

IMPORTANCIA DE LAS REGIONES MEDITERRÁNEA, TEMPLADA Y PATAGÓNICA EN LA DIVERSIDAD DE EPHEMEROPTERA, PLECOPTERA Y TRICHOPTERA: IMPLICANCIAS DE FUTUROS CAMBIOS AMBIENTALES EN SUS DISTRIBUCIONES

Alejandro Palma

Centro Nacional del Medio Ambiente (CENMA), Avenida Larraín 9975, La Reina, Santiago, Chile; Instituto de Filosofía y Ciencias de la Complejidad (IFICC), Los Alerces 3024, Ñuñoa, Santiago, Chile. apalma@ificc.cl

Resumen

Los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (EPT) han sido ampliamente utilizados como indicadores del cambio ambiental. En este trabajo se analiza su diversidad y distribución en un gradiente ambiental, abarcando desde una zona en extremo árida a una de intensas lluvias (Desierto a Patagonia). La zona Árida evidencia una ausencia casi absoluta de especies de EPT, mientras que la mayor diversidad se encuentra en las zonas mediterránea y templada entre los 33° S y 42° S, con una diversidad importante en Patagonia que presenta además un alto endemismo. Al analizar patrones de distribución basados en taxa similares, se observa que el grupo de los Ephemeroptera presenta diferencias en la composición de especies entre las zonas mediterránea y patagónica. Plecoptera es un grupo que presenta una amplia distribución discontinua en parches, similar a Trichoptera evidenciando diferencias consistentes en la composición de especies entre las zonas mediterránea, templada y patagónica. Cambios ambientales globales podrían afectar mayormente a la zona mediterránea, incidiendo en la desaparición de algunas especies más sensibles. La alta diversidad a nivel de familias, géneros y especies, sumado a su elevado endemismo en estos tres grupos en comparación a otras latitudes, muestra la importancia de proteger y conservar las ecorregiones mediterránea, templada y patagónica.

Palabras clave: Bioindicadores, conservación, cambio global, distribución.

Importance of the mediterranean, temperate and patagonian regions in diversity of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera: implications of environmental changes in their future distributions

Abstract

The orders Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera (EPT) have been widely used as indicators of environmental change. This paper analyzes its diversity and distribution in an environmental gradient, ranging from extremely arid to intense rain areas (Desert to Patagonia). Arid zone shows an almost complete absence of EPT species, while the highest diversity is found in Mediterranean and temperate areas between 33°S and 42°S, with a significant diversity in Patagonia which also has high endemism. When analyzing distribution patterns based on similar taxa, it is observed that the mayfly group differs in species composition between the Mediterranean and Patagonia areas. Plecoptera is a group widely distributed discontinuously in patches, similar to Trichoptera, showing consistent differences in species composition between the Mediterranean, Temperate and Patagonian areas. Global environmental changes could seriously affect the Mediterranean area, contributing to the disappearance of some sensitive species. The high diversity at family, genus and species, together with its high endemism in these three groups

compared to other latitudes, shows the importance of protecting and conserving Mediterranean ecoregions, Temperate and Patagonia.

Key words: Bioindicators, conservation, distribution, global change.

Introducción

La biodiversidad representa una idea compleja que se refiere a la variedad de formas de vida en todos los niveles de organización biológica, aunque frecuentemente se le asocia también a la riqueza de especies presentes en una zona determinada. La sociedad contemporánea en su conjunto tiende a convenir que la protección de la biodiversidad frente a amenazas naturales o antropogénicas es una tarea positiva y conveniente, de la cual en las aguas corrientes recientemente comienzan a desarrollarse un mayor número de estudios a escalas globales (Palma *et al.*, 2013). Una de las características más conspicuas de la diversidad es que no se distribuye de manera homogénea, por lo que conocer los patrones a escala regional y/o local ha sido un enfoque utilizado con frecuencia en ecología (Gaston, 2000). Desde un punto de vista científico, se ha documentado que modificaciones en las variables ambientales pueden afectar la diversidad, distribución y abundancia de las especies de las aguas continentales debido a la fragilidad que presentan (Vörösmarty *et al.*, 2010). En este contexto, el conocimiento de la biodiversidad mundial (y principalmente la pérdida de la misma) ha atraído mucha atención, aunque la literatura y discusiones sobre conservación raramente mencionan a los macroinvertebrados de aguas corrientes, debido a que constituyen un grupo poco atractivo para el hombre.

