105.

Caldichoury R (1995) Variables hidrológicas, oferta de alimento y estructura de grupos funcionales bentónicos en ríos de régimen nival (Río Maipo superior). Tesis de Magíster. Universidad de Chile, Santiago, Chile.

Campos H, Arenas J, Jara C, Gonser T & R. Prins (1984) Macrozoobentos y faunística de las aguas limnéticas de Chiloé y Aysén Continentales (Chile). *Medio Ambiente*, **7**, 52-64.

Chapin FS, Zavelata ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC & S Diaz (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234-242.

Covich AP (1988) Geographical and historical comparisons of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**, 361-386.

Cummins KW (1973) Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, **18**, 183-206.

Cummins KW, Petersen RC, Howard FD, Wuycheck JD & VC Holt (1973) The utilization of leaf litter by stream detritivores. *Ecology*, **54**, 336-345.

Cummins KW (1974) Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, **24**, 631-641.

Cummins KW & MJ Klug (1979) Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 147-172.

Cummins KW (1988) The study of stream ecosystems a functional view. In: *Concepts of Ecosystem Ecology: A Comparative View*. (Eds Pomeroy LR & JJ Alberts), pp 247-262. Press New York.

Cummins KW & RW Merritt (1996) Ecology and distribution of aquatic insects. In: *An introduction to the Aquatic Insects of North America* (Eds Merritt RW & KW Cummins), pp 74-86. Third edition Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.

De Angelis DL (1992) Dynamic of nutrient cycling and food webs. Chapman and Hall, London, England.

di Castri F & R Hajek (1976) Bioclimatología de Chile. Editorial Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Díaz V & RJ Albariño (1999) Feeding habit of *Notoperla archiplatae* (Plecoptera) larvae in a North Patagonia Andean stream, Argentina. *Hydrobiologia*, **412**, 43-52.

Díaz V & RJ Albariño (2003) Algal ingestion and digestion by two ephemeropteran larvae from a Patagonian Andean stream. In: *Research update on Ephemeroptera & Plecoptera* (Ed Elda Gaino), pp. 468-475. Università di Perugia, Italia.

Dodds WK (2006) Eutrophication and trophic state in rivers and streams. *Limnology and Oceanography*, **51**, 671-680.

Domínguez E & HR Fernández (2009) *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. Eds Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Errazuriz AM (1992) Manual de geografía de Chile. Editorial Andrés Bello. Chile.

Field JG, Clarke KR & RM Warwick (1982) A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, **8**, 37-52.

Figueroa R, Valdovinos C, Araya E & O Parra (2003) Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad de agua de ríos del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, **76**, 275-285.

Fisher SG (1995) Stream ecosystems of the western United States. In: *River and stream ecosystems*. (Eds Cushing CE, Cummins KW & GW Minshall), pp 61-87. Elsevier, Amsterdam.

Flint OS (1973) The Megaloptera of Chile (Neuroptera). *Revista Chilena de Entomología*, **7**, 31-45.

Flint OS (1982) Studies of Neotropical caddis, XXX: Larvae of the Genus of South American Limnephilidae. (Trichoptera) *Smithsonian Contributions to Zoology*, **355**, 1-30.

Flint OS (1983) Studies of Neotropical Caddisflies, XXXIII: New species from Austral South America (Trichoptera). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **377**, 1-100.

Flint OS (1989) Studies of Neotropical caddis flies, XXXIX: The Genus *Smicridea* in the Chilean subregion (Trichoptera: Hydropsychidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **472**, 1-45.

Golterman HL, Clymo RS & MA Ohnstad (1978) Methods for physical and chemical analysis of fresh water. IBP Handbook N° 8. 2nd Edition. Blackwell Scientific Publications Oxford, London, Edinburgh Melbourne.

Hart DD & CT Robinson (1990) Resource limitation in a stream community: phosphorus enrichment effects on periphyton and grazers. *Ecology*, **71**, 1494-1502.

Holzenthal R (1986) Studies in neotropical Leptoceridae (Trichoptera), VI:immature stages of *Hudsonema flamini* (Navás) and the evolution and historical biogeography of *Hudsonemini* (Triplectidinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **88**, 268-279.

Hynes HBN (1961) The invertebrates fauna of a Welsh mountain stream. *Archives of Hydrobiology*, **57**, 344-388.

Lamouroux N, S Dolédec & S Gayraud (2004) Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**, 449-466.

Ludwig JA & JF Reynolds (1988) Statistical ecology: a primer on methods and computing. John Wiley and Sons. Nueva York.

Minshall GW, Cummins KW, Peterse RC, Cushing CE, Bruns DA, Sedell JR & RL Vannote (1985) Developments in stream ecology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42**, 1045-1055.

Miserendino ML (1995) Composición y distribución del macrozoobentos de un sistemas loticos andino-patagonico. *Ecología Austral*, **5**, 133-142

Miserendino ML & M Archangelsky (2006) Aquatic Coleoptera Distribution and Environmental Relationships in a Large Patagonian River. *Internat. Rev. Hydrobiol*, **91**, 423-437.

Miserendino ML (2007) Macroinvertebrate functional organization and water quality in a large arid river from Patagonia (Argentina). *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, **43**, 133-145.

Miserendino ML & C Brand (2007) Trichoptera assemblages and environmental features in a large arid Patagonian river. *Fundamental and Applied Limnology Archiv für Hydrobiologie*, **169**, 307-318.

Montgomery DR & JM Buffington (1997) Channel-reach morphology in mountain drainage basins. *Geological Society of American Bulletin*, **109**, 596-611.

Morrone JJ (1999). Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica*, **75**, 1-16.

Mühlhauser H, Soto L & P Zahradnik (1987) Improvement of the Kjeldahl method for total nitrogen including acid-hydrolyzable phosphorus determinations in freshwater ecosystem. *International Journal of Environmental Analytical Chemistry*, **28**, 215-226.

Needham JG & DS Bulck (1943) The Odonata of Chile. *Field museum of natural history – Zoology*, **24**, 357-373.

Niemeyer H & P Cereceda (1984) Hidrografia. Geografia de Chile. Tomo VIII. Instituto Geográfico Militar. Chile.

Nieto C (2004) South American *Baetidae* (Ephemeroptera): A new generic synonymy. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **39**, 95-101.

Palmer CG & JH O’Keeffe (1992) Feeding patterns of four macroinvertebrate taxa in the headwaters of the Buffalo River, Eastern Cape. *Hydrobiologia*, **228**, 157-173.

Palmer C, O’Keeffe J, Palmer A, Dunne T & S Radloff (1993) Macroinvertebrate functional feeding groups in the middle and lower reaches of the Buffalo River, Eastern Cape, South Africa. I. Dietary variability. *Freshwater Biology*, **29**, 441- 453.

Pescador M & W Peters (1985) Biosystematics of the Genus *Nousia* from Southern South America (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **58**, 91-123.

Pescador M & W Peters (1987) Revision of the general *Meridialaris* and *Massartellopsis* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae) from South America. *Transactions of the American Entomological Society*, **112**, 147-189.

Pescador M & W Peters (1991) Biosystematics of the Genus *Penaplebia* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). *Transactions of the American Entomological Society*, **117**, 1-38.

Peters WL & GF Edmuns (1972) A revision of the generic classification of certain Leptophlebiidae from southern South America (Ephemeroptera). *Annals of the Entomological Society of America*, **65**, 1398-1414.

Resh VH, Brown AV, Covich AP, Gurtz ME, Li HW, Minshall GW, Reice SR, Sheldon AL, Wallace JB & R Wissmar (1988) The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**, 433-455.

Ringuelet RA (1975) Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur, Corrientes*. **2**, 1-151.

Sabando MC (2004) *Análisis funcional de las comunidades bentónicas en un tramo altitudinal de río Clarillo (Pirque)*. Tesis para optar al grado de Licenciado en Biología. Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación. Santiago, Chile.

Sganga JV & MS Fontanarrosa (2006) Contribution to the knowledge of the preimaginal stages of the genus *Smicridea* McLachlan in South America (Trichoptera: Hydropsychidae: Smicrideinae). *Zootaxa*, **1258**, 1-15.

Smock LA, Metzlerand GM & JE Gladden (1989) Role of debris dams in the structure and functioning of low-gradient headwater streams. *Ecology*, **70**, 764-775.

Statzner B & B Higler (1986) Stream hydraulics as a major determinant on benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology*, **16**, 127-139.

Surber EW (1937) Rainbow trout and bottom fauna production in one mile stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **66**, 193-202.

Tilman D (2001) Functional diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity*. (Ed SA Levin), pp. 109-120. Academic Press, USA.

Tomanova S, Goitia E & J Helesic (2006) Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, **556**, 251-264.

Tomanova S, Tedesco PA, Campero M, Van Damme PA, Moya N & T Oberdorff (2007) Longitudinal and altitudinal changes of macroinvertebrate functional feeding groups in neotropical streams: a test of the River Continuum Concept. *Fundamental and Applied Limnology Archiv für Hydrobiologie*, **170**, 233-241.

Townsend CR & AG Hildrew (1994) Species traits in relation to habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **31**, 265-275.

Turner D, Williams D & M Alkins-Koo (2008) Longitudinal changes in benthic community composition in four neotropical streams. *Caribbean Journal of Science*, **44**, 380-394.

Vannote LR, Minschall GW, Cummins KW, Sedel JR & CE Cushing (1980) The River continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130-137.

Vila I, Pardo R, Dyer B & E Habit (2006) Peces límnicos: diversidad, origen y estado de conservación. In: *Macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile* (Eds I Vila, A Veloso, R Schlatter & C Ramírez), 73-102. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

Wallace JB, Eggert SL, Meyer JL & JR Webster (1999) Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem. *Ecological Monographs*, **69**, 409-442.

Williams D & B Felmate (1994) Aquatic Insects. CAB International. Redwood Books Ltd. Wallingford U.K.

William LP & GF Edmunds (1972) Revision of the generic Classification of Certain Leptophlebiidae from South America (Ephemeroptera). *Annals of the Entomological Society of America*, **65**, 1398 -1414.

Zahradnik P (1981) Methods for freshwater analysis. International Courses for limnology. Unesco, University of Viena, Wiena, Austria.

**Tabla 1** Resumen del tamaño muestral (n), ubicación geográfica, altitud, ancho del cauce y pendiente para cada sitio de estudio.

Cuenca Fluvial	Sitio	Periodo de Estudio	n	Ubicación geográfica	Altitud (m.s.n.m)	Ancho cauce (m)	Pendiente (%)
Choapa	A	Octubre 2007	10	31° 55' 0,4, 93" S	786 m	4.07	2.79
	B			70° 53' 15,6" O			
	C			31° 52' 0,5,81" S 70° 57' 54,89" O			
Maipo	A	Noviembre 2007	10	31° 43' 40,8" S 71° 12' 11,1" O	242 m	35.51	0.79
	B			33° 45' 40,14" S 70° 26' 34,41" O			
	C			33° 43' 16,59" S 70° 29' 27,87" O			
Maule	A	Diciembre 2007	10	33° 42' 58,79" S 71° 12' 44,82" O	152 m	178.33	0.46
	B			35° 33' 39,09" S 71° 13' 10,40" O			
	C			35° 29' 15,84" S 71° 17' 49,49" O			
			10	35° 27' 53,9" S 71° 52' 18,4" O	41 m	239.60	0.18

**Tabla 2** Ítems alimenticios de la Clase Insecta organizados por tamaño de partículas.

Materia orgánica ultrafina (MOUF) 0,5 - 50 µm	Materia orgánica fina (MOF) 50 - 1000 µm	Materia orgánica gruesa (MOG) > 1000 µm
MOUF (indeterminado)	MOF (indeterminado)	Diatomeas MOF
Fluidos MOUF	Clorófitas MOF	Clorófitas MOG
Bacterias MOUF	Remanente vegetal MOF	Remanente vegetal MOG
Diatomeas MOUF	Remanente Animal MOF	Remanente Animal MOG
Clorófitas MOUF	Hongos MOF	
Remanente vegetal MOUF		
Remanente Animal MOUF		
Polen MOUF		

**Tabla 3** Análisis de similitud porcentual (SIMPER) de colectores por altura.

	Altura (a) Promedio de Similitud (59,32%)			Altura (b) Promedio de Similitud (59,72%)			Altura (c) Promedio de Similitud (53,18%)		
	Promedio	SD	%	Promedio	SD	%	Promedio	SD	%
	Similitud	Sim.	Contrib.	Similitud	Sim.	Contrib.	Similitud	Sim.	Contrib.
<i>Andesiops torrens</i>	17,11	1,79	28,84	11,94	2,97	19,99	5,22	0,63	9,82
<i>Smicridea (S.) annulicornis</i>	7,33	2,27	12,35	11,94	1,55	20,00	6,35	1,16	11,94
<i>Polypedilum</i> sp.	7,07	1,22	11,92	4,28	1,16	7,16	6,53	1,44	12,28
<i>Cricotopus</i> sp.2	6,78	1,85	11,43	5,65	1,16	9,46	5,68	1,14	10,67
<i>Tanytarsus</i> sp.	4,85	1,06	8,17	5,05	1,23	8,46	11,94	1,30	22,45
<i>Paratrichocladus</i> sp.	2,37	0,89	3,99	3,61	1,03	6,05	3,05	1,17	5,74
<i>Andesiops peruvianus</i>	2,34	0,99	3,95	3,79	1,28	6,34	1,71	0,59	3,22
<i>Caenis</i> sp.	1,99	0,58	3,36	----	----	----	----	----	----
<i>Penaphlebita chilensis</i>	1,48	0,73	2,50	3,09	1,07	5,18	----	----	----
<i>Smicridea</i> sp. 2	1,27	0,68	2,14	----	----	----	----	----	----
<i>Smicridea (S.) frequens</i>	1,14	0,52	1,92	2,73	0,82	4,56	----	----	----
<i>Cricotopus</i> sp. 1	----	----	----	2,26	0,53	3,78	----	----	----
<i>Smicridea (R.) murina</i>	----	----	----	----	----	----	4,67	0,57	8,77
Orthoclaadiinae sp.1	----	----	----	----	----	----	4,13	0,60	7,76

**Tabla 4** Análisis de similitud porcentual (SIMPER) de pastoreadores por altura.

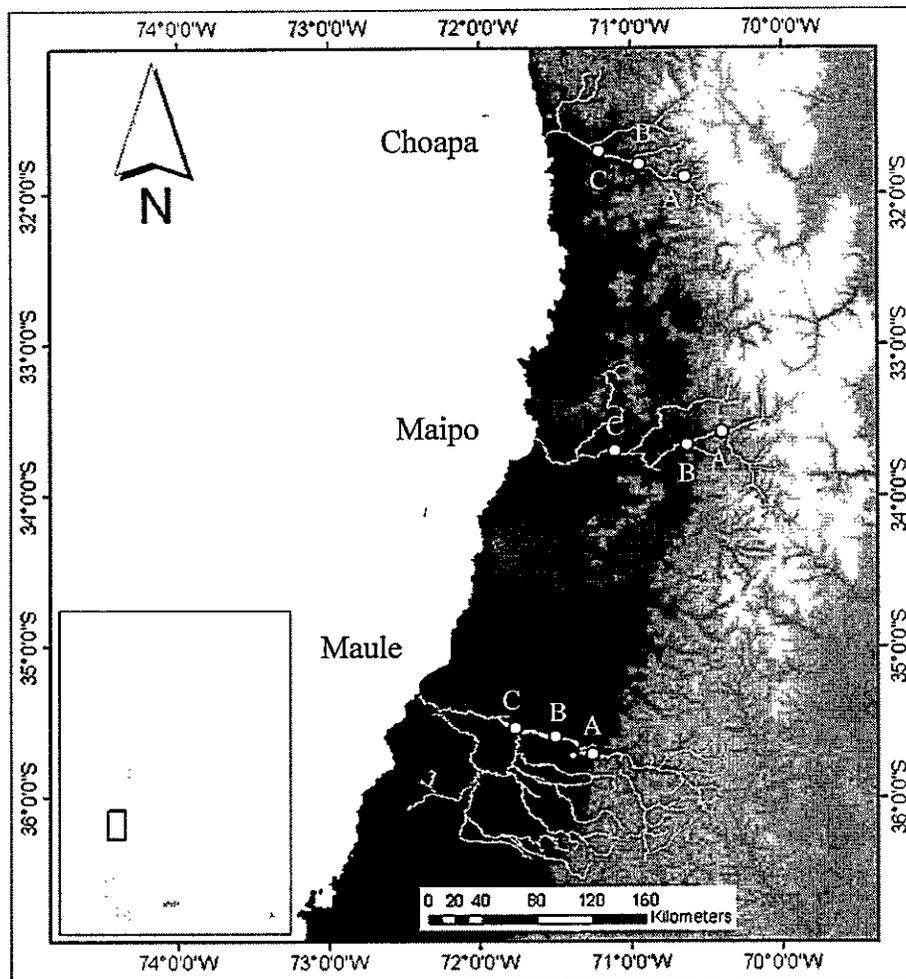
	Altura (a) Promedio de			Altura (b) Promedio de			Altura (c) Promedio de		
	Similitud (47,48%)			Similitud (47,69%)			Similitud (62,61%)		
	Promedio	SD	%	Promedio	SD	%	Promedio	SD	%
	Similitud	Sim.	Contrib.	Similitud	Sim.	Contrib.	Similitud	Sim.	Contrib.
<i>Mastigoptila longicornuta</i>	9,26	0,96	19,49	13,88	1,16	29,1	----	----	----
<i>Metrichia neotropicalis</i>	9,08	0,87	19,1	5,09	0,64	10,66	23,20	1,90	37,06
<i>Meridialaris diguillina</i>	8,57	0,96	18,04	5,14	0,59	10,77	----	----	----
<i>Austrelmis sp. 1</i>	5,52	0,76	11,62	15,83	0,82	33,20	17,43	0,97	27,83
<i>Hidroptila pueloensis</i>	3,17	0,59	6,68	----	----	----	12,62	0,90	20,15
<i>Hapsiphlebia anastomosis</i>	2,37	0,40	4,98	----	----	----	----	----	----
<i>Eosericrostoma inaequispina</i>	2,07	0,29	4,36	----	----	----	----	----	----
<i>Stethelmis sp.</i>	1,86	0,43	3,92	1,14	0,27	2,40	----	----	----
<i>Luchoelmis sp.</i>	1,17	0,29	2,46	----	----	----	----	----	----
<i>Demoulinellus coloratus</i>	----	----	----	2,71	0,54	5,68	----	----	----
<i>Austrelmis sp2</i>	----	----	----	----	----	----	5,69	0,93	9,09

**Tabla 5** Análisis de similitud porcentual (SIMPER) de depredadores por altura.

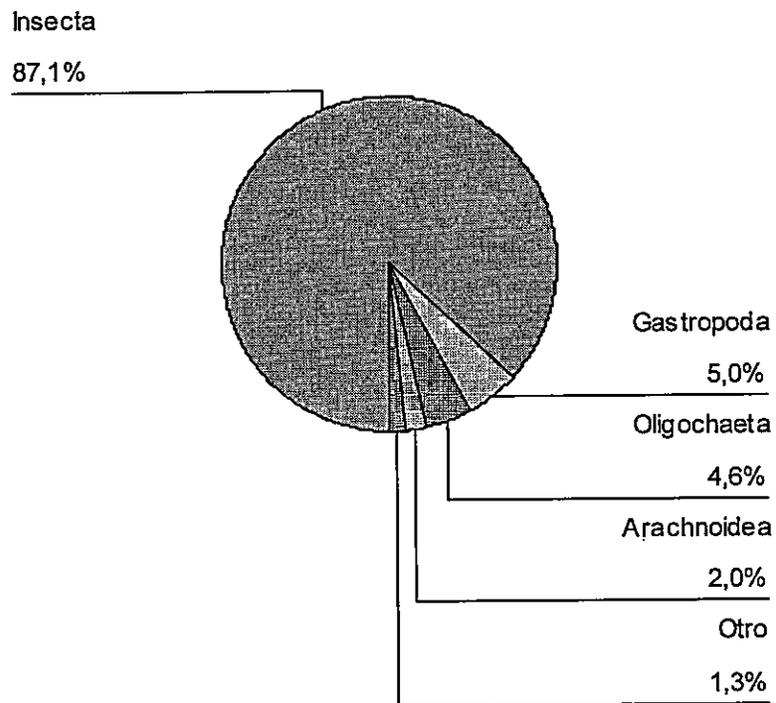
	Altura (a) Promedio de			Altura (b) Promedio de			Altura (c) Promedio de		
	Similitud (52,96%)			Similitud (37,03%)			Similitud (24,12%)		
	Promedio	SD	%	Promedio	SD	%	Promedio	SD	%
	Similitud	Sim.	Contrib.	Similitud	Sim.	Contrib.	Similitud	Sim.	Contrib.
Tipulidae sp. 1	19,95	1,41	37,67	16,60	0,90	44,83	4,61	0,51	19,12
Athericidae sp. 1	12,09	0,77	22,83	9,81	0,67	26,49	----	----	----
<i>Protochauloides cinerascens</i>	5,44	0,57	10,27	1,93	0,35	5,23	----	----	----
Tipulidae sp. 2	5,19	0,62	9,81	----	----	----	12,07	0,59	50,07
<i>Cailloma</i> sp.	4,93	0,66	9,31	----	----	----	----	----	----
Empididae sp.	2,24	0,43	4,24	----	----	----	----	----	----
<i>Antiagrion</i> sp.	----	----	----	----	----	----	3,24	0,23	13,45
<i>Hemiosus</i> sp.	----	----	----	5,77	0,28	15,58	3,22	0,27	13,34

**Tabla 6** Análisis de similitud porcentual (SIMPER) de fragmentadores por altura.

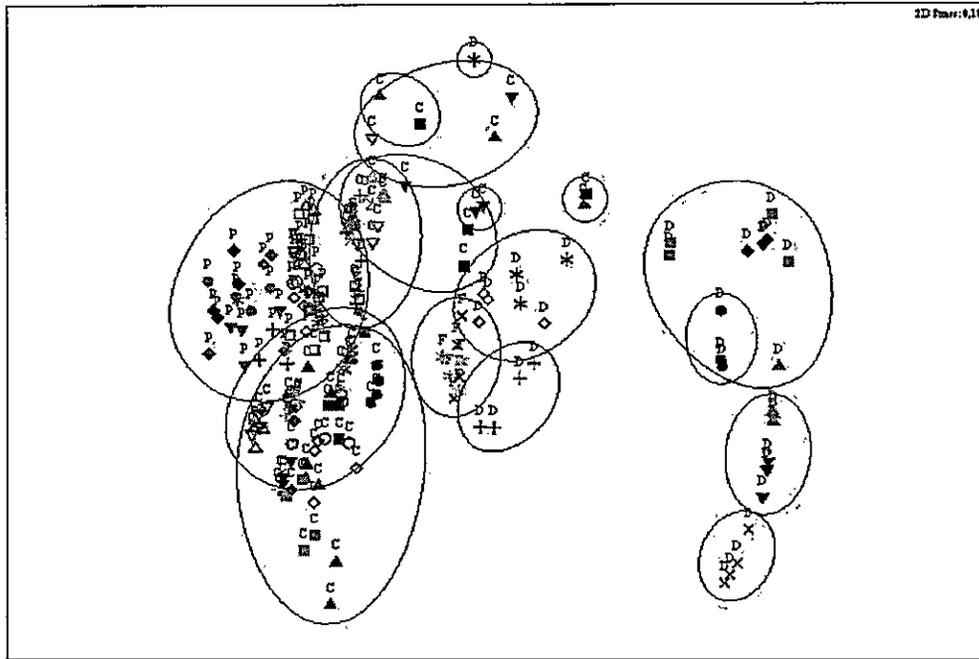
	Altura (a) Promedio de Similitud (24,34%)			Altura (b) Promedio de Similitud (27,10%)			Altura (c) Promedio de Similitud ( )		
	Promedio	SD	%	Promedio	SD	%	Promedio	SD	%
	Similitud	Sim	Contrib	Similitud	Sim	Contrib	Similitud	Sim	Contrib
<i>Limnoperla jaffueli</i>	17,51	0,57	71,95	20,95	0,79	77,32	----	----	----
<i>Limnoperla</i> sp.	6,03	0,32	24,76	4,94	0,42	18,24	----	----	----



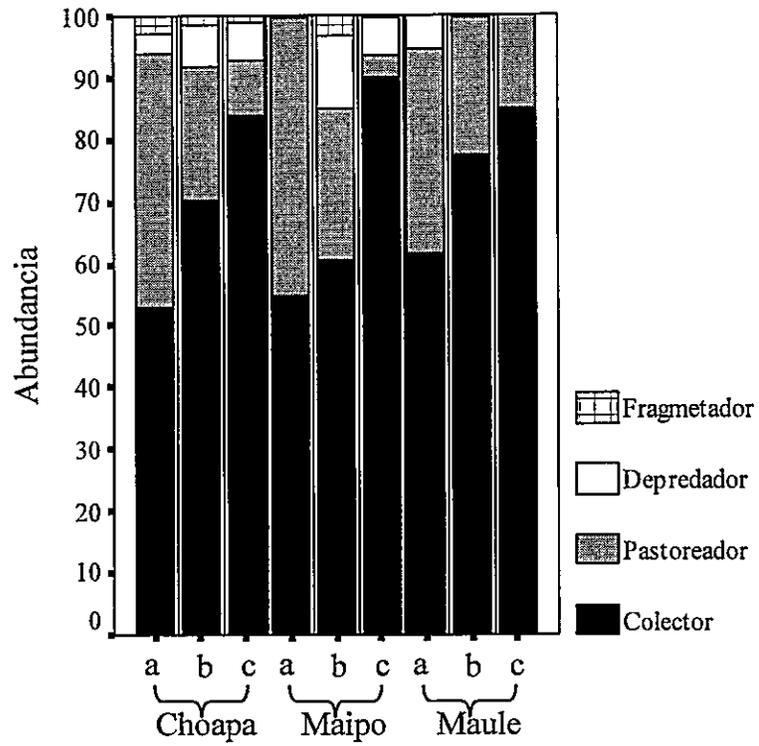
**Figura 1** Ubicaciones geográficas de las Cuencas fluviales de Choapa, Maipo y Maule con sus respectivos sitios de muestreos.