Entre los estudios de macroinvertebrados bentónicos, los grupos Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (en adelante EPT, por las iniciales de cada grupo) han sido probablemente los taxa más representativos de las aguas corrientes participando de manera fundamental en su ecología, principalmente en las transformaciones de materia orgánica (Bernal, 2003), tramas tróficas (Heino, 2005) y últimamente han sido ampliamente utilizados como bioindicadores (*e.g.* Figueroa *et al.*, 2003) por su alta sensibilidad a cambios en el ambiente. Este último punto resulta de particular importancia pues se sabe que estas comunidades son susceptibles en especial a pequeños incrementos de temperatura (Ward & Stanford, 1982; Allan, 1995; Jacobsen *et al.*, 1997; Durance & Ormerod, 2007), por lo que variaciones sobre el ambiente dadas por la latitud o por los efectos del cambio climático pueden llegar a ser de suma relevancia. Moya *et al.*, (2009) sugieren que el futuro cambio climático tendrá mayor efecto en los cambios de la estructura taxonómica de macroinvertebrados (especialmente en EPT) que en la estructura funcional, lo que indica que probablemente tendrá implicaciones más fuertes en la conservación de algunos taxa, más que en la composición de los atributos de la comunidad de macroinvertebrados.

A nivel global los patrones de diversidad de estas especies han sido descrita por Vinson & Hawkins (2003), quienes encuentran que el orden Trichoptera es más diverso cercano al Ecuador, presentando una disminución de diversidad hacia zonas templadas, en tanto que para Plecoptera y Ephemeroptera incrementa desde el Ecuador hacia los polos con un máximo en zonas templadas. Por otra parte, Bonada *et al.* (2007) aportó evidencia de la importancia de las zonas mediterráneas en la diversidad de algunos taxa. En su estudio, diferentes zonas

mediterráneas y templadas que incluían períodos secos (Europa, Este Medio y Norte de África) fueron estudiadas, encontrando que la diversidad y la riqueza de rasgos biológicos fueron más altos en zonas mediterráneas respecto a zonas templadas, siendo Trichoptera uno de los más diversos en esa zona (ver también Bonada *et al.*, 2005).

Chile presenta un gradiente latitudinal de temperatura, donde están presentes ambas zonas (mediterránea y templada), las que han sido bastante estudiadas y podrían presentar este mismo patrón. Palma & Figueroa (2008) analizaron la distribución de los plecópteros a lo largo de Chile, encontrando que ambas regiones evidenciaban una gran diversidad y que la distribución de numerosas especies se extendía por varios grados de latitud. Asimismo, sugirieron que la actual distribución del grupo podría estar fuertemente sesgada a trabajos realizados hace décadas, faltando especialistas que entreguen estudios actualizados. La gran importancia de estos grupos contrasta fuertemente con la escasa información disponible sobre su diversidad y real distribución, además de los estados de conservación de los distintos taxa. Dado lo anterior y considerando además que estos grupos son utilizados como indicadores de la calidad ambiental (bioindicadores), es importante observar a macroescala su distribución y determinar su presencia y ausencia, bajo la hipótesis que los patrones de diversidad y distribución de estos tres grandes grupos de macroinvertebrados acuáticos (Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera) serían congruentes con lo descrito en la literatura. Es decir, Trichoptera será más diverso (en riqueza de especies) en la zona mediterránea (Bonada *et al.*, 2007) y Ephemeroptera y Plecoptera hacia la zona templada (Vinson & Hawkins 2003), evidenciando entonces la importancia de estas regiones climáticas para estos grupos. Dado que este estudio abarca un gradiente latitudinal desde una zona en extremo árida (zona norte de Chile) a una de intensas lluvias como es la Patagonia chilena (extremo sur de Chile), se analiza la posible importancia de esas zonas en la distribución de estas especies y la existencia de patrones de distribución basada en similitudes taxonómicas en los grupos bajo estudio. Finalmente, se discute las implicancias que tendrían los cambios ambientales en sus distribuciones.

Materiales y Métodos

El área de estudio se encuentra entre los 17°S y los 56°S, que corresponde políticamente al Territorio de Chile. Para efectos de este estudio, se dividió al país en cuatro grandes zonas delimitadas por el clima: una zona Árida entre los 17°S–29°S; una zona mediterránea entre los 30°–37° S; una zona templada entre los 38°–42° S; y una zona extrema austral correspondiente a la Patagonia chilena, que incluye la región de Aysén y Magallanes entre los 43°S–56°S.

Los datos fueron obtenidos de publicaciones en revistas científicas con la información más actualizada sobre la distribución de estos tres grupos. Para Trichoptera se siguió a Flint (1974) y Rojas (2006), incorporando a este último listado los descubrimientos de Holzenthal (2004) y el género *Australochorema* en la familia Hydrobiosidae con dos especies: *A. rectispinum* Schmid, 1955 y *A. brachytergum* Flint, 1974; además del trabajo de Oyanedel *et al.* (2008) donde describe la presencia de algunas familias identificadas sólo hasta nivel de género. Para Plecoptera se siguió a Palma & Figueroa (2008), agregando dos especies no incluidas en ese trabajo: *Potamoperla testacea* Vera, 2006 y *Chilenoperla elongata* Vera, 2008; mientras que para Ephemeroptera se siguió

la información entregada por Camousseigh (2006) y Vera-Palacios (2007), la cual amplía la distribución de algunas especies. Adicionalmente, se siguió a Mercado & Elliot (2004), quienes remueven la especie *Metamonius hollermayeri* Navas, 1936 por ser sinonimia con *Metamonius anceps* Eaton, 1883. Con estos datos se construyó una matriz de distribución diferenciada cada un grado de Latitud Sur (1°S), de modo de poder observar gráficamente como varía la distribución a lo largo del gradiente latitudinal. Para observar patrones de distribución basada en similitudes taxonómicas en los grupos bajo estudio, se realizó un análisis de conglomerados jerárquicos, utilizando el método UPGMA y la medida de distancia de Bray-Curtis (Vivanco 1999). Se realizaron 1000 réplicas de bootstrap con el objetivo de comprobar si las agrupaciones obtenidas son consistentes. El porcentaje de réplicas que soporta cada nodo se representan en el dendrograma. Los análisis se realizaron en el programa estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2001).

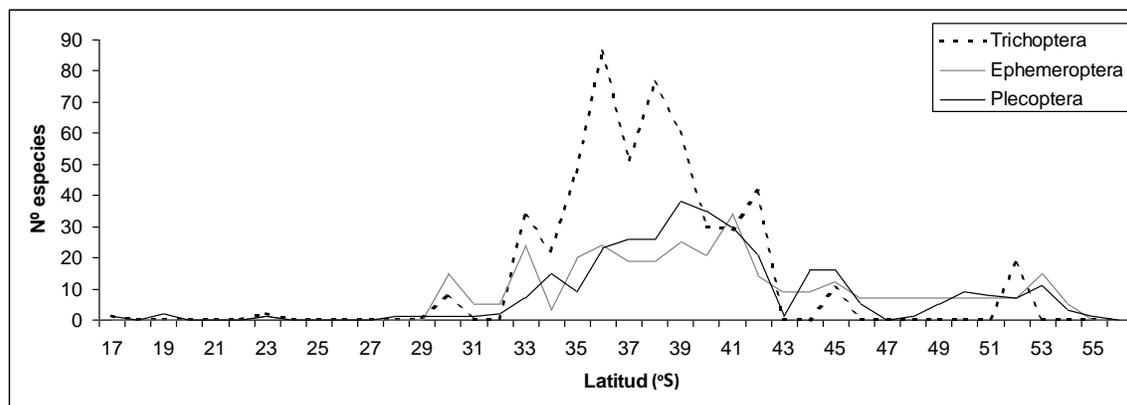


Figura 1. Distribución latitudinal de Trichoptera, Ephemeroptera y Plecoptera en Chile.

Figure 1. Latitudinal distribution of Trichoptera, Ephemeroptera and Plecoptera in Chile

Resultados

Un total de 217 especies de Trichoptera (33 géneros y 18 familias), 66 especies de Plecoptera (35 géneros y 6 familias) y 55 especies de Ephemeroptera (25 géneros y 7 familias) se han descrito para Chile (ver Anexo 1). Estos resultados aumentan levemente la diversidad de especies según los trabajos listados anteriormente para los dos primeros grupos, con un endemismo superior al 50% de las especies para cada grupo revisado.

En la Figura 1, se observa que la mayor diversidad para los tres grupos analizados se concentra entre los 33°S y 42°S (zona mediterránea-templada), donde la máxima diversidad de Trichoptera (87 especies) se encuentra entre los 36° y 38° S, (zona mediterránea) doblando en número de especies a los otros grupos. Asimismo, otro punto de alta diversidad en este grupo se presenta en el paralelo 42°S, lugar correspondiente a la Isla de Chiloé (41 especies). Para los otros dos grupos, los puntos de máxima diversidad se desplazan hacia la zona templada: para Plecoptera

se observa a los 39°S (Valdivia, 38 especies), mientras que para Ephemeroptera a los 41°S (Osorno, 34 especies). La diversidad es prácticamente nula entre los 17°S y 29°S (zona Árida) presentando entre una y tres especies por grupo; las zonas mediterránea y templada son de alta diversidad, con valores similares para los tres grupos, encontrando un mínimo de 37 y máximo de 146 especies, mientras que en Patagonia se evidencia un segundo punto de diversidad, con un mínimo de 22 especies y un máximo de 28 especies para los grupos en estudio (Tabla 1).