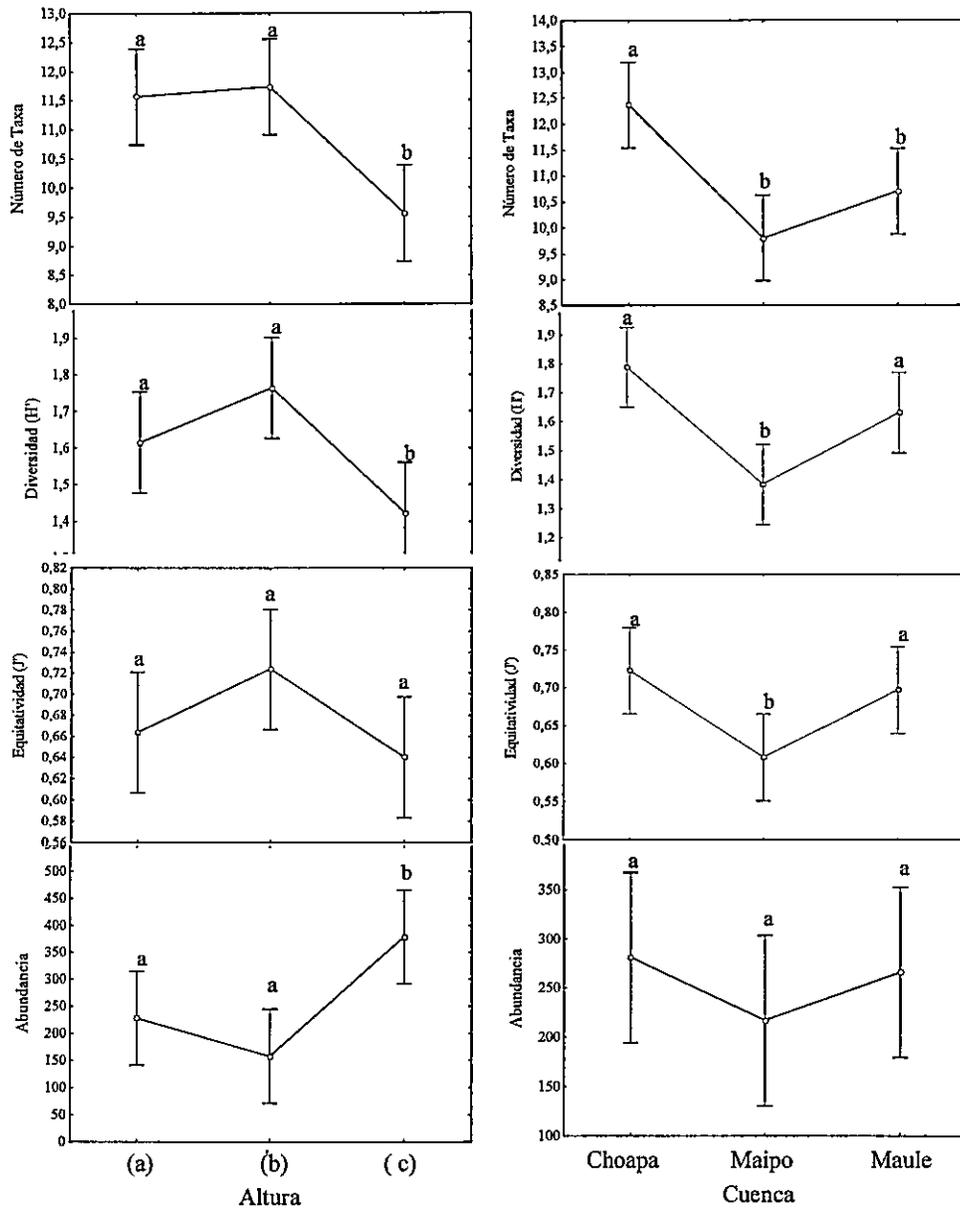
**Figura 2** Abundancia porcentual de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de las cuencas hidrográficas Choapa, Maipo y Maule.



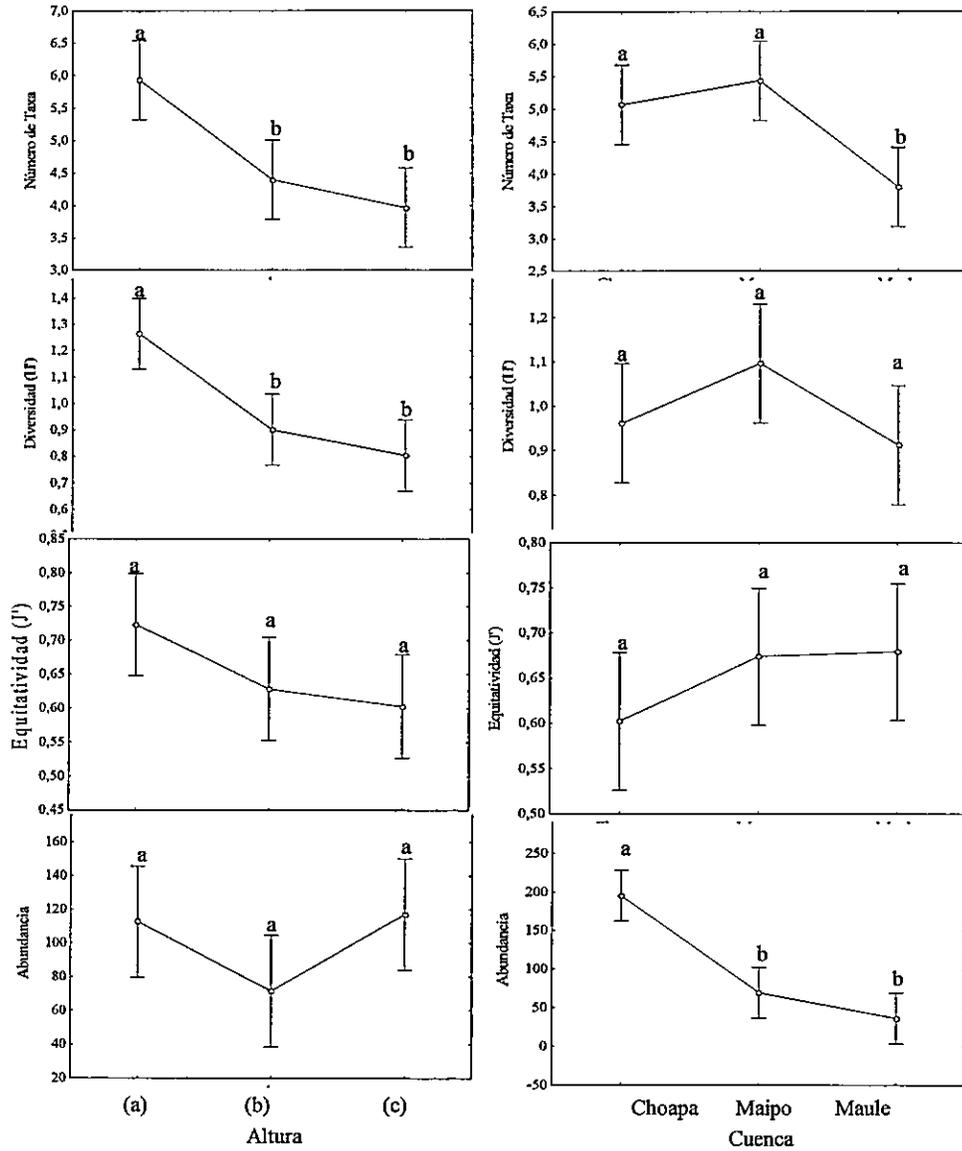
**Figura 3** Análisis no métrico de escalamiento multidimensional (MDS) de Bray Curtis. Los conjuntos corresponden a la afinidad de ítems alimentarios formado por el dendrograma para los grupos funcionales tróficos colector (C), pastoreador (P), fragmentador (F) y depredador (D) de las especies de la Clase Insecta con un stress de 0,18.



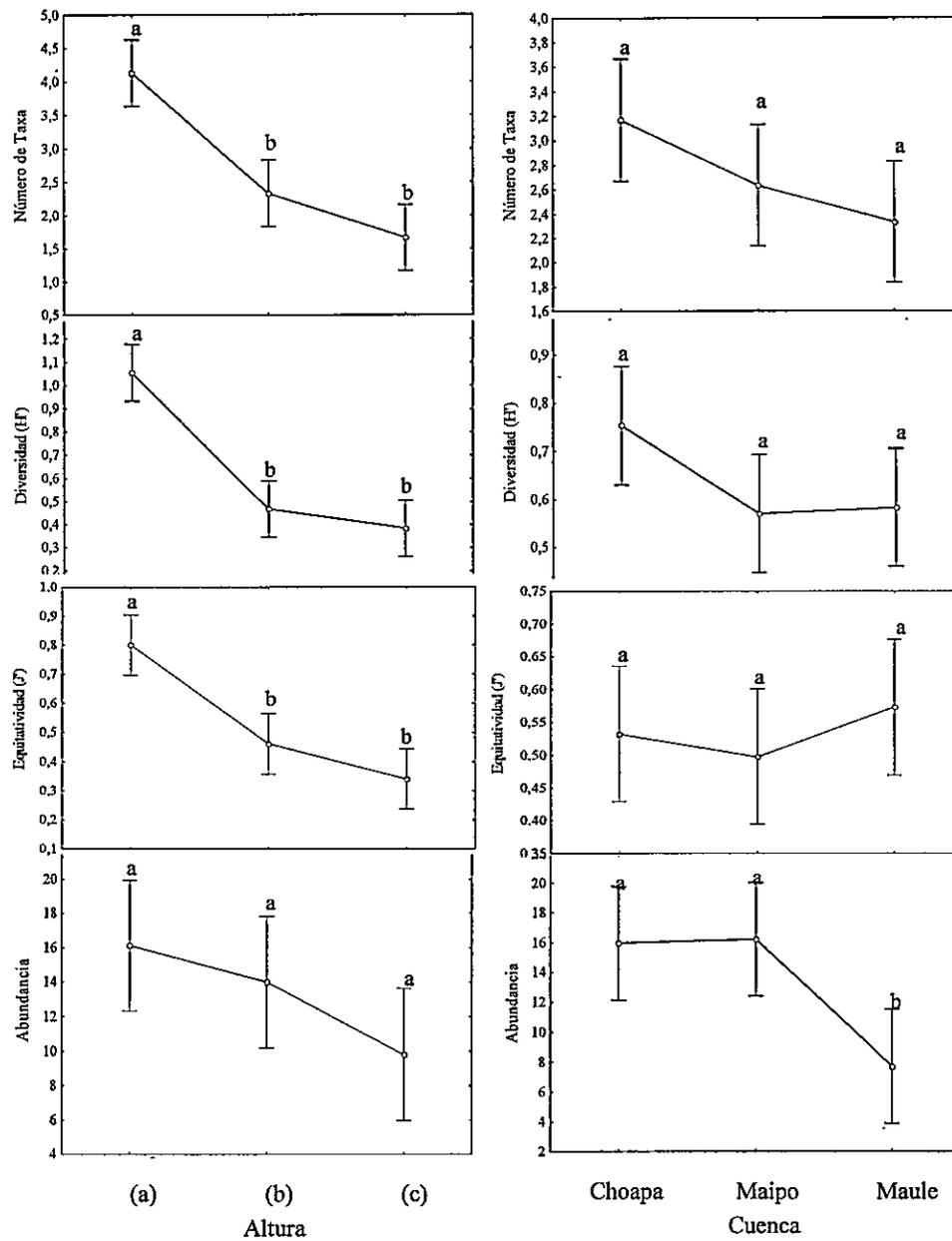
**Figura 4** Abundancia porcentual por grupos funcionales tróficos de la Clase Insecta en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.



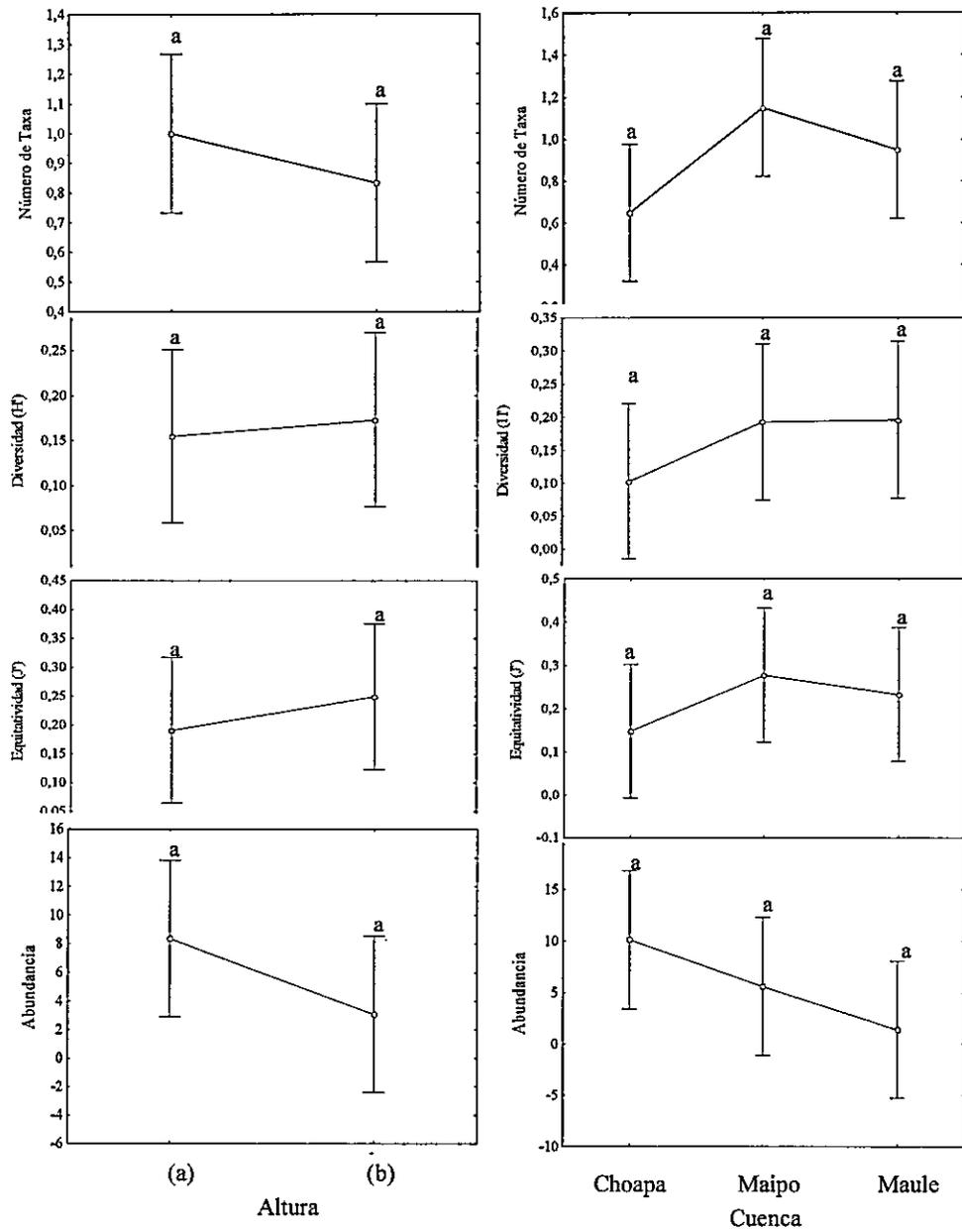
**Figura 5** Número de taxa, diversidad, equitatividad y abundancia del grupo funcional trófico colector en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule. Las letras diferentes denotan diferencias significativas entre cuencas y entre alturas (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ).



**Figura 6** Número de taxa, diversidad, equitatividad y abundancia del grupo funcional trófico pastoreador en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule. Las letras diferentes denotan diferencias significativas entre cuencas y entre alturas (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ).



**Figura 7** Número de taxa, diversidad, equitatividad y abundancia del grupo funcional trófico depredador en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule. Las letras diferentes denotan diferencias significativas entre cuencas y entre alturas (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ).



**Figura 8** Número de taxa, diversidad, equitatividad y abundancia del grupo funcional trófico fragmentador en el área de precordillera (a y b) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule. Las letras diferentes denotan diferencias significativas entre cuencas y entre alturas (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ).

## Capítulo 2

Hábitos alimentarios de *Andesiops torrens* (Ephemeroptera: Baetidae) y *Smicridea (Smicridea) annulicornis* (Trichoptera: Hydropsychidae) en cuencas fluviales de Chile Central

## Resumen

1. Los sistemas fluviales son un mosaico de hábitats vinculados por diversos procesos que presentan comunidades complejas. Las estrategias de alimentación son rasgos típicos que reflejan la adaptación de las especies del lecho fluvial y señalan una diversidad taxonómica y funcional.

2. Las pendientes altas, los cambios de la escorrentía de los sistemas fluviales mediterráneos de Chile Central repercute en las condiciones del hábitat y disponibilidad del alimento en los gradientes altitudinales y latitudinales. Por lo tanto, la estructura trófica de los estadios inmaduros de especies importantes en abundancia y distribución, pueden verse como el resultado de un proceso continuo a través de los gradientes ambientales intracuenca e intercuenca.

3. Esta investigación analizó la composición de la dieta y determinó la categoría funcional trófica de dos especies, *Andesiops torrens* (Ephemeroptera) y *Smicridea* (*Smicridea*) *annulicornis* (Trichoptera), con observaciones del contenido estomacal relacionado a los patrones espaciales dentro y entre cuencas fluviales mediterráneas de Chile Central, entre los 31° y los 36° S.

4. El efemeróptero *A. torrens* es la especie más abundante de las zonas de cabecera fluvial y su composición dietaria corresponde a materia orgánica particulada fina y ultrafina. Como la especie en sus estados ninfales presentó una menor amplitud en la composición dietaria, esto indicaría la importancia de este recurso alimenticio en los

arroyos precordilleranos de pendientes abruptas, aguas frías y correntosas, con un continuo aporte de materia orgánica alóctona, que se descompone a detritus fino. De acuerdo al contenido dietario de *A. torrens*, correspondería a un colector-recogedor en las cuencas hidrográficas mediterráneas precordilleranas del Pacífico Sur.

5. El tricóptero *S. (S.) annulicornis* muestra una variedad de ítems alimenticios, que incluyen materia orgánica particulada ultrafina, fina y gruesa. Este colector filtrador en la medida que, disminuye la altitud incrementa la variedad de los ítems alimenticios. Por tanto, dentro de las cuencas fluviales que presentan fuertes pendientes se afectan las condiciones del hábitat y la disponibilidad de alimento producto de la cordillera de Los Andes, generando importantes cambios en el hábito alimenticio de esta especie que presenta una baja vagilidad en sus estados inmaduros.

6. En este contexto, los estadios ninfales de *A. torrens* presentan una menor amplitud en la composición dietaria que los estadios larvales de *S. (S.) annulicornis*. Durante el período de estudio las especies *A. torrens* y *S. (S.) annulicornis* difieren significativamente en los ítems alimenticios que explotan dentro de las cuencas fluviales, en cambio no hay diferencias entre cuencas fluviales a lo largo del gradiente latitudinal. La homogeneidad de la abundancia de *S. (S.) annulicornis* a través del gradiente altitudinal y latitudinal es explicada por su mayor espectro en la obtención de recursos alimentarios.

Palabras claves: colectores, efemeróptero, tricóptero, contenido estomacal, variación espacial.

## Introducción

La determinación de los hábitos alimentarios y la clasificación funcional de los macroinvertebrados, en especial de los estados inmaduros de la Clase Insecta permite entender numerosos procesos ecológicos en los sistemas lóticos (Giller & Malmqvist 1998). Los insectos acuáticos han sido clasificados en diferentes grupos funcionales categorizados según los mecanismos de adquisición de alimento, basadas en el tamaño de la partícula de alimento y el tipo de alimento consumido (Cummins 1974, Cummins & Merritt 1996). La categorización de los grupos funcionales corresponden a raspadores, fragmentadores, colectores raspadores, colectores filtradores y depredadores; que consumen principalmente perifiton, procesan la materia orgánica particulada gruesa (MOPG), recogen la materia orgánica particulada fina (MOPF) del sedimento, filtran la materia particulada fina (MOPF) suspendida en el agua y capturan presas vivas, respectivamente.