Tabla 1. Diversidad (riqueza específica) de EPT para las cuatro zonas comparadas en este estudio.

Table 1. Diversity (specific richness) of EPT for the four zones evaluated in this study.

Grupo/Zona	Árida	Mediterránea	Templada	Patagonia
Ephemeroptera	1	38	37	22
Plecoptera	2	40	53	28
Trichoptera	3	146	122	27

Al analizar patrones de distribución basados en taxa similares, se observa que el grupo de los Ephemeroptera presenta diferencias en la composición de especies entre las zonas mediterránea y Patagonia (Figura 2a), donde el análisis de clados muestra que las agrupaciones obtenidas son consistentes. Solo dos familias presentan amplia distribución en este grupo (Baetidae y Leptophlebiidae) distribuyéndose desde el Mediterráneo a la Patagonia. Plecoptera es un grupo que presenta una amplia distribución discontinua en parches, con baja similitud entre regiones (Figura 2b), al igual que Trichoptera, que presenta una distribución que evidencia diferencias consistentes en la composición de especies entre las zonas mediterránea, templada y patagónica (Figura 2c).

Una mirada a las familias y géneros presentes en estas zonas, nos indica que: a) para Trichoptera en la zona Árida sólo una familia es descrita con dos géneros (Hydroptilidae con *Metrichia* y *Oxyethira*); mientras que para Patagonia se describen once familias (Helicophidae con los géneros *Austrocentrus* y *Eosericoctoma*; Hydrobiosidae con *Australocorema*, *Cailloma*, *Iguazu*, *Metacorema*, *Neatopsyche*, *Rheocorema*; Hydroptilidae con *Oxyethira*; Glossosomatidae con *Mastigoptila* y *Scotiotrichia*; Limnephilidae con *Metacosmoecus*, *Monocosmoecus* y *Verger*, y Policentropodidae con *Polycentropus*). Se suman las familias descritas por Oyanedel *et al.* (2008) que describe a Helicopsychidae, con el género *Helicopsyche*, Hydopsichidae con *Smicridea*, Lepto-

Distribución Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera

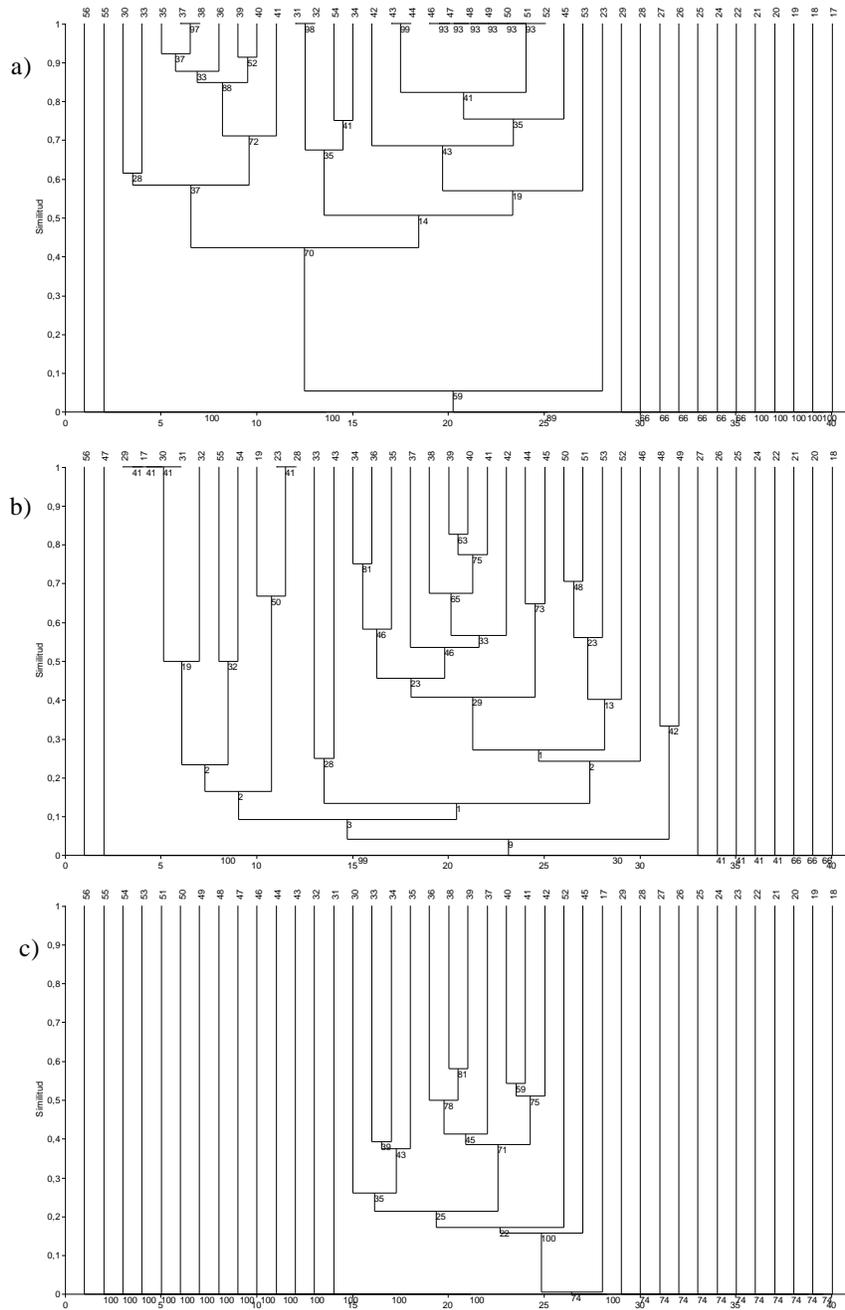


Figura 2. Similitud de Bray-Curtis (bootstrap = 1000) para la distribución latitudinal de a) Ephemeroptera, b) Plecoptera y c) Trichoptera en Chile. El porcentaje de réplicas que soporta cada nodo se representan en el dendrograma.

Figure 2. Bray-Curtis similarity (bootstrap = 1000) for latitudinal distribution of a) Ephemeroptera, b) Plecoptera and c) Trichoptera in Chile. The percentage of replicates that supports each node are shown in the cluster.

ceridae con *Hudsonema* y Philopotámidae con *Dolophilodes*; b) para Ephemeroptera en la zona Árida sólo se encuentra la familia Baetidae con *Andesiop*, mientras que para Patagonia se describe la presencia de cuatro familias (Baetidae con *Andesiops*, Ameletopsidae con *Chiloporter* y *Chasquihua*, Leptophlebiidae con *Archetraulodes*, *Atalophlebioides*, *Magallanela*, *Massartellopsis*, *Meridialaris*, *Nousia* y *Penaphlebia*, Nesameletidae con *Metamoniuss anceps* Eaton, 1883 y Oligoneuriidae con *Murphyella needhami* Lestage, 1929) y (c) para Plecoptera en la zona Árida se describe sólo una familia (Gripopterygidae con *Claudioperla* y *Limnoperla*), mientras que una gran diversidad se describe para Patagonia con presencia de las seis familias que componen al grupo (Diamphipnoidae con *Diamphipnopsis*; Austroperlidae con *Klapopteryx* y *Penturoperla*; Gripopterygidae con *Andiperlodes*, *Antarctoperla*, *Araucanioperla*, *Aubertoperla*, *Ceratoperla*, *Chilenoperla*, *Limnoperla*, *Megandiperla*, *Notoperla*, *Senzilloides*, *Potamoperla* y *Rhithroperla*; Notonemouridae con *Austronemoura*, *Neofulla*, *Neonemoura* y *Udamocercia*; y la familia Perlidae con *Kempnyella*, *Inconeura* y *Pictetoperla*.

Discusión y conclusión

Las zonas mediterránea y templada (30°S–42°S) presentaron la mayor diversidad (riqueza específica) de estos grupos. Para Trichoptera la zona mediterránea es una región de alta diversidad, concordando con otros trabajos sobre este grupo en zonas mediterráneas de Europa (Bonada *et al.*, 2005); por otro lado, Plecoptera y Ephemeroptera son levemente más diversos hacia la zona templada concordando con Vinson & Hawkins (2003) y Boyero (2002). Sin embargo, se observa que la riqueza específica es similar entre ambas regiones para los tres grupos estudiados. En cambio, la zona Árida presenta una ausencia casi absoluta de especies de EPT, mientras que el extremo sur de la Patagonia presenta un segundo incremento importante de diversidad para los tres grupos, siendo una de las regiones menos estudiadas (Oyanedel *et al.*, 2008). Por otra parte, el análisis de patrones de distribución basados en taxa similares evidencia un recambio de especies entre las regiones mediterránea, templada y patagónica, lo cual estaría basado en el alto endemismo que presentan estos tres órdenes (Camousseigh, 2006; Rojas, 2006; Palma & Figueroa, 2008).