Dentro de la Clase Insecta, las larvas de tricópteros y efemerópteros presentan una amplia diversidad trófica y una gran adaptación a diferentes tipos de hábitats, sus estadios inmaduros son importantes representantes en los ecosistemas lóticos por su riqueza de especies, abundancia y amplia distribución. En Chile el tricóptero *Smicridea (Smicridea) annulicornis* (Blanchard 1851) es una de las especies más omnipresentes, se ubica desde los 28° hasta los 45° de latitud Sur y se distribuye a lo largo de gradiente altitudinal de los Andes pasando de áreas de cordillera a precordillera y valle (Flint 1989). El efemeróptero *Andesiops torrens* (Lugo-Ortiz & McCafferty 1999) presenta una amplia distribución, desde los 31° hasta los 54° de

latitud Sur, restringiendo su presencia preferentemente a arroyos de alturas, aguas frías, correntosas y oxigenadas (Lugo-Ortiz & McCafferty 1999, Camousseight 2001). De acuerdo a Merrit y Cummins (1978) y Ward (1992), la mayoría de los estados ninfales de efemerópteros consumen algas epilíticas y materia orgánica particulada fina. Poco se sabe acerca de los hábitos de alimentación de insectos acuáticos en el hemisferio Sur, la mayor parte de la investigación en las comunidades bentónicas se ha hecho en arroyos y ríos de la Cordillera de la Patagonia Argentina (Miserendino & Pizzolón 2003, 2004), donde *A. torrens* es clasificado como colector-recogedor y *S. (S.) annulicornis* colector-filtrador (Miserendino 2007). Sin embargo, estudios en ríos Neotropicales señalan cambios en la clase de alimentación por modificaciones en las condiciones del hábitat (Tomanova *et al.* 2006, Gil *et al.* 2008, Reynaga & Rueda 2008).

Las especies de los sistemas fluviales del área con tendencia mediterránea de Chile Central originados en la cordillera de los Andes, están bajo gradientes de oscilaciones físicas y químicas (Sabando 2004, Estrada *et al.* 2006). Establecidas principalmente por el nivel de precipitaciones y nieve acumulada, que causa alteraciones estacionales importantes en el caudal (Niemeyer & Cereceda 1984). Estas variaciones podrían repercutir en los hábitos alimentarios de dos especies de amplia distribución y abundancia, en un gradiente espacial altitudinal y latitudinal en tres cuencas hidrográficas de Chile Central.

El objetivo de esta investigación fue determinar la categoría trófica de los estadios larvales de *A. torrens* y *S. (S.) annulicornis* mediante el análisis del contenido estomacal para establecer si existe un cambio en la clase de alimentación en el gradiente latitudinal y altitudinal de los ríos del área mediterránea de Chile Central.

## Métodos

### *Sitios de Muestreo*

Este estudio se realizó en un gradiente latitudinal comprendiendo la zona mediterránea árida, semiárida y subhúmeda en Chile Central (di Castri & Hajek 1976), abarcando tres cuenca hidrográficas: Choapa, Maipo y Maule (Fig.1). Las muestras fueron tomadas en tres sitios a lo largo del gradiente altitudinal entre precordillera y valle, entre el período primaveral y estival de los años 2007. La especie *A. torrens*, se analizó en los sitios donde presentó registros importantes, 2 sitios por cuenca, correspondientes al tramo precordillerano (a y b). La ubicación de los sitios de estudio se muestra en la Figura 1.

### *Procedimiento de muestreo, identificación y contenido estomacal*

La recolección de los estados inmaduros de la clase Insecta, se realizó con una red Surber (Surber 1937), siguiendo el protocolo de Hynes (1961). Se tomaron 10 muestras de la fauna bentónicas en cada sitio de estudio, abarcando diferentes partes de una sección longitudinal del río. Los organismos recolectados fueron conservados en alcohol al 95% hasta su análisis. Para preservar en mejor calidad los individuos para la determinación taxonómica se tomaron muestras no cuantitativas con una red de mano de esfuerzo de captura (Williams & Feltmate 1994). Posteriormente, los individuos fueron aclarados con KOH y montados en Bálsamo de Canadá para su identificación a nivel de especie. Para los individuos de *S. (S.) annulicornis* se utilizó

la caracterización morfológica de las larvas descritas por Sganga & Fontanarrosa (2006) y los ejemplares de *A. torrens* siguiendo las claves de Nieto (2004).

Para el estudio de contenido estomacal se analizaron 5 individuos por sitio de estudio con un total de 45 larvas de *S. (S.) annulicornis* y 30 ninfas de *A. torrens*. En base a las metodologías propuestas por Palmer & O'Keeffe (1992); Palmer *et al.* (1993a; 1993b); Merritt & Cummins (1996); Díaz & Albariño (1999; 2003) y Gil *et al.* (2008) se analizó el contenido estomacal generando los ítems alimenticios basales. Se analizó el contenido estomacal de la última porción del estomodeo y del mesenterón obtenido por medio de disección y posterior homogeneizado. La composición dietaria se observó con un aumento de 100 X y 400 X, seleccionando 40 campos al azar. Se clasificaron 15 ítems alimenticios para las dos especies en estudio organizadas en tres clases de tamaño (Tabla 1).

#### *Análisis estadístico*

Para detectar posibles diferencias en las abundancias de *A. torrens* y *S. (S.) annulicornis* intercuenca e intracuenca, se comparó mediante un ANOVA de dos factores y un test de Tukey como prueba *a posteriori* (Software STATICA 5.1).

Con el fin de determinar diferencias en los ítems alimenticios dentro y entre cuencas por especie, se realizó un análisis de similitud. Con la abundancia absoluta de ítems alimenticios por individuo transformada (raíz cuadrada) se obtuvo la matriz de similitud utilizando el índice de Bray Curtis (Clarke & Warwick 1994) y se aplicó

el análisis multivariado permutacional de variación (PERMANOVA) anidado separando alturas precordillera (a y b) y Valle (c) dentro de cada cuenca hidrográfica analizada. Este análisis multivariado permite determinar si hay diferencias significativas intracuenca o intercuenca, en términos de abundancia por ítems alimenticio. El porcentaje de similitud entre ítems alimenticios de las especies se determinó con el análisis de porcentaje de similitud (SIMPER).

Con el objetivo de establecer diferencias significativas en el consumo y cantidad de los ítems alimenticios entre *A. torrens* y *S. (S.) annulicornis* se aplicó el análisis de similitud (ANOSIM). Para el análisis de clasificación se construyó un dendrograma en términos de abundancia de ítems alimentarios por especie usando la técnica de ligamiento promedio no ponderado (Field *et al.* 1982) y se aplicó para el análisis de ordenación la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (MDS) (Ludwig & Reynolds, 1988), graficando los resultados en dos dimensiones. Todo ello se llevó a cabo mediante el paquete estadístico PRIMER 6 & PEMAANOVA + (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research).

## Resultados

### *Análisis de abundancia*

Durante el periodo de estudio las especies *A. torrens* y *S. (S.) annulicornis* presentaron las mayores abundancias de la comunidad de la Clase Insecta, representado el 14,88% y 9,73% respectivamente (Fig. 2). Los resultados de *A. torrens* muestran una disminución significativa de las abundancias en el sentido de la corriente ( $a > b$ ) (ANOVA dos factores;  $p < 0,001$ ), en todas las cuencas de estudio (Tukey:  $p < 0,001$ ). Si bien, la abundancia entre cuencas muestra una disminución al aumentar en el gradiente latitudinal (Choapa > Maipo > Maule), estos datos no presentan diferencias significativas (ANOVA dos factores;  $p > 0,001$ ) (Fig. 3A). En cambio, *S. (S.) annulicornis* presenta una abundancia homogénea desde la precordillera hasta el valle y entre las cuencas a través del gradiente latitudinal (ANOVA dos factores;  $p > 0,001$ ) (Fig. 3B).

### *Análisis hábitos alimentarios*

El análisis de similitud mostró diferencias significativas dentro de las cuencas (PERMANOVA; pseudo- $F = 192,96$ ;  $p < 0,001$ ), pero no entre cuencas (pseudo- $F = 0,554$ ;  $p > 0,687$ ) para la dieta de *A. torrens* (Tabla 2 y 3). El análisis de similitud porcentual (SIMPER) mostró que en la zona de precordillera (a) la dieta de *A. torrens* está constituida por un (41,7%) de MOF, (40%) MOUF y (14, 8%) de diatomeas ultrafinas, representado estos ítems el 93,1% de la similitud promedio. En

cambio, en la zona precordillerana (b) la representación del 93,4% de la similitud promedio de la dieta se encuentra explicada por un (16,9%) de MOF, (51,2%) MOUF, (17,6%) diatomeas ultrafinas y el (5,9%) de fluido ultrafinos (Tabla 4).

El análisis de similitud mostró para la dieta *S. (S.) annulicornis* el mismo patrón general que la especie *A. torrens*, con diferencias significativas dentro de las cuencas (PERMANOVA; pseudo- $F = 36,38$ ;  $p < 0,001$ ), pero no entre cuencas (pseudo- $F = 1,381$ ;  $p > 0,202$ ) (Tabla 5 y 6). Las diferencias entre alturas para *S. (S.) annulicornis* en ítems alimenticios estaría explicada por una similitud promedio de 86,2% para la zona precordillerana (a), los ítems que más contribuyen son la MOUF (30,4%) y MOF animal (20,5%). En el área de precordillera (b) el aporte de los ítems se modifica presentando una mayor contribución la MOF (25,2%), MOG animal (21,4%) y MOF animal (17%). Finalmente, en el área de valle (c) mostró mayor homogeneidad de los ítems alimenticios y un aumento en el consumo de MOG animal y vegetal explicada por una similitud promedio de 89,86% (Tabla 7).

Las especies *A. torrens* y *S. (S.) annulicornis* mostraron diferencias significativas en el consumo de los distintos ítems alimentarios (ANOSIM;  $R = 0,56$ ;  $p < 0,001$ ). El análisis de clasificación reitera los resultados del ANOSIM, separando los ítems de dieta de la especie *A. torrens* con un corte de 70% de similitud (Fig. 4). Esta separación se explica debido a que *A. torrens* consume de un 60% a 90% MOPF, MOPUF, bacteria y fluidos ultrafinos. A diferencia de *S. (S.) annulicornis* que presenta alto consumo de MOPG y remanente de invertebrados.

## Discusión

Este estudio demostró diferencias significativas en la ingesta de ítems alimenticios intracuenca e intercuenca entre *Andesiops torrens* y *Smicridea (Smicridea) annulicornis*. Los resultados indicaron que los estadios ninfales de *A. torrens* tienen una menor amplitud en la composición dietaria que los estadios larvales de *S. (S.) annulicornis* en toda el área de estudio. Además, existen diferencias significativas en el consumo y cantidad de los ítems alimentarios para *A. torrens* y *S. (S.) annulicornis* intracuenca efecto consistente que se repite, a través, de la cuencas hidrográficas en estudio, pero no así entre ellas.

El efemeróptero *A. torrens* es la especie más abundante de las zonas fluviales precordillerana de Chile Central, su composición dietaria mostró una alta afinidad por la materia orgánica particulada fina y ultrafina. Un patrón similar en ingesta de detritus fino se observa en efemerópteros de Australia (Cambell 1995) y Nueva Zelandia (Winterbourn *et al.* 1984). Estos grupos funcionales se han descrito, a través del contenido estomacal (Palmer 1993a), el comportamiento predominante de alimentación y la morfología bucal (Palmer 1993b). Específicamente, en experimentos naturales las especies de la familia Baetidae han sido clasificadas como colectoras-recogedoras (Tomanova *et al.* 2006) y como raspadora en investigaciones de laboratorio (Díaz & Albariño 2003). Según Miserendino (2007), en el área de la Patagonia Argentina el género *Andesiops* correspondería a la categoría trófica de colector-recogedor. Las investigaciones desarrolladas por Palmer *et al.* (1993a) y Tomanova *et al.* (2006), señalan que la afinidad de los taxones al detritus finos

indicaría la importancia de éste recurso alimentario y la actividad de colectores-recolectores en ecosistemas fluviales neotropicales de altura. De acuerdo a Winterbourn *et al.* (1984), los sistemas de montaña recibirían un continuo aporte de materia orgánica alóctona, que se descompondría a detritus fino. En este contexto, si *A. torrens* no efectúa procesos de selección dietaria, la presencia de detritus fino en el contenido estomacal, podría ser explicada por su alta disponibilidad en el hábitat de las zonas fluviales precordilleranas, en especial, los arroyos de aguas frías, correntosas y oxigenadas (Sabando, 2004). Con pendientes abruptas y cambios significativos de caudal en el régimen anual (Anexo Cap. 1 Fig 2 y 3; Tabla 1, 2 y 3).

Los estudios realizados por McShaffrey & McCafferty (1988) en la armadura bucal, señalan que las especies que cuentan con un conjunto de setas, que permita mover el material suelto serían colectores- recogedores y aquellas especies que presentan estructuras afiladas podrían remover las algas adheridas en las zonas bentónicas. Si bien, se han determinado categorías tróficas importantes poniendo énfasis en la morfología bucal y comportamiento para la obtención del alimento (McShaffrey & McCafferty 1988, Palmer *et al.* 1993b, Cummins & Merrit 1996), el análisis del contenido estomacal sería el que ha determinado la descripción de una taxa a un grupo funcional (Cummins 1973, 1974). En este sentido, de acuerdo al contenido dietario de *A. torrens*, correspondería a un colector-recogedor en las cuencas hidrográficas mediterráneas del Pacífico Sur, patrón que concuerda con las observaciones realizada en Los Andes bolivianos (Tomanova *et al.* 2006) y en la cordillera de la Patagonia Argentina (Miresendino 2007).

Las larvas de tricóptero se caracterizan por ser generalistas y solo pocas especies pertenecen a un solo nivel trófico (Tomanova *et al.* 2006). La composición dietaria del tricóptero *S. (S.) annulicornis* obtenida en las cuencas fluviales de Chile Central muestra una variedad de ítems alimentarios, que incluyen materia orgánica particulada ultrafina, fina y gruesa. Una dieta mixta de clorófitas, diatomeas, fragmentos vegetales y remanente de invertebrados caracterizan el espectro alimentario. Esta variabilidad concuerda con lo descrito para este género en Sudamérica (Terranova *et al.* 2006). Si bien, este género se ha señalado tradicionalmente como un colector-filtrador, por procesar esencialmente materia orgánica particulada fina (MOPF) y materia orgánica particulada ultrafina (MOPUF) (Palmer & O'Keefe 1992); en este caso el 28,9% corresponde a materia orgánica particulada gruesa (MOPG), compuesta de algas filamentosas, remanente de invertebrados y fragmentos vegetales, que coincide con lo encontrado en el ítem dietario de *Smicridea (S.) dithyra* en San Luis, Argentina (Gil *et al.* 2008). En la medida que, disminuye la altitud se observa un incremento en la variedad de los ítems alimentarios, específicamente en los remanentes de invertebrados y fragmentos vegetales. Este patrón alimenticio concuerda con lo encontrado en *Cheumatopsyche afra* (Hydropsychidae) en el Sur de África (Palmer 1993a).

Merrit & Cummins (1984) y Palmer & O'Keefe (1992) han descrito a *Smicridea* como colector-filtrador por utilizar redes de seda o partes del cuerpo en forma pasiva, que permiten atrapar la materia orgánica movida por la corriente o según Gallardo-Mayenco *et al.* (1998) resuspenden la materia orgánica del área bentónica y así filtran de forma activa con parte de su cuerpo y el manejo de redes de

seda. Este tipo de conducta producto de la construcción de "casas fijadas" al lecho del río de la familia Hydropsychidae, impide a estas especies movilizarse en busca de alimento. Esto hecho explicaría las diferencias significativas del contenido dietario para la especie *S. (S.) annulicornis* entre precordillera y valle de todas las cuencas fluviales del área mediterránea de Chile Central, lo mismo fue observado en *Macrotremum capense* (Hydropsychidae), donde la dieta se diferencia en el gradiente altitudinal de sistemas fluviales montañosos (Palmer 1993a). Por lo tanto, sistemas fluviales que presentan fuertes pendientes que repercuten en las condiciones del hábitat y disponibilidad de alimento, como es el caso de Chile producto de la cordillera de Los Andes, generarían importantes cambios en el hábito alimenticio de especies que presentan una baja vagilidad en sus estados inmaduros.

En síntesis, las diferencias en la composición dietaria en el gradiente altitudinal para las dos especies sugieren su adaptación a sistemas con variaciones significativas en el régimen hidrológico, evitando de esta forma la deriva. La homogeneidad de la abundancia de *Smicridea (S.) annulicornis* a través del gradiente altitudinal y latitudinal, podría ser explicada por su mayor espectro en la obtención de recursos alimentarios.

## Referencias

Blanchard E (1851) Tricópteros. In: *Historia física y política de Chile* (Ed Gay C), pp. 135-142. Zoologie. Maulde & Renou Press, Paris.

Cambell IC (1985) Dietary habits of Australian siphonurid and olineuriid ephemeropteran nymphs. *Vehandelungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewendte Limnologie*, **22**, 3250-3259.

Camousseight A (2001) Ephemeroptera (Insecta) de Chile su conocimiento actual. *Boletín del Museo de Historia Natural, Chile*, **50**, 121-137.

Clarke KR & RM Warwick (1994) *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Natural Environmental Research Council, Plymouth Marine Laboratory, Inglaterra.

Cummins KW (1973) Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, **18**, 183-206.

Cummins KM (1974) Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, **24**, 631-641.

Cummins KW (1995) Invertebrates. In: *The Rivers Handbook*. (Eds P Calow & GE Petts), pp. 234-250. Blackwell Scientific, Oxford.

Cummins KW & RW Merritt (1996) Ecology and distribution of aquatic insects. In: *An introduction to the Aquatic Insects of North America* (Eds Merritt RW & KW Cummins), pp. 74–86. Third edition Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.

di Castri F & R Hajek (1976) Bioclimatología de Chile. Editorial Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Díaz V & RJ Albariño (1999) Feeding habit of *Notoperla archiplatae* (Plecoptera) larvae in a North Patagonia Andean stream, Argentina. *Hydrobiologia*, **412**, 43-52.

Díaz V & RJ Albariño (2003) Algal ingestion and digestion by two ephemeropteran larvae from a Patagonian Andean stream. In: *Research update on Ephemeroptera & Plecoptera* (Ed Elda Gaino), pp. 468-475. Università di Perugia, Italia.

Estrada P, Peñaloza R, Pellizzari M, Morales N, Molina M & H Silva (2006) Análisis de Comunidades de Insectos bentónicos en un río precordillerano: río Clarillo (Chile: Central). *Acta Zoológica Lilloana*, **50**, 3-14.

Field JG, Clarke KR & RM Warwick (1982) A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, **8**, 37-52.

Flint OS (1989) Studies of Neotropical caddis flies, XXXIX: The Genus *Smicridea* in the Chilean subregion (Trichoptera: Hydropsychidae). *Smithsonian contributions to Zoology*, **472**, 1-45.

Gallardo-Mayenco A, Prenda, J & J Toja (1998) Spatio - Temporal distribution and ecological preferentes of coexisting Hydropsychid Species (Trichoptera) in two Mediterranean River Basins (S Spain). *International review of hydrobiology*, **83**, 123-134.

Gil MA, Tripole S & EA Vallenia (2008) Feeding habits of *Smicridea (Rhyacophylax) dithyra* Flint 1974 (Trichoptera: Hydropsychidae) larvae in the Los Molles stream (San Luis - Argentina). *Acta Limnologica Brasiliensia*, **20**, 1-4.

Giller PS & B Malmqvist (1998) The biology of streams and rivers. Oxford University Press, New York.

Hynes HBN (1961) The invertebrates fauna of a welsh mountain stream. *Archives of Hydrobiology*, **57**, 344-388.

Ludwig JA & JF Reynolds (1988) Statistical ecology: a primer on methods and computing. John Wiley and Sons. Nueva York.

Lugo-Ortiz CR & WP McCafferty (1999) Three new genera of small minnow mayflies (Insecta: Ephemeroptera: Baetidae) from the Andes and Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **34**, 88-104.

Merritt RW & KW Cummins (1984) An introduction to the Aquatic of North America. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa.

Miserendino ML (2007) Macroinvertebrate functional organization and water quality in a large arid river from Patagonia (Argentina). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, **43**, 133-145.

Miserendino ML & LA Pizzolón (2003) Distribution of macroinvertebrate assemblages in the Azul-Quemquemtreu river basin, Patagonia, Argentina. *New Zealand Journal Marine Freshwater*, **37**, 525-539.

Miserendino ML & LA Pizzolón (2004). Interactive effects of basin features and land use change on macroinvertebrate communities of headwater streams in the Patagonian Andes. *River Research & Application*, **20**, 967-982.

Niemeyer H & P Cereceda (1984) Hidrografía. Geografía de Chile. Tomo VIII. Instituto Geográfico Militar. Chile.

Nieto C (2004) South American *Baetidae* (Ephemeroptera): A new generic synonymy. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **39**, 95-101.

Palmer CG & JH O’Keeffe (1992) Feeding patterns of four macroinvertebrate taxa in the headwaters of the Buffalo River, Eastern Cape. *Hydrobiologia*, **228**, 157-173.

Palmer C, O’Keeffe J, Palmer A, Dunne T & S Radloff (1993a) Macroinvertebrate functional feeding groups in the middle and lower reaches of the Buffalo River, Eastern Cape, South Africa. I. Dietary variability. *Freshwater Biology*, **29**, 441- 453.

Palmer C, O’Keeffe J & A Palmer (1993b) Macroinvertebrate functional feeding groups in the middle and lower reaches of the Buffalo River, Eastern Cape, South Africa. II. Functional morphology and behaviour. *Freshwater Biology*, **29**, 455-462.

Reynaga MC & P Rueda (2009) Trophic analysis of two species of Atopsyche (Trichoptera: Hydrobiosidae). *Limnologica*, **40**, 61-66.

Sabando MC (2004) *Análisis funcional de las comunidades bentónicas en un tramo altitudinal de río Clarillo (Pirque)*. Tesis para optar al grado de Licenciado en Biología. Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación. Santiago, Chile.

Sganga JV & MS Fontanarrosa (2006) Contribution to the knowledge of the preimaginal stages of the genus *Smicridea* McLachlan in South America (Trichoptera: Hydropsychidae: Smicrideinae). *Zootaxa*, **1258**, 1-15.

Surber EW (1937) Rainbow trout and bottom fauna production in one mile stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **66**, 193-202.

Tomanova S, Goitia E & J Helesic (2006) Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, **556**, 251-264

Ward JV (1992) *Aquatic insect ecology*. John Wiley & Sons, Inc. New York-London.