La actual distribución de estos grupos resulta relevante para diversos aspectos de su conservación y utilización como indicadores biológicos: dado que estos grupos son sensibles a los cambios de temperatura, resultan importantes indicadores de las consecuencias del cambio climático, viéndose fuertemente afectados en su diversidad y estructura taxonómica y/o comunitaria. Se ha documentado que modificaciones en las variables climáticas pueden dar lugar a cambios en la distribución y diversidad de especies a través de la latitud (Castella *et al.*, 2001; Crozier, 2004; Hampe & Petit, 2005; Morrison *et al.*, 2005). También, se ha evidenciado el efecto negativo del aumento de la temperatura del agua en estos grupos (Haidekker & Hering, 2008), donde tanto el aumento de la temperatura ambiental como la disminución de la vegetación ribereña cobran importancia, al actuar como amortiguadora de la influencia solar directa. Los efectos se relacionan principalmente sobre rasgos de historia de vida, como la postura de huevos y la plasticidad en los ciclos de vida. Así, Plecoptera y Trichoptera han evolucionado en aguas frías por más de 200 millones de años (Wiggins & Mackay, 1978), por lo

que resulta poco probable que ante un rápido incremento en la temperatura logren responder de manera plástica, adaptándose o aclimatándose a las nuevas condiciones, siendo más probable que sus poblaciones se desplacen y prefieran latitudes más altas o lugares más elevados (Boyero *et al.*, 2011). Estos mismos autores (Boyero *et al.*, 2011) señalan la importancia del bosque de ribera no solo por ser un regulador en la temperatura de las aguas corrientes, sino porque además aporta materia orgánica al sistema que actúa en el ciclo del carbono, donde estos grupos participan como descomponedores. La desaparición de estos grupos podría incluso producir una retroalimentación positiva al cambio climático, incrementando sus efectos (Heimann & Reichstein, 2008). En los sistemas Mediterráneos la vegetación riparina sufre gran estrés durante el verano (Bernal *et al.*, 2003) a diferencia de los sistemas Templados. Si la estación seca se extiende progresivamente en duración por efecto del cambio a nivel global, estos sistemas se verán modificados en su estructura y función (Sabater *et al.*, 2008; Boix, *et al.* 2010) de manera más intensa que las otras regiones. Bajo este escenario, uno de los mayores efectos puede deberse a que ríos que aún son permanentes se harán intermitentes y los arroyos intermitentes de hoy solo dispondrán de agua durante los pocos meses de lluvia (Sabater, 2008; Moya *et al.*, 2009). En este sentido, los patrones de diversidad de estos macroinvertebrados pueden ir desplazándose cada vez más hacia zonas templadas, puesto que las zonas áridas y mediterráneas que reciben su disponibilidad de aguas desde glaciares y lagunas altoandinas irían incrementando sus periodos de sequías, repercutiendo sobre las comunidades acuáticas.

Si bien para la Patagonia el efecto de la temperatura y del cambio climático no parecería afectar directamente a estos grupos, la intervención de este ecosistema viene de la mano con otras acciones humanas. Esta región incluye uno de los sistemas hídricos más complejos del mundo y presenta un segundo incremento en la diversidad de especies que resulta importante atender (ver figura 1). Valdovinos *et al.* (2010) identificó zonas de endemismos en la cuenca del río Aysén sustentada por el plecóptero *Ceratoperla fazi* (Navas, 1934) y el cangrejo *Aegla neuquensis* Smith, 1942. Además, esta zona mantiene un reservorio de la diversidad de Plecoptera, encontrándose representadas el 100% de las familias, y a nivel de especies encontramos restringida a esta zona a *Andiperla willinki* Aubert, 1956, *Andiperlodes holdgatei* Illies, 1963, *Antarctoperla andersoni* Enderlein, 1905, *Notoperla tunelina* (Navas, 1917) y *Megandiperla kuscheli* Illies, 1960 (Gripopterygidae). Para Ephemeroptera el total de especies representa el 26% a nivel nacional (Camosseigh, 2006) presentando especies endémicas como *Atalophlebioides lestagei* Ulmer, 1904, *Meridialaris patagonica* (Lestage, 1931), *Magallanella flinti* Pescador & Peters, 1980 (Leptophlebiidae) y *Chaquihua bullocki* (Navas, 1929) (Ameletopsidae). Para Trichoptera las especies *Austrocentrus bifidus* Flint, 1997 (Helicophidae), *Rheochorema magellanicum* Flint, 1974 (Hydrobiosidae), *Verger armatus* (Ulmer, 1904) y *Verger stenopterus* (Schmid, 1955) (Limnephilidae) están restringidos a esta zona. Esto suma un total de 13 especies endémicas que únicamente se encuentran en esta zona biogeográfica.