Williams D & B Felmate (1994) *Aquatic Insects*. CAB International. Redwood Books Ltd. Wallingford U.K.

Winterbourn MJ, Cowie B & JS Rounick (1984) Food resources and ingestion patterns of insects along a west coast South Island river system. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **18**, 379-388.

**Tabla 1** Ítems alimentarios de *Andesiops torrens* y *Smicridea (Smicridea) annulicornis* organizados por tamaño de las partículas.

Materia orgánica ultrafina (MOUF) 0.5 - 50 µm	Materia orgánica fina (MOF) 50 - 1000 µm	Materia orgánica gruesa (MOG) > 1000 µm
MOUF (indeterminado)	MOF (indeterminado)	Diatomeas MOF
Fluidos MOUF	Clorófitas MOF	Clorófitas MOG
Bacterias MOUF	Remanente vegetal MOF	Remanente vegetal MOG
Diatomeas MOUF	Remanente Animal MOF	Remanente Animal MOG
Clorófitas MOUF		
Remanente vegetal MOUF		
Remanente Animal MOUF		

**Tabla 2** Valores obtenidos del análisis multivariado permutacional de variación PERMANOVA para los ítems alimenticios de *Andesiops torrens* en el área de precordillera (a y b) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Fuente de Variación	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	Componente de Variación	Pseudo-F	P
Cuenca	2	6826,8	3413,4	273,72	0,55497	0,687
Altura (Cuenca)	3	18452	6150,6	1223,7	192,96	0,001
Total	29	26044				

**Tabla 3** Prueba *a posteriori* del análisis PERMANOVA y sus respectivos *P*-valores obtenidos para los ítems alimenticios de *Andesiops torrens* en el área de precordillera (a y b) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Cuenca	Grupo	Altitud	Significancia	<i>P</i>
Choapa	a-b	19,987	0,008	
Maipo	a-b	10,297	0,012	
Maule	a-b	12,893	0,008	

**Tabla 4** Análisis de similitud porcentual (SIMPER) de *Andesiops torrens* por altura.

	Altitud (a) Promedio de Similitud (93,15%)			Altitud (b) Promedio de Similitud (93,46%)		
	Promedio Similitud	SD Similitud	%Contribución	Promedio Similitud	SD Similitud	%Contribución
MOF	38,84	3,16	41,70	16,46	3,00	16,93
MOUF	37,31	2,13	40,06	47,88	1,63	51,23
Diatomea MOUF	13,79	1,21	14,80	16,46	1,64	17,62
Fluidos MOUF	---	---	---	5,59	0,69	5,98

**Tabla 5** Valores obtenidos del análisis multivariado permutacional de variación PERMANOVA para los ítems alimenticios de *Smicridea (Smicridea) annulicornis* en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

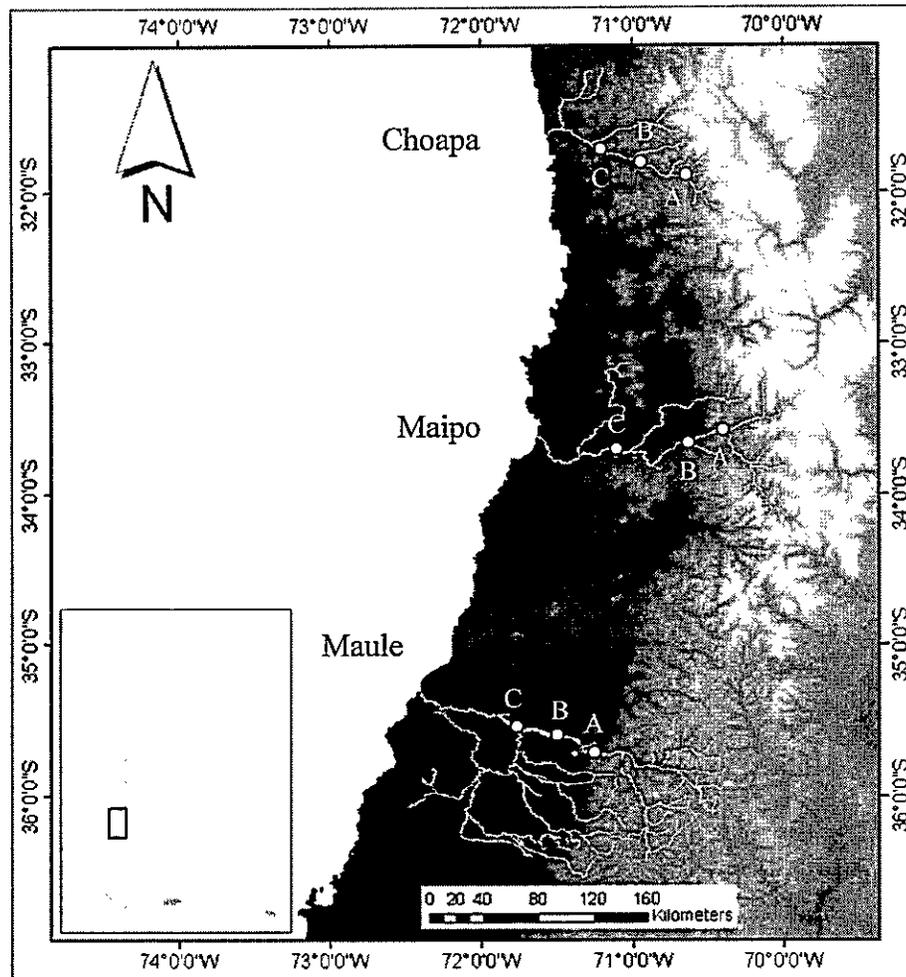
Fuente de Variación	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	Componente de Variación	Pseudo-F	P
Cuenca	2	31964	15982	294,11	1,3813	0,202
Altura (Cuenca)	6	69421	11570	2250,4	36,38	0,001
Total	44	1,1283E5				

**Tabla 6** Prueba *a posteriori* del análisis PERMANOVA y sus respectivos *P*-valores obtenidos para los ítems alimenticios de *Smicridea (Smicridea) annulicornis* en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

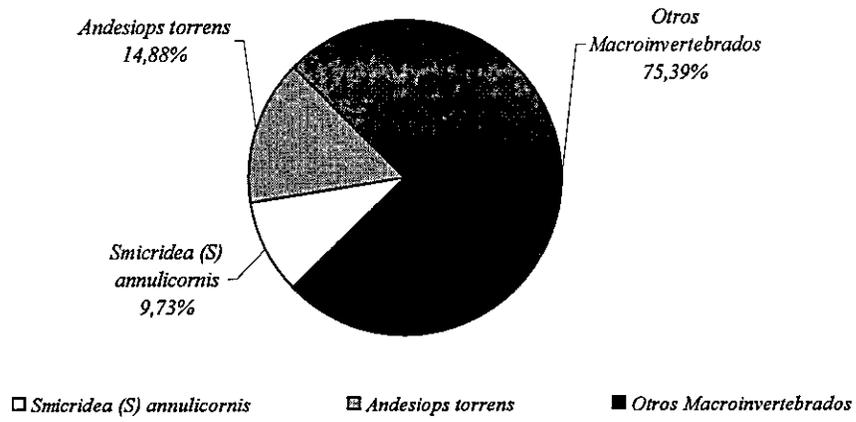
Cuenca	Grupo	Altitud	Significancia	<i>P</i>
Choapa	a,b	6,1545		0,006
	a,c	39,135		0,008
	b,c	4,0253		0,008
Maipo	a,b	3,3141		0,012
	a,c	3,8526		0,014
	b,c	9,3921		0,010
Maule	a,b	5,3343		0,011
	a,c	23,5		0,008
	b,c	5,6876		0,007

**Tabla 7** Análisis de similitud porcentual (SIMPER) de *Smicridea (Smicridea) annulicornis* por altura.

	Altura (a) Promedio de Similitud (86,24%)			Altura (b) Promedio de Similitud (77,57%)			Altura (c) Promedio de Similitud (89,86%)		
	Promedio Similitud	SD Sim.	% Contrib.	Promedio Similitud	SD Sim.	% Contrib.	Promedio Similitud	SD Sim.	% Contrib.
	Fluidos	---	---	---	---	---	---	6,28	1,34
MOUF									
MOUF	26,27	0,78	30,46	2,65	1,00	3,41	10,51	0,84	11,69
MOF	5,01	1,38	5,81	19,59	0,63	25,26	14,67	1,01	16,33
Animal	---	---	---	16,63	1,00	21,43	22,85	0,69	25,43
MOG									
Animal	17,70	1,43	20,53	13,25	0,69	17,08	9,28	1,11	10,33
MOF									
Vegetal	---	---	---	---	---	---	4,64	0,62	5,16
MOG									
Vegetal	10,57	1,03	12,26	7,51	0,80	9,68	---	---	---
MOF									
Clorofita	---	---	---	4,95	0,49	6,37	---	---	---
MOG									
Clorófitas	8,33	1,04	9,65	7,54	1,01	9,72	7,70	1,00	8,57
MOF									
Clorófitas	---	---	---	---	---	---	8,78	0,85	9,77
MOUF									
Diatomea	8,16	1,31	9,46	---	---	---	---	---	---
MOF									
Diatomea	4,83	0,83	5,60	---	---	---	---	---	---
MOUF									



**Figura 1** Ubicaciones geográficas de las Cuencas fluviales de Choapa, Maipo y Maule con sus respectivos sitios de muestreos.



**Figura 2** Abundancia porcentual de *Smicridea (Smicridea) annulicornis* y *Andesiops torrens* de las cuencas hidrográficas Choapa, Maipo y Maule.

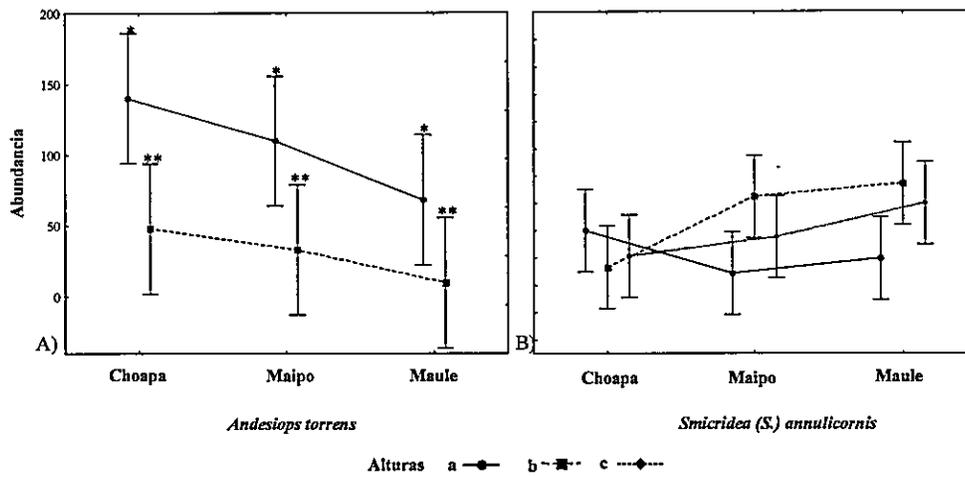
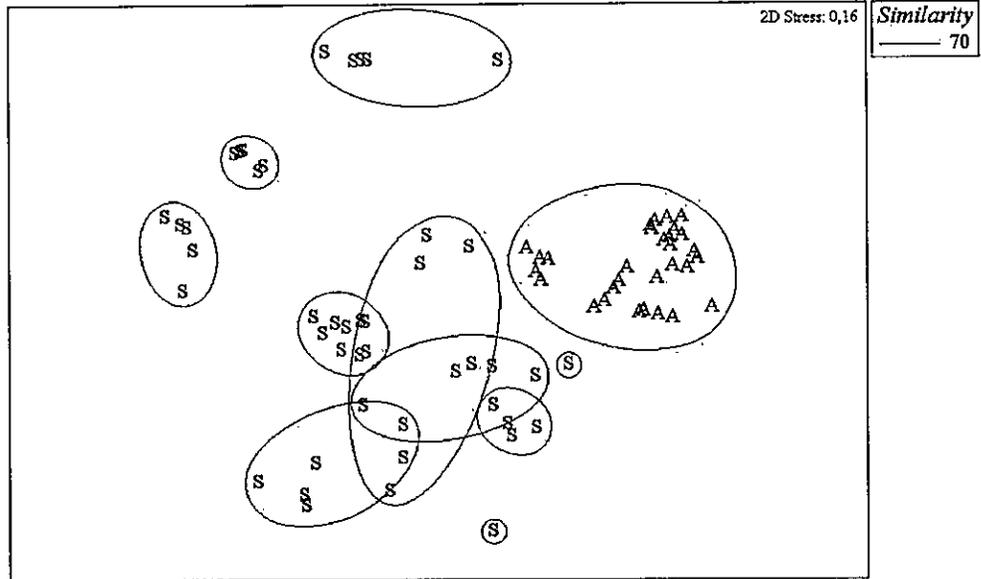


Figura 3 Abundancia en el gradiente latitudinal y altitudinal (a y b) precordillera y (c) valle de A) *Andesiops torrens* y B) *Smicridea (Smicridea) annulicornis* durante el periodo de estudio. Las barras de error corresponden a IC 95%. El número de asteriscos denotan diferencias significativas entre alturas (prueba de Tukey;  $P < 0,05$ ).



**Figura 4** Análisis no métrico de escalamiento multidimensional (MDS) de Bray-Curtis para los ítems alimentarios de *Andesiops torrens* (A) y *Smicridea (Smicridea) annulicornis* (S), con un stress de 0,16.

## Capítulo 3

Estructura genética espacial de las poblaciones de *Smicridea*  
(*Smicridea*) *annulicornis* (Trichoptera: Hydropsychidae) y  
*Andesiops torrens* (Ephemeroptera: Baetidae) en cuencas  
fluviales mediterráneas de Chile Central

## Resumen

1. La estructura genética de las poblaciones de organismos dulceacuícolas se relaciona directamente con el potencial de dispersión de cada especie y las barreras geográficas impuestas por el paisaje. Estas características afectan directamente la dinámica poblacional e indirectamente la estructura comunitaria.

2. La zona central de Chile posee cuencas hidrográficas caracterizadas por pendientes abruptas, fuertes corrientes y cordones montañosos transversales, lo cual impone barreras físicas a las poblaciones naturales que ahí habitan. El objetivo de este estudio fue determinar la estructura genético-poblacional de dos especies de insectos acuáticos más importantes en abundancia: el tricóptero *S. (S.) annulicornis* y el efemeróptero *Andesiops torrens*. El análisis de la estructura poblacional se realizó, utilizando el gen COI del ADNmt y AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism), en organismos ubicados en un gradiente latitudinal mediterráneo, entre los 31° y 36° S.

3. Ambas especies mostraron diferente estructura poblacional. En *S. (S.) annulicornis* se observó diferencias dentro y entre cuencas, lo que da cuenta de una baja dispersión entre los diferentes sitios estudiados. Además, se observan diferentes haplotipos del gen COI en cada cuenca y un aislamiento por distancia significativo. En el caso de *A. torrens*, no se detectó diferencias significativas entre cuencas, por lo que se estima que esta especie posee un mayor potencial de dispersión. *A. torrens*

presentó haplotipos compartidos en todas las cuencas y el aislamiento por distancia fue significativo solamente para la variabilidad de haplotipos del gen COI.

4. Los resultados indican que los cordones montañosos transversales, que separan cada cuenca, no afectan de igual forma los procesos de dispersión de las especies *S. (S.) annulicornis* y *A. torrens*. Finalmente, la estructuración poblacional dentro de las cuencas sugiere una adaptación de estas especies a la pendiente abrupta y variación del caudal impuesta por un gradiente hídrico en el área mediterránea del Pacífico Sur.

Palabras claves: AFLP, estructura genética, efemeróptero, tricóptero, ADNmt, cuencas fluviales mediterráneas.

## Introducción

Determinar como se conectan y estructuran espacialmente las poblaciones dentro del área geográfica de una especie, es clave para entender las dinámicas poblacionales. El grado de conexión de las poblaciones naturales depende de la capacidad de dispersión de cada una de las especies y las barreras impuestas por la topografía del lugar (Malmqvist 2002, Hughes 2007). Específicamente, los sistemas lóticos imponen límites a la dispersión de los organismos y la variabilidad genética de ellos (Suren 1994, Schmidt *et al.* 1995, Power & Dietrich 2002, Ward *et al.* 2002, Winterbourn *et al.* 2007), pudiendo existir estructuras poblacionales acordes a la formación y separación de cada cuenca (Bermingham & Martin 1998, Bernatchez & Wilson 1998, Pollux 2009). En este tipo de sistemas es posible encontrar especies que presentan diferente capacidad de vagilidad, existiendo desde organismos con muy limitada dispersión (e.g., moluscos) hasta organismos capaces de dispersar entre diferentes cuencas (e.g., peces, insectos) (Bilton *et al.* 2001, Myers *et al.* 2001, Zickovich & Bohonak 2007). Según Minshall (1988) la movilidad y ciclos de vida de los organismos estarían determinados por la magnitud, frecuencia y duración de las perturbaciones producidas por la corriente. Por tal motivo, para entender los grados de conexión de las poblaciones, se requiere establecer medidas ajustadas para cada componente de la comunidad y la influencia de las características geográficas de cada lugar, que generan diferentes grados de perturbación al sistema.

La Clase Insecta se encuentra entre los grupos más conspicuos en arroyos y ríos (Giller & Malmqvist 1998). Presentado una alta riqueza de especies, abundancia

y ejerciendo una función trófica fundamental en los sistemas lóticos (Usinger 1963, Cummins 1988, Culp *et al.* 2005). Estas características explican las investigaciones realizadas acerca de la conectividad y dispersión en este tipo de organismos. Una gran parte de los estados juveniles de los insectos son acuáticos. Mientras que los adultos con una esperanza de vida corta y diferentes grados de desplazamiento aéreo son terrestres (Miller *et al.* 2002, Hughes 2007, Winterbourn *et al.* 2007). La “hipótesis ciclos colonización” propone que los desplazamientos de los estadios larvarios permiten la dispersión río abajo dentro de cada cuenca, en tanto, los estadios adultos tendrían el potencial de compensación río arriba (Müller 1982, Elliot 2002, Caudill 2003).

Una estimación directa de dispersión y grado de conexión entre grupos de insectos separados espacialmente resulta ser dificultosa (Bilton *et al.* 2001, Johnson & Horvitz 2005). Estimaciones indirectas usando diferentes tipos de marcadores moleculares han mostrado una alta consistencia con las observaciones directas (Freeland *et al.* 2003, Zickovich & Bohonak 2007). Estos análisis indican la existencia de poblaciones altamente conectadas, debido a la dispersión de los adultos (Miller *et al.* 2002, Monaghan *et al.* 2002). Mientras que otros grupos de insectos acuáticos presentan escasos desplazamientos (Wishart & Hughes 2003), asociado a la limitación impuesta por barreras geográficas (Hughes *et al.* 1999). Se hace notar que la existencia de alas no garantiza una alta dispersión (Galacatos 2002). En general, la topografía y el movimiento de los insectos acuáticos en sus estados adultos, pueden influir en la distribución espacial y la variación genética de las poblaciones de los insectos lóticos (Miller *et al.* 2002).

A nivel global, una visión integrada de América del Sur señala a la cordillera de los Andes con una morfología de territorio particular. El lado oeste de los Andes de Chile Central presenta valles transversales y ríos torrentosos que alcanzan el Pacífico. El relieve abrupto, de laderas escarpadas, con altitudes de 5.000 msnm, hacen de esta zona una de las más altas de la cordillera. Con una fuerte estacionalidad, la cordillera acumula grandes cantidades de agua en forma de nieve y hielo durante el invierno, que luego, al producirse el deshielo, escurre a través de los valles. Los ríos presentan una marcada conducta torrencial con una gran capacidad de arrastre de partículas (Solbrig *et al.* 1984). De este modo, los ríos presentan caudales irregulares en el ciclo anual, que repercute en la disponibilidad de hábitat para la biota (Reice 1985, Resh *et al.* 1988). Se estima que estos ríos se separaron completamente hace 8.5 Ma con la formación de la cordillera de los Andes (Charrier *et al.* 2007, Charrier & Farias 2008, Farias *et al.* 2008). Además, la formación de los cordones montañosos perpendiculares a la Cordillera separa cada cuenca fluvial (Romero 1985). Según di Castri & Hajek (1976) esta zona pertenece al territorio chileno con tendencia mediterránea, subdividida desde el punto de vista hídrico, en la región árida, semiárida y subhúmeda. Esto permite la existencia de una vegetación que varía desde el tipo arbustivo-espinoso hasta bosque esclerófilo.

Estas condiciones hacen al margen Oeste de la cordillera de los Andes, particularmente interesante para examinar la estructuración espacial de la variación genética de las poblaciones de organismos asociados a sistemas lóticos. Las altas montañas, la variación en la corriente y la escasa vegetación, hacen pensar que las especies de insectos, podrían estar restringidas en su dispersión dentro y entre cada

cuenca. En esta zona se encuentran dos especies neotropicales con amplia distribución geográfica en el gradiente latitudinal y altitudinal: *Andesiops torrens* (Lugo-Ortiz & McCafferty 1999) y *Smicridea (Smicridea) annulicornis* (Blanchard 1851) (Flint 1989, Camousseight 2001, Rojas 2006). Los estados preimagales de estas especies habitan en las áreas rítronicas de rápidos y pozas; destacan por su abundancia y categoría trófica como colector-filtrador *S. (S.) annulicornis* y *A. torrens* colector-recogedor (Capítulo. 2). En sus estados adultos se dispersan en gran número durante el periodo de primavera (Flint 1989, Domínguez *et al.* 2009, Angrisano & Sganga 2009).

El objetivo de esta investigación fue comparar la estructuración genética poblacional del efemeróptero *A. torrens* y el tricóptero *S. (S.) annulicornis*, que habitan los ríos del área mediterránea de Chile Central. Mediante la variación de los marcadores de la región del COI y AFLP se estudiaron tres cuencas fluviales y tres sitios diferentes a lo largo de ellas, para comprender el nivel donde estas especies mostraban estructuración poblacional. En los sistemas fluviales del área mediterránea de Chile Central que presentan flujos torrenciales, caudales irregulares y un relieve abrupto producto de su carácter andino, ambas especies podrían mostrar un bajo flujo genético pesentando una estructuración población entre y dentro de cuencas fluviales.

## Métodos

### *Sitios de Muestreo*

Este estudio se realizó en un gradiente latitudinal, comprendiendo la zona mediterránea árida, semiárida y subhúmeda en Chile Central, abarcando tres cuenca hidrográficas: Choapa, Maipo y Maule (Fig.1) (di Castri & Hajek 1976). Las muestras fueron tomadas en tres sitios a lo largo del gradiente altitudinal entre precordillera y valle, consecutivamente entre el periodo primaveral y estival del año 2007. Para la especie *A. torrens*, solo se analizaron 2 sitios por cuenca, correspondientes al tramo precordillerano (A y B). Las ubicaciones geográficas de los sitios de estudio y los tamaños muestrales se muestran en la Figura 1 y la Tabla 1, respectivamente.

### *Procedimiento de muestreo, identificación individual y extracción de ADN*

Para la recolección de los estados inmaduros de la clase Insecta en estudio, se utilizó una red Surber (Surber 1937), siguiendo el protocolo de Hynes (1961). Los organismos recolectados fueron conservados en alcohol al 95% hasta su análisis. A partir de estas muestras se seleccionaron al azar los organismos para el análisis molecular, identificando los individuos de *S. (S.) annulicornis* utilizando la caracterización morfológica de las larvas descritas por Sganga & Fontanarrosa (2006) y los ejemplares de *A. torrens* siguiendo las claves de Nieto (2004).

Para el estudio genético se analizó un total de 210 *S. (S.) annulicornis* y 149 *A. torrens*. Considerando el tamaño de los individuos muestreados y la necesidad de obtener ADN de buena calidad para los análisis, cada ejemplar fue disectado, conservando sólo el tejido muscular para el análisis molecular. El ADN genómico total fue extraído mediante el método de extracción de sal descrito por Aljanabi & Martínez (1997) y almacenados a -20 °C en 50 µL de agua hasta el análisis.

#### *Amplificación COI*

Una sección de la subunidad 1 de citocromo oxidasa c (COI) fue amplificado utilizando los partidores y el protocolo descrito para insectos por Simon et al. (1994). Los productos del PCR se purificaron usando las columnas de QIAQuick (QIAGEN, Canadá) y la secuenciación se realizó en la empresa Macrogen Inc (www.macrogen.com). Posteriormente, las secuencias fueron alineadas visualmente usando el programa de ProSeq (Filatov, 2002) y revisadas mediante el servicio en línea Multalign (Corpet, 1988). Todas las secuencias obtenidas fueron publicadas en GenBank con los siguientes números de ingreso: *S. (S.) annulicornis*: GU176003 a GU176039 y *A. torrens*: GU175985 a GU176002.

#### *Amplificación AFLP*

Para la amplificación de fragmentos AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) se utilizó el protocolo descrito por Vos et al. (1995). Se usó dos combinaciones de partidores selectivos (*EcoRI*-ACT/*MseI*-CTT y *EcoRI*-ACC/

*MseI*-CTC) con el partidor *MseI* marcado con el fluoróforo FAM y VIC respectivamente. Los productos del PCR fueron enviados a la empresa Macrogen Inc (www.macrogen.com), la cual utiliza secuenciadores capilares ABI para la visualización de los fragmentos. Los tamaños de los alelos se estimaron contra el estándar de LIZ500 en el software de Peak Scanner (Applied Biosystems Inc). En el análisis se utilizaron sólo los picos que presentaron mayor claridad y constancia, entre 75 y 500 bp, codificando como 1/0 para indicar la presencia/ausencia de cada fragmento en cada individuo. Para evitar posibles errores en el conteo, se utilizaron solo los loci que presentaron más del 1% y menos del 99% de poliformismo. Para verificar posible contaminación entre muestras, se usó controles negativos y para comprobar repetitividad se amplificó algunos individuos en diferentes oportunidades. Debido al pequeño tamaño de las muestras, no fue posible verificar el efecto de la extracción en la variación de los fragmentos.

#### *Análisis estadístico*

Para el gen COI, se calculó el número de haplotipos, de sitios polimórficos y de diversidad de nucleótidos para cada sitio usando el software DnaSP 4.9 (Rozas *et al.* 2003). Para visualizar los pasos mutacionales y las diferencias en la composición de haplotipos se construyó una red de haplotipos utilizando el algoritmo de uniones medias (median joining) implementado en el software Network (Bandelt *et al.* 1999).

Para determinar las diferencias del gen COI y los marcadores de AFLP, dentro y entre cuencas hidrográficas, un análisis jerárquico de variación molecular

(AMOVA) se realizó con el programa Arlequin versión 3.0 (Excoffier *et al.* 2005). Utilizando los sitios anidados dentro de las cuencas hidrográficas, probamos la hipótesis nula, de no asociación de la estructuración genética a la distancia geográfica entre sitios y entre las cuencas fluviales. En los casos, donde el AMOVA mostró diferencias significativas, se evaluaron las comparaciones pareadas de  $F_{ST}$  y la significancia fue evaluada usando 10000 permutaciones y un nivel de significancia de  $\alpha = 0,05$  con el mismo software.

Para evaluar el nivel de estructuración de las poblaciones se utilizó el método bayesiano descrito por Pritchard *et al.* (2000), implementado en el programa STRUCTURE (Falush *et al.* 2007). Sin considerar la procedencia de las muestras, STRUCTURE determina probabilísticamente el número de poblaciones a partir de total de individuos analizados. Siguiendo las recomendaciones del autor para el análisis de marcadores moleculares dominantes, se estimó desde  $K = 1$  a  $K = 12$  para cada especie, realizando tres veces cada análisis, con el fin de controlar posibles variaciones entre corridas. Utilizamos para cada k-análisis un burn-in y un after-burnin de 100000 iteraciones cada una y la probabilidad logarítmica ( $\ln P(X|K)$ ) para inferir número de poblaciones.

Finalmente se evaluó el efecto geográfico en la dispersión de las especies. Al contrastar una distancia geográfica y valores pareados de  $F_{ST}$  obtenidos con marcadores moleculares podemos determinar si existe un aislamiento debido a la distancia (IBD). Para probar esto, se utilizó el test de Mantel (Mantel 1967) implementado en el programa GENETIX (Belkhir *et al.* 1996-2004). La significancia

estadística de esta correlación se estimó con el test de permutaciones (10000 permutaciones) implementado en el mismo programa.

## Resultados

### *Análisis con COI*

De un total de 210 individuos, se logró obtener buenas secuencias del gen COI en 185 individuos con un largo de 474 pares de bases (bp) secuenciadas. De estos 185 individuos de *S. (S.) annulicornis* analizados, se observaron 36 haplotipos únicos de (Tabla 1) y no se detectaron inserciones o deleciones. La tasa de transición/transversión fue 26:5 y los sitios polimórficos variaron entre 1 (Choapa A) y 9 (Choapa C y Maipo A) y la diversidad de nucleótidos de  $\pi = 0.11$  (Choapa A) a  $\pi = 2.03$  (Choapa C) (Tabla 1).

Para *A. torrens*, se obtuvieron 109 secuencias de los 149 individuos analizados. Las secuencias de 472 bp mostraron la presencia de 15 haplotipos. No se detectó inserciones o deleciones y la tasa de transición/transversión fue 24:8. Los sitios polimórficos variación entre 1 (Choapa A y B) a 25 (Maule A) y la diversidad de nucleótidos de  $\pi = 0,38$  en Maipo A a  $\pi = 2,74$  en el Maule B (Tabla 1).

Utilizando todas las muestras, el análisis AMOVA mostró diferencias en las frecuencias de haplotipos en ambas especies (Tabla 2). Para *S. (S.) annulicornis*, se observan diferencias entre y dentro de cada cuenca, siendo evidente las diferencias entre cuencas, las cuales no comparten haplotipos (Fig. 2). Al utilizar un  $\alpha = 0.05$ , el análisis pareados de  $F_{ST}$  mostró diferencias significativas entre todos los sitios ubicados dentro de la cuenca del Choapa ( $P < 0.05$ ), entre Maipo A y B ( $F_{ST} = 0.156$ ,

$P < 0.001$ ), Maipo A y C ( $F_{ST} = 0.083$   $P = 0.02$ ) y Maule A y C ( $F_{ST} = 0.103$ ,  $P = 0.02$ ) (Tabla 3).

A diferencia de lo observado en *S. (S.) annulicornis*, *A. torrens* presentó menor número de haplotipos y los dos de mayor frecuencia fueron compartidos por individuos provenientes desde las tres cuencas (Fig. 3). El análisis jerárquico indicó que no existen diferencias significativas entre las cuencas ( $F_{CT} = 0.069$ ,  $P = 0.262$ ), pero sí entre los sitios ubicados dentro de las cuencas ( $F_{SC} = 0.245$ ,  $P < 0.001$ , Tabla 2). Dentro de esta última fuente de variación se observó diferencias significativas sólo entre los sitios ubicados dentro de la cuenca del río Maule ( $F_{ST} = 0.225$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 4).

El test de Mantel, muestra similares resultados para ambas especies, observándose una relación significativa entre la distancia geográfica y la diferencia genética expresada con el índice  $F_{ST}$  (Fig. 4A y B).

#### *Análisis con marcadores AFLP*

Se logró amplificar buenos fragmentos AFLP en los 210 individuos de *S. (S.) annulicornis* analizados. Se obtuvo un total de 534 loci AFLP, seleccionándose 383 polimórficos para los análisis. El análisis jerárquico de la varianza molecular mostró diferencias significativas en todos los niveles de estructuración, evidenciando que el 13.39% de la varianza total es explicada por la diferencia entre cuencas (Tabla 5). El análisis pareado de  $F_{ST}$  muestra diferencias altamente significativas entre todos los

sitios con excepción de Choapa B y Choapa C ( $F_{ST} = 0.063$   $P = 0.107$ ; Tabla 6). El análisis bayesiano, realizado con el programa STRUCTURE, indica un  $K = 10$  ( $P = 0.99$ ) como el número más probable de poblaciones. Esto indica que existe una alta estructuración espacial, detectando un mayor número poblaciones que el total de grupos analizados ( $n = 9$ ).

En el caso de *A. torrens* se logró amplificar 544 loci AFLP en 119 individuos, seleccionando 302 loci polimórficos para los análisis. El análisis de la varianza molecular mostró resultados similares a los obtenidos para el gen COI en la misma especie, con diferencias significativas dentro de las cuencas ( $F_{SC} = 0.038$ ,  $P < 0.001$ ) pero no entre las cuencas ( $F_{CT} = 0.063$ ,  $P = 0.069$ , Tabla 5). Dentro de las cuencas, se observó diferencias entre los sitios ubicados en Choapa ( $F_{ST} = 0.052$ ,  $P < 0.001$ ), Maipo ( $F_{ST} = 0.023$ ,  $P = 0.049$ ) y Maule ( $F_{ST} = 0.033$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 7). El análisis bayesiano indica que  $K = 3$  ( $P = 0.80$ ) es el número más probable de poblaciones dentro del total de muestras analizadas, siendo este valor tres veces menor al observado para *S. (S.) annulicornis*. Al explorar la asignación de individuo realizado por el programa STRUCTURE se observa que no existe una relación clara de una agrupación de individuos de una misma localidad.

Finalmente, el test de Mantel muestra resultados diferentes para cada especie estudiada. *S. (S.) annulicornis* presentó un marcado patrón de aislamiento por la distancia (Fig. 4C) y *A. torrens* mostró un patrón no significativo dado los bajos valores de  $F_{ST}$  observados en las diferentes distancias geográficas analizadas (Fig. 4D).

## Discusión

El objetivo principal de este estudio fue determinar la estructura poblacional dentro y entre cuencas en dos especies de insectos de sistemas lóticos de la zona mediterránea de Chile Central. Como lo evidenció la variabilidad del sector COI del ADNmt y los marcadores AFLP, existen diferencias entre las dos especies estudiadas, observándose una mayor estructuración espacial en el tricóptero *S. (S.) annulicornis*.

El tricóptero *S. (S.) annulicornis* es una de las especies más omnipresentes de Chile. Se distribuye desde el Sur del desierto de Atacama (28° S) hasta la Región de Aysén (45° S). Al mismo tiempo, esta especie abarca el gradiente altitudinal de Los Andes, comprendiendo las áreas de cordillera, precordillera y valle (Flint 1989). Si bien, esta especie tiene una amplia distribución, los análisis genéticos muestran una alta estructuración poblacional intracuenca e intercuenca. Se observó frecuencias de alelos (en AFLP) y haplotipos (gen COI) diferentes para gran parte de los sitios analizados, sugiriendo la existencia de una baja conectividad, potencialmente en el estado larval y en el estado adulto. Otras evidencias en tricópteros muestran contrastantes patrones de estructuración espacial de las poblaciones. Utilizando variación aloenzimática y RAPD, se describió patrones a pequeña escala en *Helicopsyche borealis* del Norte de California y *H. orientalis* del Este japonés, respectivamente (Jackson & Resh 1992, Watanabe *et al.* 2008). Por otro lado, existen evidencias de especies que presentan una estructuración poblacional sólo a mayor escala espacial (>20 km aprox.). Algunos ejemplos son *Tasiagma ciliata* desde el Bosque Lluvioso del Sur-Este de Australia, *Orthopsyche fimbriata* del Centro-Oeste

de Nueva Zelanda y *Plectrocnemia conspersa* a lo largo de Europa (Hughes *et al.* 1998, Wilcock *et al.* 2003, Smith & Smith 2009). Al respecto, las especies de tricópteros poseen una amplia distribución, la cual podría estar relacionada con una rápida adaptación a los hábitats en los cuales se encuentran y puede ser ésta la explicación a patrones particulares de conectividad poblacional observados para las diferentes especies.

La efemeróptera *A. torrens* es una especie con amplia distribución en Chile. Se extiende latitudinalmente desde los 31° S hasta los 54° S (Camousseight 2001) y altitudinalmente se restringe preferentemente a zonas de cordillera y precordillera (Lugo-Ortiz & McCafferty 1999). El análisis jerárquico (con COI y AFLP) y el análisis bayesiano (AFLP), no detectó diferencias significativas entre cuencas para esta especie. Además, se encuentran los mismos haplotipos dominantes del gen COI en toda el área estudiada. Los resultados indican que *A. torrens* presentaría una alta conectividad entre las poblaciones ubicadas en las diferentes cuencas hidrográficas. Se ha descrito un patrón similar de estructuración para otras especies del Bosque Lluvioso de Queensland (*Bungona narilla*), donde existe una mayor variación dentro de un mismo río, que entre ríos y en las Montañas Rocosas de Colorado (*Baetis bicaudatus*) (Hughes, Hillyer & Bunn 2003a, Hughes *et al.* 2003b). Esta misma situación podría pasar con *A. torrens*, sin embargo es necesario corroborar esta hipótesis con estudios directos de migración (e.g., marcaje y recaptura como Winterbourn *et al.* 2007).

Con relación a la conectividad de las poblaciones dentro de cada cuenca, lugar donde ocurre mayoritariamente el flujo génico (Gibbs *et al.* 1998), se postula que, la dispersión de los adultos alados río arriba contrarresta el efecto de la deriva de los estados larvales. Si bien, este balance se ha observado en algunas especies de efemerópteros (Hershey *et al.* 1993, Hughes *et al.* 2003b), no se ha descrito como un fenómeno general para los insectos acuáticos.

Se ha observado aislamiento por la distancia (IBD) para un gran número de especies dulceacuícolas (e.g. Power & Dietrich 2002, Smith *et al.* 2006, Watanabe *et al.* 2008), indicando que las poblaciones se encuentra en equilibrio migración/deriva y que la distancia geográfica es un importante descriptor del patrón de dispersión de cada una de estas especies. Si bien, se observó aislamiento por distancia para los dos marcadores moleculares utilizados en *S. (S.) annulicornis*, la presencia de diferentes haplotipos del gen COI en cada una de las cuencas indica que los organismos se encuentran aislados hace algún tiempo. Por esta razón ¿cómo es posible que exista aún el equilibrio entre deriva y migración? Una de las posibles explicaciones podría ser una alta dispersión en los machos y una muy baja dispersión de las hembras, lo cual permitiría mantener este IBD con haplotipos diferentes en cada cuenca. Un patrón muy similar a lo observado aquí fue descrito con anterioridad por Hughes *et al.* (2003b) en poblaciones de *Baetis bicaudatus* en las Montañas Rocosas en Colorado. En el caso específico de *A. torrens*, se observó signos de aislamiento por la distancia al analizar el gen COI. No obstante, los loci AFLP muestran la misma tendencia; pero estadísticamente no es significativa. Para esta especie es posible que los patrones de dispersión elevados afecten la relación migración-deriva.

Considerando la información generada en el presente estudio, la diferencia en la frecuencia de alelos y haplotipos dentro de las cuencas indicaría que, la deriva río abajo y la migración río arriba no serían muy frecuente. En esta situación topográfica y climática de los sistemas chilenos estudiados, la pendiente abrupta y los cambios del flujo de agua podrían generar una mayor adaptación de larvas y ninfas para adherirse al sustrato, evitando de esta forma la alta deriva río abajo (Capítulo 1). Esto sugiere que el patrón encontrado podría estar relacionado con la topografía de las cuencas, en especial con gradientes ambientales escarpados. Si bien, desconocemos los patrones de movimiento de los adultos de ambas especies, la baja dispersión intracuenca podría ser efecto de la vegetación, factor importante en la dispersión de adultos de otras especies de insectos acuáticos (Petersen *et al.* 2004, Winterbourn *et al.* 2007). El área mediterránea de Chile Central presenta una fragmentada distribución vegetacional en el gradiente altitudinal, que probablemente influye en la dispersión de estos grupos. La adherencia de las larvas producto de las pendientes abruptas y la conducta de dispersión de los adultos por efectos de la vegetación son algunas de las hipótesis a probar en forma directa en ríos de montaña de Chile Central.

Los resultados de este estudio muestran la importancia de la conectividad de especies con amplia distribución geográfica. En el caso de *A. torrens* el área de dispersión sería la zona precordillerana de Chile Central. Finalmente, la estructuración genética intracuenca encontrada para ambas especies en sistemas fluviales de montaña sugiere la adaptación a sistemas con caudales irregulares y relieve abrupto, evitando de esta forma la deriva.

## Referencias

Aljanabi SM & I Martinez (1997) Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*, **25**, 4692-4693.

Allan JD & MM Castillo (2007) Stream Ecology: Structure and function of running waters. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Angrisano EB & JV Sganga (2009) Trichoptera. In: *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología*, (Eds Domínguez E & HR Fernández), pp. 255-308. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Bandelt HJ Forster P & A Röhl (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, **16**, 37-48.

Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N & F Bonhomme (1996-2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France).

Bermingham E & AP Martin (1998) Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular Ecology*, **7**, 499-517.

Bernatchez L & CC Wilson (1998) Comparative phylogeography of nearctic and palearctic fishes. *Molecular Ecology*, **7**, 431-452.

Bilton DT, Freeland JR & B Okamura (2001) Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 159-181.

Bunn SE & JM Hughes (1997) Dispersal and recruitment in streams: evidence from genetic studies. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 338-346.

Camousseight A (2001) Ephemeroptera (Insecta) de Chile su conocimiento actual. *Boletín del Museo de Historia Natural, Chile*, **50**, 121-137.

Caudill CC (2003) Empirical evidence for nonselective recruitment and a source-sink dynamic in a mayfly metapopulation. *Ecology*, **84**, 2119-2132.

Charrier R & M Farías (2008) Late Cenozoic evolution in the Chilean Andes. A framework for Andean uplift and morphologic evolution. In: *The Andes: Challenge for Geosciences. Fourth EGU Alexander von Humboldt International Conference (AvH4)*. Santiago, Chile.

Charrier R, Pinto L & MP Rodríguez (2007) Tectonostratigraphic evolution of the Andean Orogen in Chile. In: *The Geology of Chile*, (Eds T Moreno & W Gibbons), pp. 21-114. London, The Geological Society.

Corpet F (1988) Multiple sequence alignments with hierarchical clustering. *Nucleic Acids Research*, **16**, 10881-10890.

Culp JM, Glozier NE, Cash KJ & DJ Baird (2005) Insight into pollution effects in complex riverine habitats: a role for food web experiments. In: *Dynamics food webs: Multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change*. (Eds P Ruitter, V Wolters & JC Moore), pp. 354-368. Academic Press, London, UK.

Cummins KW (1988) The study of stream ecosystems a functional view. In: *Concepts of Ecosystem Ecology: A Comparative View* (Eds LR Pomeroy & JJ Alberts), pp. 247-262. Press, New York.

di Castri F & ER Hajek (1976) Bioclimatología de Chile. Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Dominguez E, Molineri C & C Nieto (2009) Ephemeroptera. In: *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología*, (Eds E Domínguez & HR Fernández), pp. 55-93. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Elliot JM (2002) Time spent in the drift by downstream dispersing invertebrates in a Lake District stream. *Freshwater Biology*, **47**, 97-106.

Excoffier L, Laval G & S Schneider (2005) Arlequin ver 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, **1**, 47-50.

Faluch D, Stephens M & JK Pritchard (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, **164**, 1567-1587.

Faluch D, Stephens M & JK Pritchard (2007) Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes*, **7**, 574-578.

Farías M, Charrier R, Carretier S, Martinod J, Fock A, Campbell D, Cáceres J & D Comte (2008) Late Miocene high and rapid surface uplift and its erosional response in the Andes of central Chile (33° - 35°S). *Tectonics*, **27**, TC1005.

Filatov DA (2002) ProSeq: a software for preparation and evolutionary analysis of DNA sequence data sets. *Molecular Ecology Notes*, **2**, 621-624.

Flint OS (1989) Studies of Neotropical caddis flies, XXXIX: The Genus *Smicridea* in the Chilean subregion (Trichoptera: Hydropsychidae). *Smithsonian contributions to Zoology*, **472**, 1-45.

Galacatos K, Cognato AI & FA Sperling (2002) Population genetic structure of two water strider species in the Ecuadorian Amazon. *Freshwater Biology*, **47**, 391-399.

Gibbs HL, Gibbs KL, Siebermann M & R Collins (1998) Genetic differentiation among populations of the rare mayfly *Siphonisca aerodronia* Needham. *Journal of the North America Benthological Society*, **17**, 461-474.

Giller PS & B Malmqvist (1998) The biology of streams and rivers. Oxford University Press, New York.

Hershey AE, Pastor J, Peterson BJ & GW Kling (1993) Stable isotopes resolve the paradox for *Baetis* mayflies in an Arctic River. *Ecology*, **74**, 2315-2325.

Hogg I, Willmann-Huerner P & M Stevens (2002) Population genetic structures of two New Zealand stream insects: *Achichauliodes diversus* (Megaloptera) and *Coloburiscus humeralis* (Ephemoeroptera). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **36**, 491-501.

Hughes JM (2007) Constraints on recovery: using molecular methods to study connectivity of aquatic biota in rivers and streams. *Freshwater Biology*, **52**, 616-631.

Hughes JM, Bunn SE, Hurwood DA & C Cleary (1998) Dispersal and recruitment of *Tasiagma ciliata* (Trichoptera: Tasiimiidae) in rainforest streams, south east Queensland, Australia. *Freshwater Biology*, **39**, 117-127.

Hughes JM, PB Mather, A Sheldon & F Allendorf (1999) Genetic structure of stonefly (*Yoraperla brevis*) populations: the extent of gene flow among adjacent montane streams. *Freshwater Biology*, **41**, 63-72.

Hughes JM, PB Mather, MJ Hillyer, C Clearly & B Peckarsky (2003) Genetic structure in a montane mayfly *Baetis bicaudatus* (Ephemeroptera: Baetidae), from the Rocky Mountains, Colorado. *Freshwater Biology*, **48**, 2149-2162.