La alta diversidad a nivel de familias, géneros y especies, sumado a su elevado endemismo en estos tres grupos en comparación a otras latitudes, debiera incentivar al menos estudios de conservación de la biodiversidad. Necesitamos anticiparnos y prevenir pérdidas futuras aun cuando nuestro conocimiento sea incompleto en cuanto a sus relaciones ecológicas (Strayer & Dudgeon, 2010). En la actualidad podría existir mayor información sobre la distribución de estos

grupos y sus categorías de conservación dada la gran cantidad de estudios de evaluación de impacto ambiental y biomonitoreos que se llevan a cabo a lo largo del país, los cuales han registrado un incremento explosivo en los últimos años debido a las nuevas leyes ambientales, abarcando incluso regiones poco exploradas en años anteriores, convirtiéndose entonces en valiosa fuente de información (Palma *et al.* 2013). Sin embargo, existe un divorcio casi total en el desarrollo de la investigación y la información disponible con estas evaluaciones. El desarrollo de estudios a escala macroecológica y la utilidad de estos grupos como bioindicadores, nos permitirá apreciar los efectos más notorios de los cambios que se irán produciendo a escala local y regional producto de las distintas actividades antropogénicas, como son la intervención de los cursos de agua y el cambio climático producto del calentamiento global. Con todo, los patrones de distribución y diversidad en un gradiente de variación ambiental muestran la importancia de proteger el clima Mediterráneo, Templado y Patagónico, como ecorregiones de alta diversidad biológica (Abell *et al.*, 2008).

Agradecimientos

El autor desea agradecer a Javier González, Claudio Reyes y a dos revisores anónimos, quienes ayudaron en el mejoramiento de este manuscrito.

Referencias bibliográficas

- Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. Contreras Balderas, W. Bussing, M. Stiassny, P. Skelton, G. R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, R. Ng, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J. V. Higgins, T. J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H. L. López, R. E. Reis, J. G. Lundberg, M. H. Sabaj Pérez & P. Petry, 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58: 403–414.
- Allan, J. D., 1995. *Stream ecology, structure and function of running waters*. Chapman & Hall, London.
- Bernal, S., A. Butturini, E. Nin, F. Sabater & S. Sabater, 2003. Leaf litter dynamics and nitrous oxide emission in a mediterranean riparian forest: implication for soil nitrogen dynamics. *Journal of Environmental Quality*, 32: 191–197.
- Boix, D., E. García-Berthou, S. Gascón, L. Benejam, E. Tornés, J. Sala, J. Benito, A. Munné, C. Solà & S. Sabater, 2010. Response of community structure to sustained drought in mediterranean rivers. *Journal of Hydrology*, 383: 135–146.
- Bonada, N., C. Zamora-Muñoz, M. Rieradevall & N. Prat, 2005. Ecological and historical filters constraining spatial caddisfly distribution in mediterranean rivers. *Freshwater Biology*, 50: 781–797.
- Bonada, N., S. Dolédec & B. Statzner, 2007. Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, 13: 1658–1671.
- Boyero, L., 2002. Insect biodiversity in freshwater ecosystems: is there any latitudinal gradient?. *Marine and Freshwater Research*, 53: 753–755.