Hynes HBN (1961) The invertebrates fauna of a welsh mountain stream. *Archives of Hydrobiology*, **57**, 344-388.

Jackson JK & VH Resh (1992) Variation in genetic structure among populations of the caddisfly *Helicopsyche borealis* from three streams in northern California, U.S.A. *Freshwater Biology*, **27**, 29-42.

Johnson D & C Horvitz (2005) Estimating potential dispersal: tracking the unseen dispersers. *Ecology*, **86**, 1185-1190.

MacNeale KH, Peckarsky BL & GE Likens (2005) Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly populations living along stream corridors. *Freshwater Biology*, **50**, 1117-1130.

Lugo-Ortiz CR & WP McCafferty (1999) Three new genera of small minnow mayflies (Insecta: Ephemeroptera: Baetidae) from the andes and patagonia. *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, **34**, 88-104.

Malmqvist B (2002) Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biology*, **47**, 679-694.

Mantel N (1967) The detection of disease clustering and generalized regression approach. *Cancer Research*, **27**, 209-220.

Miller M, Blinn M & P Keim (2002) Correlations between dispersal capabilities and patterns of genetic differentiation in populations of four aquatic insect from the Arizona White Mountains. *Freshwater Biology*, **47**, 1660-1673.

Minshall GW (1988) Stream ecosystem theory: a global perspective. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**, 263-288.

Monaghan T, Spaak P, Robinson C & J Ward (2001) Genetic differentiation of *Baetis alpinus* Pichet (Ephemeroptera: Baetidae) in fragmented alpine streams. *Heredity*, **86**, 395-403.

Monaghan MT, Spaak P, Robinson CT & JV Ward (2002) Population structure of three subalpine stream insects: influences of gene flow, demographics and habitat fragmentation. *Journal of the North American Benthological Society*, **21**, 114-131.

Moutka T & J Syrjänen (2007) Changes in habitat structure, benthic invertebrate diversity, trout populations and ecosystem processes in restored forest streams: a boreal perspective. *Freshwater Biology*, **52**, 724-737.

Müller K (1982) The colonization cycle of freshwater insects. *Oecologia*, **52**, 202-207.

Myers MJ, Sperling FAH & VH Resh (2001) Dispersal of two species of Trichoptera from desert springs: conservation implications for isolated vs connected population. *Journal of Insect Conservation*, **5**, 207-215.

Nieto C (2004) South American *Baetidae* (Ephemeroptera): A new generic synonymy. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **39**, 95-101.

Petersen I, Masters Z, Hildrew AG & SJ Ormerod (2004) Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 934-950.

Pollux BJA, Luteijn A, van Groenendael JM & NJ Ouborg (2009) Gene flow and genetic structure of the aquatic macrophyte *Sparganium emersum* in a linear unidirectional river. *Freshwater Biology*, **54**, 64-76.

Power ME & WE Dietrich (2002) Food webs in river networks. *Ecological Research*, **17**, 451-471.

Pritchard JK, Stephens M & P Donnelly (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**, 945-959.

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

Romero H (1982) Geografía de Chile. Tomo XI: Geografía de los climas. Instituto Geográfico Militar, Santiago Chile.

Rozas J, Sánchez-DelBarrio JC, Messeguer X & R Rozas (2003) DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics*, **19**, 2496-2497.

Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney H.A, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M & DH Wall (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770-1774.

Saunders DL, Meeuwig JJ & ACJ Vincent (2002) Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conservation Biology*, **16**, 30-41.

Sganga JV & MS Fontanarrosa (2006) Contribution to the knowledge of the preimaginal stages of the genus *Smicridea* McLachlan in South America (Trichoptera: Hydropsychidae: Smicrideinae). *Zootaxa*, **1258**, 1-15.

Simon C, Frati F, Beckenbach A, Crespi B, Liu H & P Flook (1994) Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America*, **87**, 651-701.

Schmidt SK, Hughes JM & SE Bunn (1995) Gene flow among conspecific populations of *Baetis* spp. (Ephemeroptera): adult flight and larval drift. *Journal of the North American Benthological Society*, **14**, 147-157.

Smith PJ, Mcveagh SM & KJ Collier (2006) Genetic diversity an historical population structure in the New Zealand mayfly *Acanthophlebia cruentata*. *Freshwater Biology*, **51**, 12-24.

Smith PJ & BJ Smith (2009) Small-scale population-genetic differentiation in the New Zealand caddisfly *Orthopsyche fimbriata* and the crayfish *Paranephrops planifrons*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **43**, 723-734.

Solbrig OT, Baker PT & JD Ives (1984) The southern Andes and Sierras Pampeanas. *Mountain Research and Development*, **4**, 97-190.

Surber EW (1937) Rainbow trout and bottom fauna production in one mile stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **66**, 193-202.

Suren AM (1994) Macroinvertebrate communities of stream in western Nepal: effects of altitude and land use. *Freshwater Biology* **32**, 323-336.

Usinger RL (1963) Introduction to aquatic entomology. In: *Aquatic insects of California*, (Ed RL Usinger), pp. 3-49. University of California Press, Berkeley, USA.

Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, van de Lee T, Hornes M, Frijters A, Pot J, Peleman J, Kuiper M & M Zabeau (1995) AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*, **23**, 4407-4414.

Ward JV, Tockner K, Arscott DB & C Claret (2002) Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, **47**, 517-539.

Watanabe K, Monaghan MT & T Omura (2008) Longitudinal patterns of genetic diversity and larval density of the riverine caddisfly *Hydropsyche orientalis* (Trichoptera). *Aquatic Sciences*, **70**, 377-387.

Winterbourn MJ, Chadderton WL, Entekin SA, Tank JL & JS Harding (2007) Distribution and dispersal of adult stream insects in a heterogeneous montane environment. *Archiv fuer Hydrobiologie*, **168**, 127-135.

Wilcock HR, Nichols RA & AG Hildrew (2003) Genetic population structure and neighbourhood population size estimates of the caddisfly *Plectrocnemia conspersa*. *Freshwater Biology*, **48**, 1813-1824.

Wishart MJ & JM Hughes (2003) Genetic population structure of the net-winged midge *Elporia barnardi* (Diptera: Blephariceridae) in streams of the south-western Cape, South Africa: implications for dispersal. *Freshwater Biology*, **48**, 28-48.

Zickovich JM & AJ Bohanak (2007) Dispersal ability and genetic structure in aquatic invertebrates: a comparative study in southern California streams and reservoirs. *Freshwater Biology*, **52**, 1982-1996.

**Tabla 1** Resumen del tamaño muestral (n), sitios polimorficos, número de haplotipos y diversidad nucleotídica para *Smicridea (S.) annulicornis* y *Andestiops. torrens* en cada sitio de estudio.

Cuenca Fluvial	Sitio	n	<i>S. (S.) annulicornis</i>				<i>A. torrens</i>			
			Sitios Polimorficos	Número Haplotipo	Diversidad Nucleotídica ( $\pi$ ); sd	N	Sitios Polimorficos	Número Haplotipo	Diversidad Nucleotídica ( $\pi$ ); sd	
Choapa	Choapa A	18	1	2	0.11; sd = 0.21	23	1	2	0.50; sd = 0.49	
	Choapa B	26	7	8	1.18; sd = 0.87	17	1	2	0.51; sd = 0.51	
	Choapa C	25	9	10	2.03; sd = 1.32					
Maipo	Maipo A	25	9	9	1.66; sd = 1.13	15	2	3	0.38; sd = 0.43	
	Maipo B	20	3	4	0.97; sd = 0.77	6	2	3	0.66 ; sd = 0.68	
	Maipo C	15	4	5	1.87 ; sd = 1.27					
Maule	Maule A	18	8	8	1.71; sd = 1.17	25	25	10	2.65; sd = 1.63	
	Maule B	17	7	5	1.47; sd = 1.05	23	12	6	2.74; sd = 1.68	
	Maule C	21	4	5	1.40; sd = 1.00					

**Tabla 2** Valores obtenidos del análisis de la varianza molecular (AMOVA) para *Smicridea (S.) annulicornis* y *Andesiops torrens* utilizando la frecuencia de haplotipos del gen COI.

Fuente de Variación	gl	Suma de Cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de Variación	Índice de fijación
<i>S. (S.) annulicornis</i>					
Entre Cuencas	2	16.297	0.112	22.38	$F_{ct} = 0.224^{**}$
Entre sitios dentro de cuencas	6	7.511	0.045	8.96	$F_{sc} = 0.115^{**}$
Dentro de sitios	176	60.359	0.343	68.66	$F_{st} = 0.313^{**}$
Total	184	84.168	0.500		
<i>A. torrens</i>					
Entre Cuencas	2	15.199	0.072	6.91	$F_{ct} = 0.069$
Entre sitios dentro de cuencas	3	14.669	0.240	22.83	$F_{sc} = 0.245^{**}$
Dentro de sitios	103	75.856	0.736	70.26	$F_{st} = 0.297^{**}$
Total	108	105.72	1.048		

\* $0.01 < P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$

**Tabla 3** Valores de  $F_{ST}$  pareados (bajo la diagonal) y sus respectivos  $P$ -valores (bajo la diagonal) obtenidos para el gen COI en *Smicridea* (*S. annulicornis*).

	Choapa A	Choapa B	Choapa C	Maipo A	Maipo B	Maipo C	Maule A	Maule B	Maule C
Choapa A		0.156**	0.328**	0.500**	0.579**	0.560**	0.536**	0.637**	0.631**
Choapa B	0.00586		0.065*	0.243**	0.299**	0.255**	0.249**	0.338**	0.352**
Choapa C	0.00000	0.01367		0.150**	0.204**	0.155**	0.152**	0.241**	0.258**
Maipo A	0.00000	0.00000	0.00000		0.156**	0.083*	0.180**	0.269**	0.285**
Maipo B	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000		0.039	0.237**	0.331**	0.345**
Maipo C	0.00000	0.00000	0.00000	0.01562	0.14062		0.187**	0.285**	0.302**
Maule A	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000		0.068	0.103*
Maule B	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.05664		-0.017
Maule C	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.01953	0.53027	

\* $0.01 < P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$

**Tabla 4** Valores de  $F_{ST}$  pareados (bajo la diagonal) y sus respectivos  $P$ -valores (bajo la diagonal) obtenidos para el gen COI en *Andesiops torrens*.

	Choapa A	Choapa B	Choapa C	Maipo A	Maipo B	Maule A	Maule B
Choapa A	0.11523	0.048	-0.040	0.091	0.173*	0.036	0.336**
Choapa B	0.80273	0.33789	0.025	0.326**	0.430**	0.165*	0.354**
Choapa C	0.05957	0.00391	0.05762	0.124	0.221*	0.066	0.377**
Maipo A	0.01758	0.00098	0.01172	0.59082	-0.001	0.080*	0.501**
Maipo B	0.09668	0.00195	0.05566	0.03027	0.00195	0.155*	0.598**
Maule A	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.225**
Maule B							

\*0.01 <  $P$  < 0.05; \*\* $P$  < 0.01

**Tabla 5** Valores obtenidos del análisis de la varianza molecular (AMOVA) para *Smicridea (S.) annulicornis* y *Andesiops torrens* utilizando la frecuencia de haplotipos del gen COI.

Fuente de variación	gl	Suma de Cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de Variación	Índice de fijación
<i>S. (S.) annulicornis</i>					
Entre Cuencas	2	878.424	5.051	13.39	$F_{ct} = 0.134^{**}$
Entre sitios dentro de cuencas	6	504.940	2.360	6.26	$F_{sc} = 0.072^{**}$
Dentro de sitios	201	6090.293	30.300	80.35	$F_{st} = 0.197^{**}$
Total	209	7473.657	37.711		
<i>A. torrens</i>					
Entre Cuencas	2	237.388	1.887	6.31	$F_{ct} = 0.063$
Entre sitios dentro de cuencas	3	144.162	1.065	3.56	$F_{sc} = 0.038^{**}$
Dentro de sitios	113	3045.307	26.950	90.13	$F_{st} = 0.099^{**}$
Total	118	3426.857	29.902		

\* $0.01 < P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$

Tabla 6 Valores de  $F_{ST}$  pareados (bajo la diagonal) y sus respectivos  $P$ -valores (bajo la diagonal) obtenidos para el marcador AFLP en *Smicridea* (*S.*) *annulicornis*.

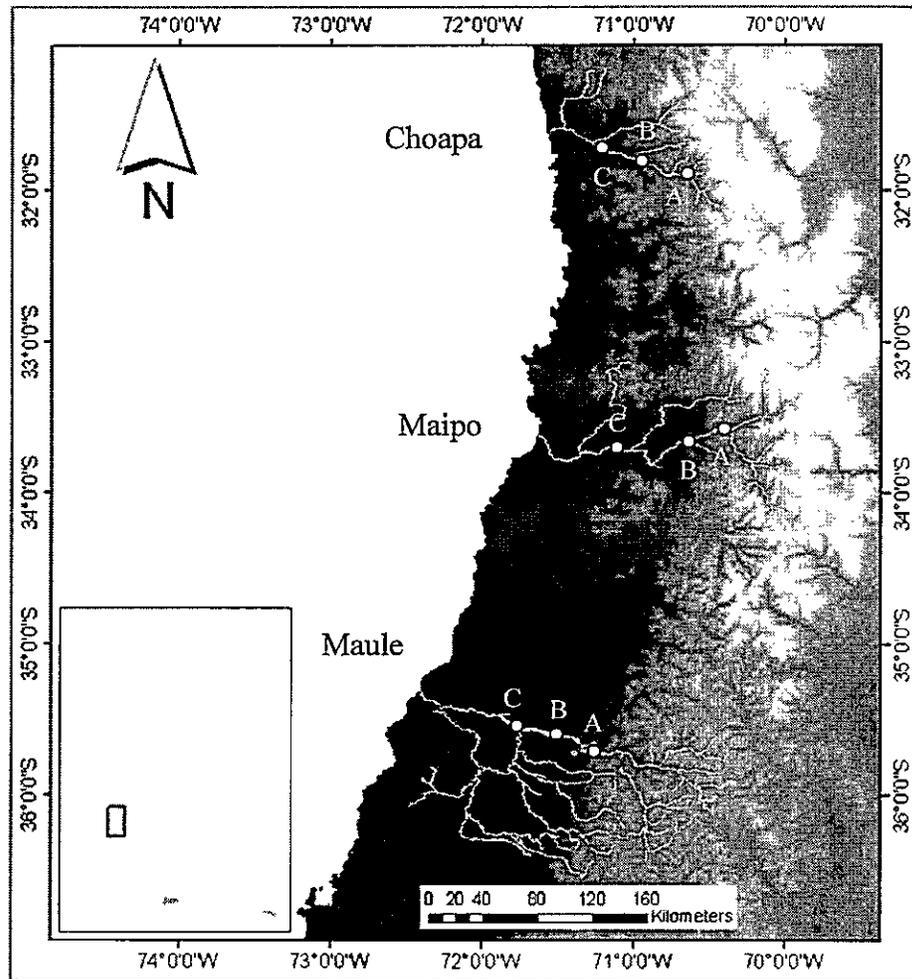
Sites	Choapa A	Choapa B	Choapa C	Maipo A	Maipo B	Maipo C	Maule A	Maule B	Maule C
Choapa A		0.121**	0.015**	0.197**	0.180**	0.187**	0.234**	0.233**	0.265**
Choapa B	0.00000		0.063	0.222**	0.189**	0.197**	0.275**	0.270**	0.316**
Choapa C	0.00000	0.10675		0.187**	0.154**	0.167**	0.220**	0.221**	0.250**
Maipo A	0.00000	0.00000	0.00000		0.062**	0.108**	0.132**	0.177**	0.205**
Maipo B	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000		0.051**	0.113**	0.127**	0.157**
Maipo C	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000		0.143**	0.117**	0.152**
Maule A	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000		0.064**	0.087**
Maule B	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000		0.051**
Maule C	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	

\* $0.01 < P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$

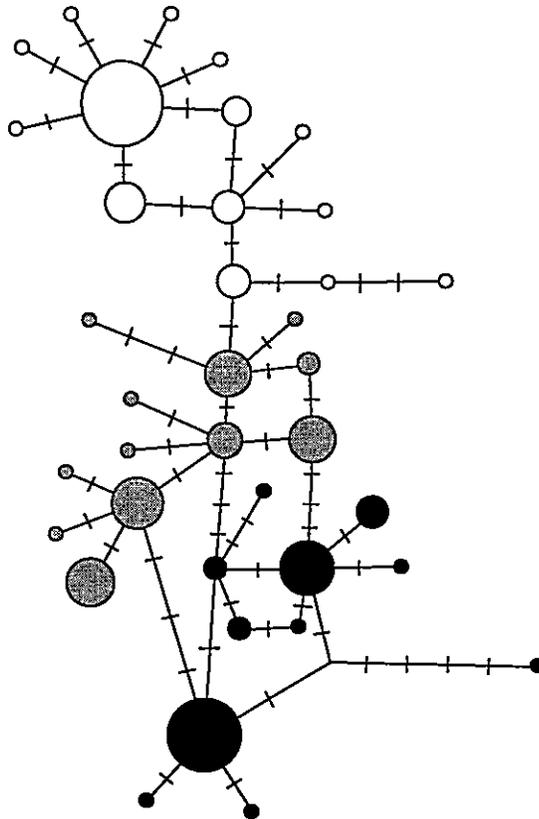
**Tabla 7** Valores de  $F_{ST}$  pareados (bajo la diagonal) y sus respectivos  $P$ -valores (bajo la diagonal) obtenidos para el marcador AFLP en *Andesiops torrens*.

Sites	Choapa A	Choapa B	Maipo A	Maipo B	Maule A	Maule B
Choapa A		0.052**	0.097**	0.110**	0.106**	0.077**
Choapa B	0.00000		0.169**	0.147**	0.141**	0.123**
Maipo A	0.00000	0.00000		0.023*	0.042**	0.028*
Maipo B	0.00000	0.00000	0.04980		0.014**	0.060
Maule A	0.00000	0.00000	0.00030	0.00000		0.033**
Maule B	0.00000	0.00000	0.02110	0.09199	0.00010	

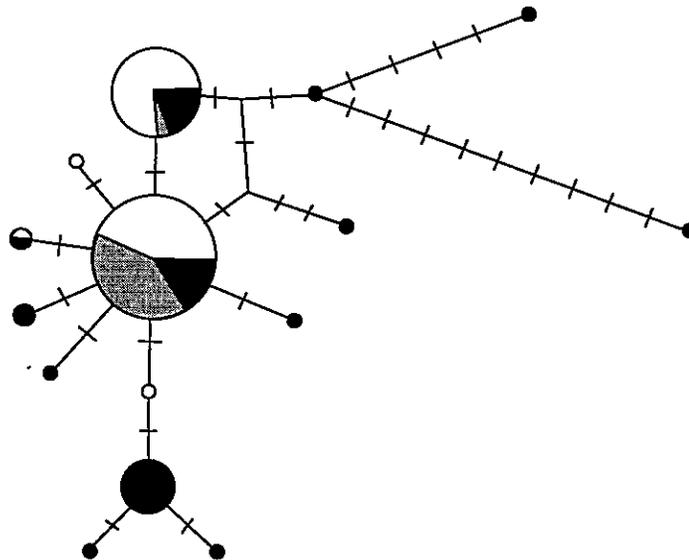
\* $0.01 < P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$



**Figura 1** Ubicaciones geográficas de los sitios de estudio de *Smicridea (S.) annulicornis* y de *Andesiops torrens*.



**Figura 2** Red de haplotipos del gen COI para la especie *Smicridea (S.) annulicornis*. El área de cada círculo es proporcional al número de individuos. Cada línea perpendicular entre los haplotipos corresponde a un paso mutacional. Círculos blancos: Río Choapa; círculos grises: Río Maipo; círculos negros: Río Maule.



**Figura 3** Red de haplotipos del gen COI para la especie *Andesiops torrens*. El área de cada círculo es proporcional al número de individuos. Cada línea perpendicular entre los haplotipos corresponde a un paso mutacional. Círculos blancos: Río Choapa; círculos grises: Río Maipo; círculos negros: Río Maule.

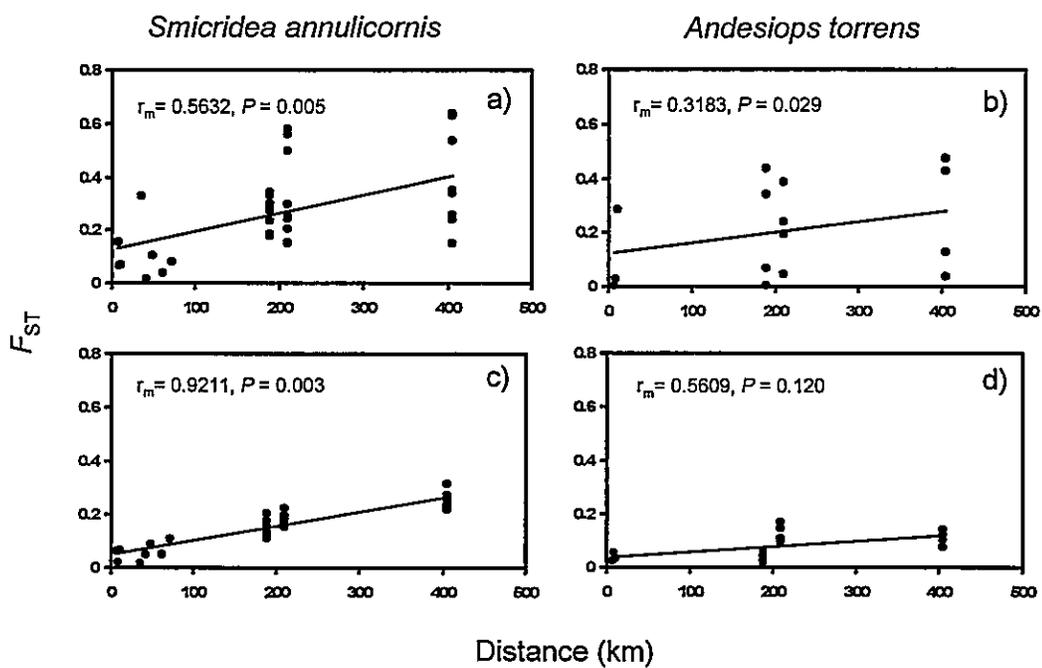


Figura 4 Ploteo del aislamiento por la distancia a) *S. annulicornis* y b) *A. torrens* usando la variación del gen COI; c) *S. annulicornis* y d) *A. torrens* usando la variación del AFLP.

## Discusión General

Los ecosistemas fluviales presentan una elevada complejidad y heterogeneidad en su estructura y funcionamiento, que explica el carácter descriptivo de los primeros estudios (Allan 1995). En los últimos treinta años, el énfasis ha estado radicado en la identificación y la explicación de los gradientes espaciales de la organización biótica estableciendo los objetivos claves del campo de la ecología fluvial (Cummins 1973, Steinman *et al.* 2010). En este contexto, el desarrollo del modelo del Río Continuo permite explicar como se modifican las características físicas y biológicas de un río a lo largo del curso fluvial (Cummins 1973, 1974, 1988, Cummins *et al.* 1973, Cummins & Klug 1979, Vannote *et al.* 1980, Minshall *et al.* 1985, Covich 1988, Cummins & Merrit 1996, Finn & Poff 2005, Tomanova *et al.* 2006, 2007, Resh & Rosenberg 2010). Este modelo se centra en gran medida en las interacciones que sostienen los macroinvertebrados bentónicos con sus hábitats y los recursos alimentarios disponibles en el gradiente físico, influido por el ambiente circundante; el régimen de variaciones naturales, la hidrología local y las condiciones aguas arriba. Desde este punto de vista, la estructura y organización funcional de una comunidad fluvial puede ser analizada a partir de los rasgos tróficos que presentan los macroinvertebrados bentónicos, dando cuenta de los procesos que las influyen en los gradientes espaciales y temporales (Allan 1995). La organización de los grupos funcionales tróficos (GsFT) en término de la abundancia y número de taxones que presentan una afinidad por un determinado ítem dietario da cuenta de los procesos de adaptación de las especies a los recursos ambientales disponibles (Tomanova *et al.* 2007). Además, la permanencia de la organización de los GsFT de una comunidad a través del tiempo, depende del grado de conectividad de las poblaciones entre y dentro de los sistemas fluviales (Shulman & Chase 2007).

Esta tesis es el primer estudio detallado en Chile de la organización funcional trófica de las comunidades de macroinvertebrados de la Clase Insecta, de tres cuencas fluviales mediterráneas de Chile Central, ubicadas en la primera parte de la Ecorregión Austral (Ringuelet 1975, Flint 1983, Vila *et al.* 2006, Domínguez & Fernández 2009), incluida en el área Neotropical (Morrone, 1999). En esta zona en forma latitudinal y altitudinal se produce un gradiente climático, hidrológico y geomorfológico (di Castri & Hajek 1976; Niemeyer & Cereceda 1984, Romero 1985), que resulta ideal para investigar el efecto de las variables físicas del cauce y química del agua en el funcionamiento de las comunidades fluviales.

Los resultados de esta tesis establecieron que la organización funcional trófica de los sistemas fluviales de la zona de Chile Central, esta determinada por la dominancia del GFT colector en el gradiente altitudinal y latitudinal (Fig. 1). El GFT colector presentó la mayor riqueza y diversidad en las área de cabecera fluvial (precordillera). Contrario a lo establecido en el modelo trófico de río continuo (Vannote *et al.* 1980, Graça 2001), señalado como dominante en los tramos fluviales de valle, con un lecho fluvial de MOPF (materia orgánica particulada fina) y MOPUF (materia orgánica particulada ultra-fina) derivada de la descomposición de la MOPG (materia orgánica particulada gruesa) desde la cabecera fluvial (Allan 1995). Por el contrario, en estos ríos de Chile Central la alta afinidad que éste grupo y los GsFT pastoreador, depredador y fragmentador por el detritus fino indica la importancia de este recurso desde la cabecera fluvial. Si bien, los GsFT colector, pastoreador, depredador y fragmentador presentaron diferencias significativas en el tamaño y tipo de materia orgánica particulada consumida, todos ingieren una

variedad de ítems alimentarios mostrando un cierto grado de omnivoría de las especies de estos sistemas fluviales de Chile Central. Estas características de omnivoría y afinidad por el detritus fino de los macroinvertebrados han sido señaladas para otros sistemas fluviales de altura y de escasa longitud, dando cuenta de los procesos de adaptación de las especies a estas condiciones ambientales (Covich 1988, Craig 2002, Tomanova *et al.* 2006, 2007) (Capítulo 1).

El análisis trófico y genético de dos especies colectoras dominantes *Andesiops torrens* y *Smicridea (Smicridea) annulicornis*, permitió demostrar que se produce una estructuración. La composición dietaria y frecuencia, tanto de alelos como haplotipos dentro de las cuencas fluviales presentaron diferencias significativas, que sugieren una adaptación contra las limitaciones impuestas por el flujo torrencial, evitando la deriva en sistemas con pendientes abruptas, conllevando a especies con baja vagilidad en sus estado inmaduros (Capítulo 2 y 3). *A. torrens* es la especie más abundante de las zonas de cabecera fluvial registró una menor amplitud en su composición dietaria de materia orgánica particulada fina y ultrafina, que reafirma la importancia de este recurso alimentario en el tramo fluvial precordillerano. *S. (S.) annulicornis* con una abundancia constante en el gradiente altitudinal y latitudinal mostró una variación en la composición dietaria del tipo de materia orgánica particulada ultrafina, fina a gruesa a lo largo del gradiente altitudinal, que sugiere dentro del estatus de colector una mayor amplitud dietaria, como la probable estrategia adaptativa de las especies redundantes independiente de las condiciones generadas por los gradientes físicos y químicos impuesto por la cordillera de los Andes (Capítulo 2).

La alta diversidad del GFT colector de precordillera a valle y de Norte a Sur de la zona estudiada señala la importancia del detritus fino, derivado de la materia orgánica particulada fina a ultrafina en estas cuencas fluviales. Esta singularidad, según Montgomery & Buffington 1997 y Andeolia *et al.* (2007) se explica debido a que los sistemas fluviales que en su origen escurren por relieves abruptos, de altas pendientes, con variaciones hidrológicas estacionales en sus descargas, incrementan la magnitud del arrastre y acumulación de sedimentos finos en la red de drenaje torrencial; generándose cambios en la forma de los cauces fluviales con escasa o desprovistos de vegetación y propensos a las variaciones naturales del arrastre de maderas, rocas, piedras y bolones. De esta forma, el carácter andino mediterráneo permite predecir un patrón comunitario de la organización funcional trófica, de dominancia del GFT colector, con especies, que de acuerdo a su distribución y abundancia pueden presentar una mayor amplitud en su composición dietaria (Capítulo 1 y 2).

El mayor recambio de especies de la composición taxonómica por GFT se produce a lo largo del gradiente altitudinal y no latitudinal (Capítulo 1), que coincide con otros sistemas fluviales de altura (Tomanova *et al.* 2006). El amplio patrón de resultados obtenidos en esta tesis demostró la importancia de las variables físicas del cauce y química del agua de las cuencas fluviales mediterráneas de Chile Central en la determinación de la organización funcional trófica de los macroinvertebrados bentónicos. En el gradiente espacial contribuyeron a explicar la variación de la (H') de todos los GsFT la pendiente, ancho del cauce fluvial, temperatura, conductividad,

macroiones y nutrientes. Los altos valores de diversidad de los cuatro GsFT en las zonas de precordillera se asocian a las bajas concentraciones salinas, bajos valores de nutrientes, menores temperaturas y pendientes altas con cauces fluviales estrechos (Figura 1). De acuerdo a Dobbs (2006) las características de este tipo de hábitat, arroyos pequeños de cabecera fluvial, prístinos y sin cobertura vegetal (luz), son sistemas que mantienen una entrada constante de material alóctono y no presentan limitación de nutrientes para el crecimiento del perifiton, que permiten explicar una mayor diversidad de los GsFT en esta área. (Capítulo 1). La mantención de la diversidad funcional en el tiempo según Shulman & Chase (2007) se debe a que, comunidades compuestas por poblaciones de mayor movilidad espacial, son comunidades que mantienen una diversidad estable a lo largo del tiempo y presentan organizaciones diferentes de aquellas no conectadas. El análisis genético de *A. torrens*, para el área precordillerana no detectó diferencias significativas entre cuencas, por lo que se estima que esta especie posee un mayor potencial de dispersión (Capítulo 3). Esto puede sugerir que las áreas de precordillera que presentaron la mayor diversidad para todos los GsFT pueden ser un corredor de dispersión para algunas taxas en sus estados adultos (Fig. 1) e influir en la organización funcional de estas comunidades fluviales (Capítulo 1 y 3).

## Referencias

Allan JD (1995) Stream ecology: structure and function of running waters. Chapman & Hall, New York.

Andreolia A, Carligb G, Comitib F & A Irouméc (2007) Residuos leñosos de gran tamaño en un torrente de la Cordillera de Los Andes, Chile: su funcionalidad e importancia. *Bosques*, **28**, 83-96.

Covich AP (1988) Geographical and historical comparisons of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of the North American Benthological Society*, **7**, 361-386.

Craig D (2002) A new view of the river continuum concept. *Bulletin of the North American Benthological Society*, **19**, 380-381.

Cummins KW (1973) Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, **18**, 183-206.

Cummins KW (1974) Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, **24**, 631-641.

Cummins KW (1988) The study of stream ecosystems a functional view. In: *Concepts of Ecosystem Ecology: A Comparative View*. (Eds Pomeroy LR & JJ Alberts), pp 247-262. Press New York.

Cummins KW, Petersen RC, Howard FD, Wuycheck JD & VC Holt (1973) The utilization of leaf litter by stream detritívoros. *Ecology*, **54**, 336 - 345.

Cummins KW & MJ Klug (1979) Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 147 – 172.

Cummins KW & RW Merritt (1996) Ecology and distribution of aquatic insects. In: *An introduction to the Aquatic Insects of North America* (Eds Merritt RW & KW Cummins), pp. 74–86. Third edition Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.

di Castri F & R Hajek (1976) Bioclimatología de Chile. Editorial Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Dodds WK (2006) Eutrophication and trophic state in rivers and streams. *Limnology and Oceanography*, **51**, 671-680.

Domínguez E & HR Fernández (2009) *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. Eds Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Finn DS & NL Poff (2005) Variability and convergence in benthic communities along the longitudinal gradients of four physically similar Rocky Mountain streams. *Freshwater Biology*, **50**, 243-261

Flint OS (1983) Studies of Neotropical Caddisflies, XXXIII: New species from Austral South America (Trichoptera). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **377**, 1-100.

Graça MAS (2001) The role of Invertebrates on Leaf Litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology*, **86**, 383-393.

Minshall GW, Cummins KW, Peterse RC, Cushing CE, Bruns DA, Sedell JR & RL Vannote (1985) Developments in stream ecology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42**, 1045 - 1055.

Montgomery DR & JM Buffington (1997) Channel-reach morphology in mountain drainage basins. *Geological Society of American Bulletin*, **109**, 596-611.

Morrone JJ (1999). Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica*, **75**, 1-16.

Niemeyer H & P Cereceda (1984) Hidrografía. Geografía de Chile. Tomo VIII. Instituto Geográfico Militar. Chile.

Resh VH & DM Rosenberg (2010) Recent trends in life-history research on benthic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 207-219.

Ringuelet RA (1975) Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur, Corrientes*, **2**, 1-151.

Romero H. (1982) Geografía de Chile. Tomo XI: Geografía de los climas. Instituto Geográfico Militar, Santiago Chile.

Shulman RS & JM Chase (2007) Increasing isolation reduces predator: prey species richness ratios in aquatic food webs. *Oikos*, **116**, 1581-1587.

Steinman AD, Silver P, Fisher S & JL Meyer (2010) The J-NABS 25<sup>th</sup> anniversary issue: reflecting on the past, synthesizing the present, and projecting into the future. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 372-380.

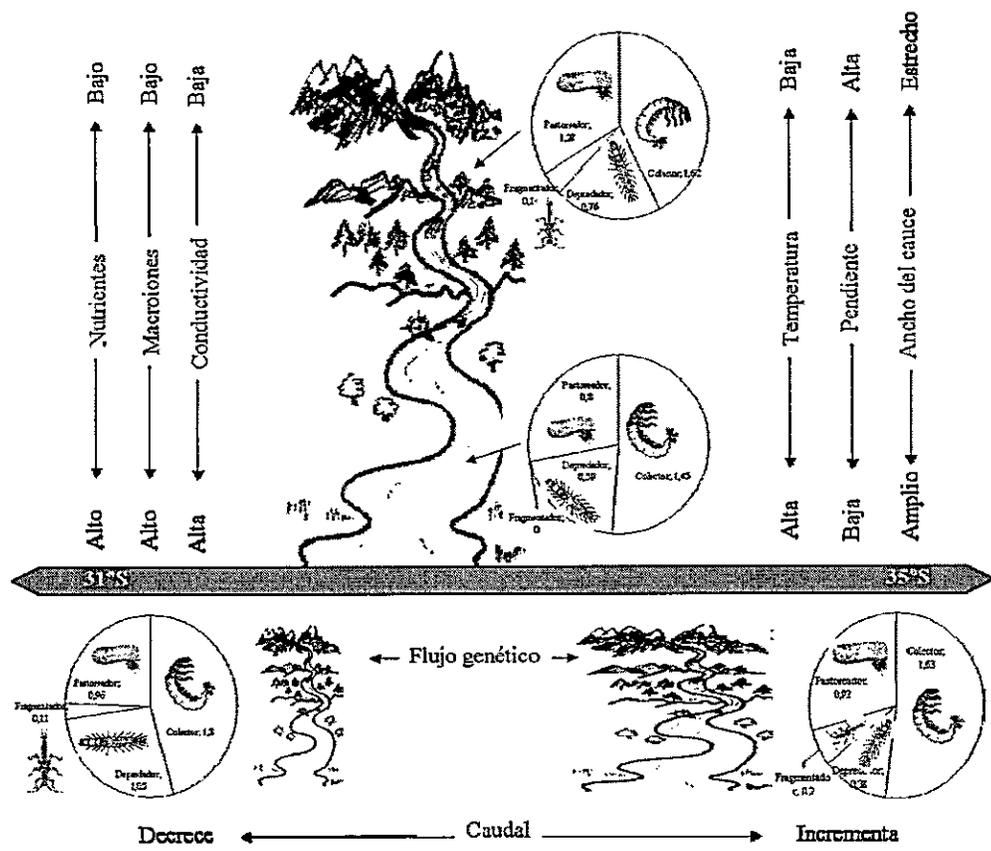
Tomanova S, Goitia E & J Helesic (2006) Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, **556**, 251-264.

Tomanova S, Tedesco PA, Campero M, Van Damme PA, Moya N & T Oberdorff (2007) Longitudinal and altitudinal changes of macroinvertebrate functional feeding

groups in neotropical streams: a test of the River Continuum Concept. *Fundamental and Applied Limnology Archiv für Hydrobiologie*, **170**, 233-241.

Vannote LR, Minschall GW, Cummins KW, Sedel JR & CE Cushing (1980) The River continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130-137.

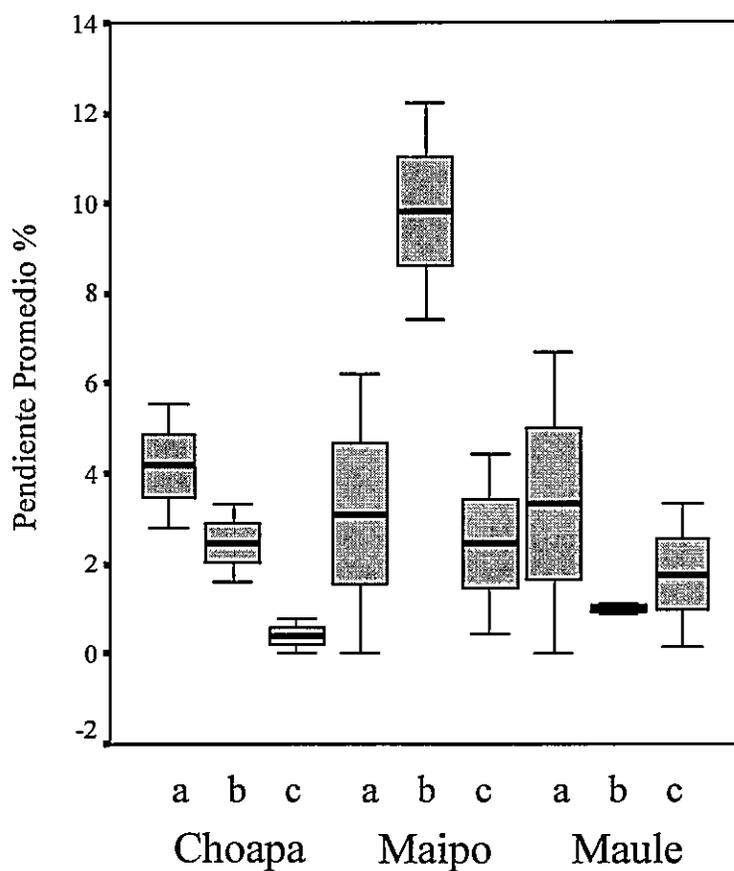
Vila I, Pardo R, Dyer B & E Habit (2006) Peces límnicos: diversidad, origen y estado de conservación. In: *Macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile* (Eds I Vila, A Veloso, R Schlatter & C Ramírez), 73-102. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.



**Figura 1** Representación esquemática del cambio de la diversidad de los GsFT de macroinvertebrados de la Clase Insecta en el gradiente altitudinal y latitudinal de las cuencas fluviales de Chile Central.

# Anexo

## Capítulo 1



**Figura 1** Distribución de pendientes promedios de mesoescala y macroescala porcentuales para las áreas de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule. Cada caja muestra la mediana, los cuartiles y las líneas verticales los valores extremos de una categoría.

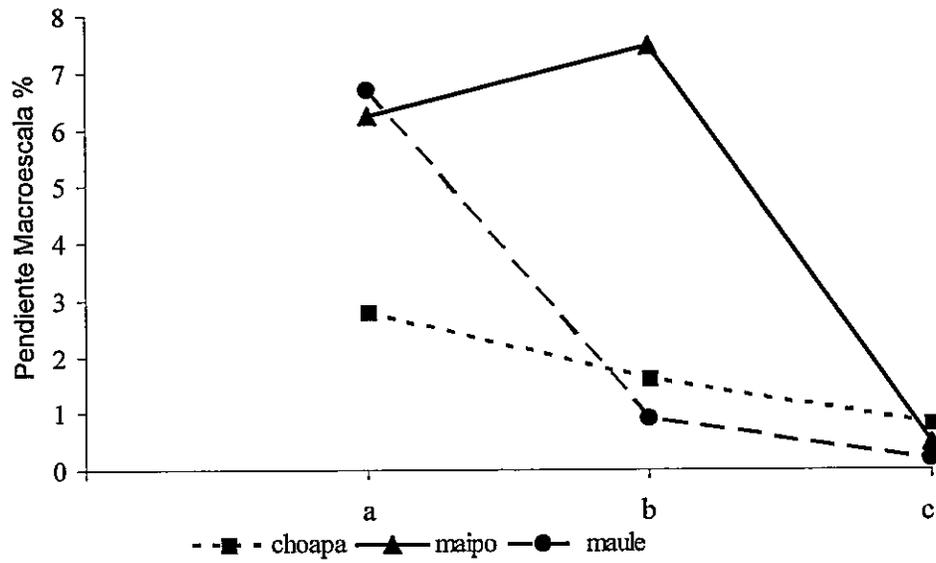
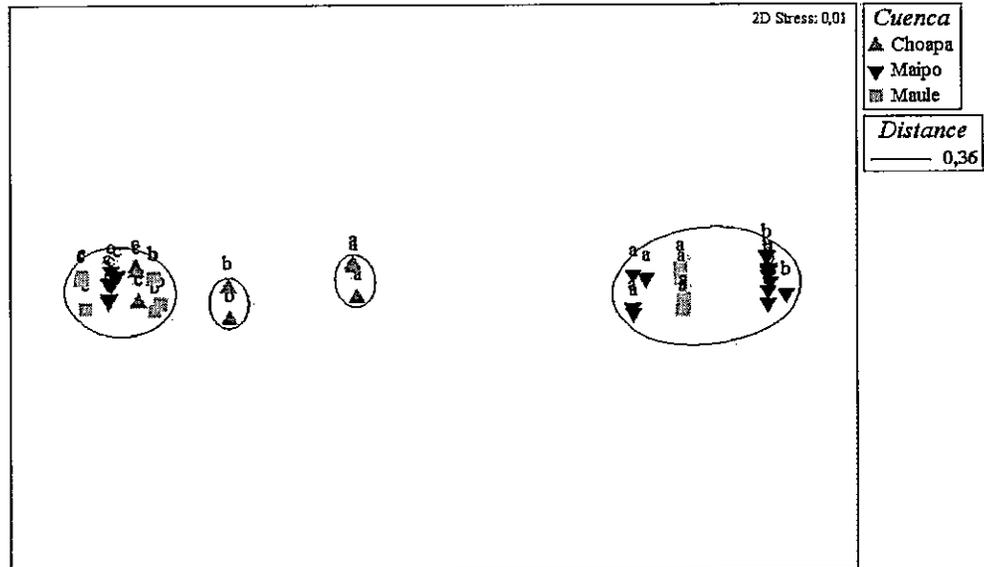


Figura 2 Distribución de pendientes a macroescala porcentual para las áreas de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.



**Figura 3** Análisis no métrico de escalamiento multidimensional (MDS) de distancia Eclidiana de las pendientes a macroescala porcentual para las áreas de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule, con un stress de 0,01.

**Tabla 1** Valores obtenidos del análisis multivariado permutacional de variación PERMANOVA para las pendientes a macroescala porcentual en el área de precordillera (a y b) y valle (c) de las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Fuente de Variación	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	Componente de Variación	Pseudo-F	P-Perm
Cuenca	2	67,445	33,723	0,30262	32,133	0,001
Alturas (Cuenca)	6	203,55	33,924	1,1807	32,325	0,001
Total	89	356				

**Tabla 2** Valores obtenidos del análisis multivariado permutacional de variación PERMANOVA para el caudal en los periodos estacionales (verano-otoño-invierno-primavera) en las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Fuente de Variación	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios	Componente de Variación	Pseudo-F	P-Perm
Cuenca	2	94,639	47,319	0,78347	151,93	0,001
Estaciones (Cuenca)	9	32,038	3,5597	0,21655	11,43	0,001
Total	179	179				

**Tabla 3** Prueba *a posteriori* del análisis PERMANOVA y sus respectivos *P*-valores obtenidos para el caudal en los periodos estacionales (verano-otoño-invierno-primavera) en las cuencas Choapa, Maipo y Maule.

Cuenca	Grupo	Significancia	
	Estaciones	<i>t</i>	<i>P</i> -perm
Choapa	Verano- Otoño	2,302	0,007
	Verano-Invierno	0,293	0,825
	Verano-Primavera	5,140	0,001
	Otoño-Invierno	3,897	0,002
	Otoño-Primavera	6,172	0,001
	Invierno-Primavera	5,453	0,001
Maipo	Verano- Otoño	3,334	0,001
	Verano-Invierno	3,038	0,001
	Verano-Primavera	0,819	0,417
	Otoño-Invierno	0,943	0,333
	Otoño-Primavera	5,153	0,001
	Invierno-Primavera	4,776	0,001
Maule	Verano- Otoño	1,270	0,254
	Verano-Invierno	3,866	0,002
	Verano-Primavera	5,912	0,001
	Otoño-Invierno	1,571	0,144
	Otoño-Primavera	3,581	0,003
	Invierno-Primavera	2,634	0,016

**Tabla 4** Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT colector versus las variables A) físicas del cauce y B) físico-químicas del agua, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

<b>A1) Prueba Marginal</b>					$SS_{Total}: 7725,2; gl: 88$	
Variabes	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.		
Altura	37,593	0,43032	0,516	0,004		
Pendiente	41,872	0,47957	0,472	0,005		
Ancho Cauce	459,51	5,5655	0,022	0,059		
Sustrato	209,08	2,448	0,121	0,027		
Profundidad	194,89	2,2775	0,128	0,025		

<b>A2) Prueba Secuencia</b>					$R^2: 10993; SS_R: 6876$		
Variabes	$R^2$	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum.	gl
Ancho Cauce	0,0594	459,51	5,5655	0,023	0,0594	0,0594	88
Altura	0,0915	247,94	3,0737	0,083	0,0320	0,0915	87
Sustrato	0,1027	86,662	1,0753	0,28	0,0121	0,1027	86
Pendiente	0,1074	35,633	0,43924	0,529	0,0046	0,1074	85
Profundidad	0,1099	19,5	0,23822	0,635	0,0025	0,1099	84

<b>B1) Prueba Marginal</b>					$SS_{Total}: 7725,2; gl: 88$	
Variabes	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.		
Conductividad	552,61	6,7799	0,011	0,071		
Alcalinidad Total	115,6	1,3369	0,234	0,014		
Dureza	211,01	2,4712	0,102	0,027		
Temperatura	186,98	2,1827	0,141	0,024		
Sólidos Disueltos	625,69	7,7556	0,01	0,080		
pH	50,799	0,58249	0,473	0,006		

<b>B2) Prueba Secuencia</b>					$R^2: 0,246; SS_R: 5812,7$		
Variabes	$R^2$	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum.	gl
Sólidos Disueltos	0,080	625,69	7,7556	0,007	0,0809	0,080	88
Alcalinidad Total	0,128	368,98	4,7695	0,029	0,0477	0,128	87
Dureza	0,214	661,28	9,3701	0,004	0,0856	0,214	86
Conductividad	0,237	178,72	2,5789	0,121	0,0231	0,237	85
Temperatura	0,245	58,979	0,8495	0,343	0,0076	0,245	84
pH	0,246	9,9047	0,14121	0,751	0,0012	0,246	83

**Tabla 5** Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT colector versus las variables A) nutrientes y B) macroiones y elementos, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

<b>A1) Prueba Marginal</b>					$SS_{Total}: 7725,2; gl: 88$		
Variables	SS (traza)	Pseudo-F	P	Prop.			
N- Total	178,79	2,0849	0,147	0,023			
N-NH <sub>4</sub>	16,588	0,18936	0,689	0,002			
NO <sub>2</sub>	10,631	0,12127	0,734	0,003			
NO <sub>3</sub>	510,77	6,2302	0,011	0,061			
P-Total	575,84	7,0879	0,014	0,074			
P-PO <sub>4</sub>	61,072	0,70123	0,403	0,007			

<b>A1) Prueba Secuencial</b>								$R^2: 0,2648; SS_R: 5679,6$	
Variables	R <sup>2</sup>	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum	gl		
P-Total	0,074	575,84	7,0879	0,010	0,0745	0,074	88		
P-PO <sub>4</sub>	0,175	781,29	10,674	0,002	0,1011	0,175	87		
NO <sub>3</sub>	0,216	313,16	4,4479	0,026	0,0405	0,216	86		
N-NH <sub>4</sub>	0,259	334,25	4,9664	0,032	0,0432	0,259	85		
N- Total	0,263	29,085	0,4292	0,511	0,0037	0,263	84		
NO <sub>2</sub>	0,264	12,014	0,1755	0,710	0,0015	0,264	83		

<b>B1) Prueba Marginal</b>					$SS_{Total}: 7725,2; gl: 88$		
Variables	SS (traza)	Pseudo-F	P	Prop.			
Fe	23,619	0,26987	0,626	0,0030			
Cu	1117	14,874	0,001	0,1445			
SO <sub>4</sub> =	1169,4	15,696	0,001	0,1513			
Cl -	1001,6	13,109	0,001	0,1296			
Ca ++	388,54	4,6603	0,039	0,0502			
Mg ++	499,67	6,0855	0,02	0,0646			
Na+	972,58	12,675	0,002	0,1259			
K+	566,99	6,9704	0,014	0,0733			
HCO <sub>3</sub> =	76,345	0,87835	0,356	0,0098			
CO <sub>3</sub> =	54,148	0,62116	0,472	0,0070			

<b>B2) Prueba Secuencial</b>								$R^2: 0,3577; SS_R: 4961,9$	
Variables	R <sup>2</sup>	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum	gl		
SO <sub>4</sub> =	0,15137	1169,4	15,696	0,001	0,15137	0,15137	88		
HCO <sub>3</sub> =	0,18987	297,42	4,1346	0,038	0,03850	0,18987	87		
Cu	0,24307	411	6,0448	0,012	0,05320	0,24307	86		
K+	0,27087	214,73	3,2404	0,06	0,02779	0,27087	85		
CO <sub>3</sub> =	0,27229	11,017	0,1646	0,715	0,00142	0,27229	84		
Na+	0,27626	30,653	0,4550	0,515	0,00396	0,27626	83		
Ca ++	0,30247	202,49	3,0814	0,09	0,02621	0,30247	82		
Cl -	0,33381	242,08	3,81	0,045	0,03133	0,33381	81		
Mg ++	0,35308	148,84	2,3826	0,137	0,01926	0,35308	80		
Fe	0,3577	35,701	0,5684	0,43	0,00462	0,3577	79		

**Tabla 6** Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad (H') del GFT pastoreador versus las variables A) físicas del cauce y B) físico-químicas del agua, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

<b>A1) Prueba Marginal</b>					SS <sub>Total</sub> : 11850; gl: 88	
Variables	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.		
Altura	2098,6	18,938	0,001	0,1771		
Pendiente	2864,5	28,054	0,001	0,2417		
Ancho Cauce	2018,1	18,063	0,001	0,17031		
Sustrato	2096,9	18,92	0,001	0,17696		
Profundidad	1719	14,932	0,001	0,14506		

<b>A2) Prueba Secuencial</b>					R <sup>2</sup> : 0,28379; SS <sub>R</sub> : 8487,2		
Variables	R <sup>2</sup>	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum	gl
Pendiente	0,24173	2864,5	28,054	0,001	0,2417	0,24173	88
Ancho Cauce	0,26709	300,5	3,0102	0,079	0,0253	0,26709	87
Sustrato	0,27359	77,03	0,76958	0,406	0,0065	0,27359	86
Altura	0,27968	72,192	0,71889	0,412	0,0060	0,27968	85
Profundidad	0,28379	48,615	0,48116	0,525	0,0041	0,28379	84

<b>B1) Prueba Marginal</b>					SS <sub>Total</sub> : 11850; gl: 88	
Variables	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.		
Temperatura	1636,2	14,097	0,001	0,138		
Conductividad	1552,8	13,27	0,001	0,131		
Sólidos Disueltos	1557,1	13,312	0,001	0,131		
pH	116,9	0,87672	0,362	0,009		
Dureza	914,76	7,3614	0,009	0,077		
Alcalinidad Total	689,33	5,4352	0,021	0,058		

<b>B2) Prueba Secuencial</b>					R <sup>2</sup> : 0,318; SS <sub>R</sub> : 8753,3		
Variables	R <sup>2</sup>	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum	gl
Temperatura	0,13807	1636,2	14,097	0,003	0,13807	0,13807	88
Alcalinidad Total	0,19882	719,9	6,5969	0,008	0,0607	0,19882	87
pH	0,25303	642,37	6,2411	0,01	0,0542	0,25303	86
Sólidos Disueltos	0,26103	94,811	0,9203	0,332	0,0080	0,26103	85
Conductividad	0,29204	367,47	3,6794	0,055	0,0310	0,29204	84
Dureza	0,30180	115,63	1,16	0,259	0,0097	0,30180	83

**Tabla 7** Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT pastoreador versus las variables A) nutrientes y B) macroiones y elementos, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

<b>A1) Prueba Marginal</b>					SS <sub>Total</sub> : 11850; gl: 88	
Variables	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.		
N- Total	1136,8	9,3376	0,004	0,095		
N-NH <sub>4</sub>	598,23	4,6787	0,026	0,050		
NO <sub>2</sub>	828,75	6,6171	0,012	0,069		
NO <sub>3</sub>	1593,7	13,674	0,001	0,134		
P-Total	1824,2	16,011	0,001	0,153		
P-PO <sub>4</sub>	759,76	6,0286	0,02	0,064		

<b>A2) Prueba Secuencial</b>								R <sup>2</sup> : 0,19024; SS <sub>R</sub> : 9595,7	
Variables	R <sup>2</sup>	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum.	gl		
P-Total	0,15394	1824,2	16,011	0,001	0,15394	0,15394	88		
NO <sub>3</sub>	0,16272	104,14	0,91316	0,37	0,00878	0,16272	87		
P-PO <sub>4</sub>	0,17822	183,67	1,6221	0,183	0,0155	0,17822	86		
N-NH <sub>4</sub>	0,18832	119,6	1,057	0,304	0,0101	0,18832	85		
N- Total	0,18987	18,458	0,16151	0,733	0,0015	0,18987	84		
NO <sub>2</sub>	0,19024	4,3148	0,0373	0,929	0,0003	0,19024	83		

<b>B1) Prueba Marginal</b>					SS <sub>Total</sub> : 11850; gl: 88	
Variables	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.		
Fe	804,2	6,4069	0,017	0,0678		
Cu	336,83	2,5745	0,116	0,0284		
SO <sub>4</sub> =	1061,9	8,6619	0,002	0,0896		
Cl -	777,08	6,1757	0,015	0,0655		
Ca ++	545,92	4,2499	0,042	0,0460		
Mg ++	739,63	5,8583	0,02	0,0624		
Na+	593,81	4,6423	0,03	0,0501		
K+	2115,3	19,122	0,001	0,1785		
HCO <sub>3</sub> =	290,08	2,2082	0,124	0,0244		
CO <sub>3</sub> =	59,521	0,44424	0,54	0,0050		

<b>B2) Prueba Secuencia</b>								R <sup>2</sup> : 0,35496; SS <sub>R</sub> : 7643,7	
Variables	R <sup>2</sup>	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum.	gl		
K+	0,1785	2115,3	19,122	0,001	0,1785	0,1785	88		
CO <sub>3</sub> =	0,22777	583,86	5,5509	0,019	0,0492	0,22777	87		
HCO <sub>3</sub> =	0,25203	287,46	2,7891	0,093	0,0242	0,25203	86		
Mg ++	0,28215	356,89	3,5662	0,046	0,0301	0,28215	85		
Fe	0,28873	78,02	0,77755	0,397	0,0065	0,28873	84		
SO <sub>4</sub> =	0,30957	246,87	2,5044	0,115	0,0208	0,30957	83		
Cl -	0,35258	509,68	5,4475	0,013	0,0430	0,35258	82		
Cu	0,35487	27,179	0,28797	0,632	0,0022	0,35487	81		
Ca ++	0,35493	0,67038	0,0070	0,991	0,0000	0,35493	80		
Na+	0,35496	0,4229	0,0043	0,99	0,0000	0,35496	79		

**Tabla 8** Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT depredador versus las variables A) físicas del cauce y B) físico-químicas del agua, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

<b>A1) Prueba Marginal</b>					<b>SS<sub>Total</sub>: 22509; gl: 88</b>		
<b>Variabes</b>	<b>SS(traza)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>	<b>Prop.</b>	<b>Prop.</b>		<b>gl</b>
Altura	3335,9	15,311	0,001		0,1482		
Pendiente	3967,7	18,832	0,001		0,17627		
Ancho Cauce	6465,2	35,462	0,001		0,28723		
Sustrato	6056,1	32,392	0,001		0,26906		
Profundidad	6402,4	34,981	0,001		0,28444		
<b>A2) Prueba Secuencial</b>					<b>R<sup>2</sup>: 0,35662; SS<sub>R</sub>: 14482</b>		
<b>Variabes</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>SS(traza)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>	<b>Prop.</b>	<b>Prop. acum.</b>	<b>gl</b>
Ancho Cauce	0,28723	6465,2	35,462	0,001	0,28723	0,28723	88
Profundidad	0,33493	1073,7	6,24	0,011	0,047701	0,33493	87
Altura	0,3444	213,02	1,2415	0,281	0,0094641	0,3444	86
Pendiente	0,35492	236,76	1,386	0,241	0,010518	0,35492	85
Sustrato	0,35662	38,45	0,22303	0,646	0,0017082	0,35662	84
<b>B1) Prueba Marginal</b>					<b>SS<sub>Total</sub>: 22509; gl: 88</b>		
<b>Variabes</b>	<b>SS(traza)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>	<b>Prop.</b>	<b>Prop.</b>		<b>gl</b>
Temperatura	730,72	2,9527	0,092		0,03246		
Conductividad	4210,4	20,249	0,001		0,18700		
Sólidos Disueltos	4479,3	21,863	0,001		0,19900		
pH	411	1,6368	0,174		0,01826		
Dureza	2291,1	9,9724	0,002		0,10179		
Alcalinidad Total	1331,7	5,534	0,017		0,05916		
<b>B2) Prueba Secuencial</b>					<b>R<sup>2</sup>: 0,5811; SS<sub>R</sub>: 9428,9</b>		
<b>Variabes</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>SS(traza)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>	<b>Prop.</b>	<b>Prop. acum.</b>	<b>gl</b>
Sólidos Disueltos	0,199	4479,3	21,863	0,001	0,1990	0,199	88
pH	0,35054	3410,9	20,300	0,001	0,1515	0,35054	87
Alcalinidad Total	0,42615	1701,8	11,330	0,002	0,0756	0,42615	86
Conductividad	0,54453	2664,6	22,092	0,001	0,1183	0,54453	85
Dureza	0,57797	752,73	6,6562	0,007	0,0334	0,57797	84
Temperatura	0,5811	70,378	0,6195	0,444	0,0031	0,5811	83

**Tabla 9** Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad (H') del GFT depreador versus las variables A) nutrientes y B) macroiones y elementos, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

<b>A1) Prueba Marginal</b>					SS <sub>Total</sub> : 22509; gl: 88		
Variables	SS (traza)	Pseudo-F	P	Prop.			
N- Total	3120	14,161	0,003	0,13861			
N-NH <sub>4</sub>	1696,8	7,1749	0,007	0,075386			
NO <sub>2</sub>	2905,3	13,042	0,001	0,12907			
NO <sub>3</sub>	4452,7	21,701	0,001	0,19782			
P-Total	6173,3	33,256	0,001	0,27426			
P-PO <sub>4</sub>	2679,6	11,892	0,001	0,11905			
<b>A2) Prueba Secuencial</b>					R <sup>2</sup> : 0,45943; SS <sub>R</sub> : 12168		
Variables	R <sup>2</sup>	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum	gl
P-Total	0,27426	6173,3	33,256	0,001	0,27426	0,27426	88
N- Total	0,29393	442,66	2,4232	0,105	0,019666	0,29393	87
P-PO <sub>4</sub>	0,31308	431,01	2,3973	0,124	0,019148	0,31308	86
NO <sub>2</sub>	0,34611	743,53	4,294	0,04	0,033033	0,34611	85
NO <sub>3</sub>	0,41514	1553,7	9,9136	0,003	0,069025	0,41514	84
N-NH <sub>4</sub>	0,45943	996,95	6,8006	0,006	0,044292	0,45943	83
<b>B1) Prueba Marginal</b>					SS <sub>Total</sub> : 22509; gl: 88		
Variables	SS (traza)	Pseudo-F	P	Prop.			
Fe	912,64	3,7188	0,065	0,040546			
Cu	1639	6,9111	0,016	0,072817			
SO <sub>4</sub> =	2896,3	12,995	0,001	0,12867			
Cl -	2400,9	10,507	0,003	0,10667			
Ca ++	942,29	3,845	0,066	0,041864			
Mg ++	744,87	3,0118	0,091	0,033093			
Na+	1571	6,6028	0,014	0,069795			
K+	5826,6	30,736	0,001	0,25886			
HCO <sub>3</sub> =	598,73	2,4048	0,103	0,0266			
CO <sub>3</sub> =	60,215	0,23605	0,664	0,00267			
<b>B2) Prueba Secuencial</b>					R <sup>2</sup> : 0,63586; SS <sub>R</sub> : 8196,3		
Variables	R <sup>2</sup>	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum	gl
K+	0,25886	5826,6	30,736	0,001	0,25886	0,25886	88
CO <sub>3</sub> =	0,35764	2223,3	13,378	0,001	0,098777	0,35764	87
HCO <sub>3</sub> =	0,45985	2300,7	16,274	0,001	0,10221	0,45985	86
Mg ++	0,58886	2903,7	26,67	0,001	0,129	0,58886	85
Fe	0,60641	395,04	3,7456	0,048	0,017551	0,60641	84
SO <sub>4</sub> =	0,62498	418,04	4,1104	0,046	0,018572	0,62498	83
Cl -	0,62966	105,28	1,0356	0,32	0,0046773	0,62966	82
Cu	0,63417	101,52	0,99868	0,341	0,0045105	0,63417	81
Ca ++	0,63556	31,377	0,30601	0,583	0,001394	0,63556	80
Na+	0,63586	6,7499	6,506E-2	0,847	0,00029988	0,63586	79

**Tabla 10** Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad ( $H'$ ) del GFT fragmentador versus las variables A) físicas del cauce y B) físico-químicas del agua, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

<b>A1) Prueba Marginal</b>					$SS_{Total}: 7501,6; gl: 88$	
Variables	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.		
Altura	285,9	3,4868	0,074	0,038112		
Pendiente	1383,3	19,897	0,001	0,18441		
Ancho Cauce	472,84	5,92	0,011	0,063033		
Sustrato	1167,5	16,22	0,001	0,15563		
Profundidad	480,18	6,0181	0,018	0,06401		

<b>A2) Prueba Secuencial</b>					$R^2: 0,28912; SS_R: 5332,7$		
Variables	R <sup>2</sup>	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum.	gl
Pendiente	0,18441	1383,3	19,897	0,001	0,18441	0,18441	88
Altura	0,21528	231,61	3,4231	0,077	0,030875	0,21528	87
Sustrato	0,24416	216,67	3,2863	0,071	0,028883	0,24416	86
Profundidad	0,28248	287,46	4,5396	0,036	0,03832	0,28248	85
Ancho Cauce	0,28912	49,753	0,7837	0,376	0,0066324	0,28912	84

<b>B1) Prueba Marginal</b>					$SS_{Total}: 7501,6; gl: 88$	
Variables	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.		
Temperatura	211,5	2,5531	0,111	0,028195		
Conductividad	738,5	9,6093	0,004	0,098447		
Sólidos Disueltos	644,6	8,2731	0,010	0,085933		
pH	187,42	2,255	0,145	0,024985		
Dureza	436,95	5,4428	0,027	0,058247		
Alcalinidad Total	390,14	4,8277	0,033	0,052007		

<b>B2) Prueba Secuencial</b>					$R^2: 0,11915; SS_R: 6607,7$		
Variables	R <sup>2</sup>	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum.	gl
Conductividad	0,09844	738,5	9,6093	0,006	0,098447	0,09844	88
Alcalinidad Total	0,10847	75,229	0,97863	0,325	0,010028	0,10847	87
Dureza	0,11474	47,027	0,60902	0,444	0,006269	0,11474	86
Sólidos Disueltos	0,11817	25,732	0,33064	0,563	0,003430	0,11817	85
pH	0,11871	4,0156	0,05102	0,845	0,000535	0,11871	84
Temperatura	0,11915	3,3407	0,04196	0,873	0,000445	0,11915	83

**Tabla 11** Valores obtenidos del análisis de distancia basado en un modelo lineal (DISTLM) para la diversidad (H') del GFT fragmentador versus las variables A) nutrientes y B) macroiones y elementos, incluyendo una 1) prueba marginal y 2) secuencial.

<b>A1) Prueba Marginal</b>					SS <sub>Total</sub> : 7501,6; gl: 88		
Variables	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.			
N- Total	525,05	6,6228	0,009	0,069992			
N-NH <sub>4</sub>	46,477	0,54861	0,494	0,0061956			
NO <sub>2</sub>	188,86	2,2727	0,165	0,025176			
NO <sub>3</sub>	428,13	5,3264	0,028	0,057073			
P-Total	546,73	6,9178	0,018	0,072882			
P-PO <sub>4</sub>	256,53	3,1158	0,072	0,034196			
<b>A2) Prueba Secuencial</b>					R <sup>2</sup> : 0,15266; SS <sub>R</sub> : 6356,4		
Variables	R <sup>2</sup>	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum	gl
P-Total	0,072882	546,73	6,9178	0,013	0,072882	0,072882	88
N-NH <sub>4</sub>	0,085846	97,248	1,2337	0,265	0,012964	0,085846	87
P-PO <sub>4</sub>	0,11044	184,46	2,3773	0,126	0,02459	0,11044	86
NO <sub>3</sub>	0,11603	41,953	0,53776	0,457	0,0055925	0,11603	85
NO <sub>2</sub>	0,13873	170,32	2,2144	0,142	2,2705	0,13873	84
N- Total	0,15266	104,45	1,3639	0,254	0,013924	0,15266	83
<b>B1) Prueba Marginal</b>					SS <sub>Total</sub> : 7501,6; gl: 88		
Variables	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.			
Fe	43,067	0,50813	0,497	0,0057411			
Cu	161,41	1,9351	0,166	0,021517			
SO <sub>4</sub> =	273,59	3,331	0,045	0,036471			
Cl -	399,34	4,948	0,027	0,053234			
Ca ++	407,52	5,0552	0,027	0,054325			
Mg ++	446,13	5,5644	0,025	0,059471			
Na+	413,84	5,1381	0,022	0,055167			
K+	896,19	11,939	0,002	0,11947			
HCO <sub>3</sub> =	241,42	2,9263	0,088	0,032183			
CO <sub>3</sub> =	293,07	3,5778	0,066	0,039068			
<b>B2) Prueba Secuencial</b>					R <sup>2</sup> : 0,2914; SS <sub>R</sub> : 5315,6		
Variables	R <sup>2</sup>	SS(traza)	Pseudo-F	P	Prop.	Prop. acum	gl
K+	0,11947	896,19	11,939	0,002	0,11947	0,11947	88
HCO <sub>3</sub> =	0,13213	95,005	1,2696	0,247	0,012665	0,13213	87
Mg ++	0,1441	89,794	1,2027	0,263	0,01197	0,1441	86
Cu	0,14581	12,79	0,16967	0,687	0,001705	0,14581	85
Cl -	0,15151	42,817	0,56507	0,462	0,0057078	0,15151	84
Fe	0,15507	26,682	0,3494	0,592	0,0035568	0,15507	83
Na+	0,17792	171,42	2,2794	0,135	0,022851	0,17792	82
CO <sub>3</sub> =	0,24366	493,12	7,0399	0,012	0,065735	0,24366	81
Ca ++	0,28041	275,73	4,0864	0,044	0,03,06756	0,28041	80
SO <sub>4</sub> =	0,2914	82,402	1,2247	0,206	0,010985	0,2914	79