- Boyero, L, R. G. Pearson, M. O. Gessner, L. A. Barmuta, V. Ferreira, M. A. S. Graca, D. Dudgeon, A. J. Boulton, M. Callisto, E. Chauvet, J. E. Heson, A. Bruder, R. Albariño, C. M. Yule, M. Arunachalam, J. N. Davies, R. Figueroa, A. S. Flecker, A. Ramírez, R. G. Death, T. Iwata, J. M. Mathooko, C. Mathuriau, J. F. Goncalves Jr, M. S. Moretti, T. Jinggut, S. Lamothe, C. M. Erimba, L. Ratnarajah, M. H. Schindler, J. Castela, L. Buria, A. Cornejo, V. Villanueva & D. C. West, 2011. A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecology Letters*, 14: 289–294.
- Camousseight, A., 2006. Estado de conocimiento de los Ephemeroptera de Chile. *Gayana*, 70(1): 50–56.
- Castella, E., H. Adasteinsson, J. E. Brittain, G. M. Gislason, A. Lehmann, V. Lencioni, B. Lods-Crozet, B. Maiolini, A. M. Milner, J. S. Olafson, S. J. Saltveit & D. L. Snook, 2001. Macroinvertebrate richness and composition along a latitudinal gradient of European glacier-fed streams. *Freshwater Biology*, 46: 1811–1831.
- Crozier, L., 2004. Warmer winters drive butterfly range expansion by increasing survivorship. *Ecology*, 85: 231–241.
- Durance, I. & J. Ormerod, 2007. Climate change effects on upland stream macroinvertebrates over a 25-year period. *Global Change Biology*, 13: 942–957.
- Figueroa, R., C. Valdovinos, E. Araya & O. Parra, 2003. Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de la calidad de agua de ríos del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 275–285.
- Flint, O., 1974. Checklist of the Trichoptera or caddisflies of Chile. *Revista Chilena de Entomología*, 8: 83–93.
- Gaston, K. J., 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220–227.
- Haidekker, A. & D. Hering. 2008. Relationship between benthic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera) and temperature in small and medium-size streams in Germany: a multivariate study. *Aquatic Ecology*, 42: 463–481.
- Hammer, Ø., D. Harper & P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontología Electrónica*, 4: 1–9.
- Heimann, M. & M. Reichstein, 2008. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 451: 289–292.
- Hampe, A. & R. J. Petit, 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8: 461–467.
- Heino, J., 2005. Functional biodiversity of macroinvertebrates assemblage along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology*, 50: 1578–1587.
- Holzenthal, R., 2004. Three new species of Chilean caddisflies (Insecta: Trichoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 106(1): 110–117.
- Jacobsen, D., R. Schultz & A. Encalada. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, 38: 247–261.
- Mercado, M. & S. Elliot, 2004. Taxonomic revision of the genus *Metamonius* Eaton (Nesameletidae: Ephemeroptera), with notes on its biology and distribution. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 39: 149–157.

- Morrison, L., M. Korzukhin & S. Porter, 2005. Predicted range expansion of the invasive fire ant, *Solenopsis invicta*, in the eastern United States based on the VEMAP global warming scenario. *Diversity & Distributions*, 11: 199–204.
- Moya, N., F. Gibon, T. Oberdorff, C. Rosales & E. Domínguez, 2009. Comparación de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en ríos intermitentes y permanentes del altiplano boliviano: implicaciones para el futuro cambio climático. *Ecología Aplicada*, 8(2): 105–114.
- Oyanedel, A., C. Valdovinos, M. Azocar, C. Moya, G. Mancilla, P. Pedreros & R. Figueroa, 2008. Patrones de distribución espacial de los macroinvertebrados bentónicos de la cuenca del río Aysén (Patagonia chilena). *Gayana*, 72(2): 241–257.
- Palma, A. & R. Figueroa. 2008. Latitudinal diversity of Plecoptera (Insecta) on local and global scales. *Illiesia*, 4(8): 81–90.
- Palma, A., J. González-Barrientos, C. A. Reyes & R. Ramos-Jiliberto, 2013. Biodiversidad y estructura comunitaria de ríos en las zonas árida, semiárida y mediterránea-norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 1–14.
- Rojas, F., 2006. Estado de conocimiento de los Trichoptera de Chile. *Gayana*, 70(1): 65–71.
- Sabater, S., A. Elosegui, V. Acuña, A. Basaguren, I. Muñoz & J. Pozo, 2008. Effect on climate on the trophic structure of temperated forest streams. A comparison of mediterranean and atlantic stream. *The Science of The Total Environment*, 390: 475–484.
- Sabater, S., 2008. Alteration of the global water cycle and their effects on river structure, function and services. *Freshwater Reviews*, 1: 75–88.
- Strayer, D. & D. Dudgeon, 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29: 344–358.
- Valdovinos, C., A. Kiessling, M. Mardones, C. Moya, A. Oyanedel, J. Salvo, V. Olmos & O. Parra, 2010. Distribución de macroinvertebrados (Plecoptera y Aeglidae) en ecosistemas fluviales de la Patagonia chilena: ¿Muestran señales biológicas de la evolución geomorfológica postglacial?. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83: 267–287.
- Vera-Palacios, M., 2007. Ephemeroptera (Insecta) en la región de Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia (Chile)*, 35: 35–43.
- Vinson, M. & C. Hawkins, 2003. Broad-scale geographical patterns in local stream insect genera richness. *Ecography*, 26: 751–767.
- Vivanco, M., 1999. *Análisis estadístico multivariable*. Primera edición, Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Vörösmarty, C. J., P. B. McIntyre, M. O. Gessner, D. Dudgeon, A. Prusevich, P. Green, S. Glidden, S. E. Bunn, C. A. Sullivan, C. Reidy-Liermann & P. M. Davies, 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467: 555–561.
- Ward, J. & J. Stanford, 1982. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 27: 97–117.
- Wiggins, G. B. & R. J. Mackay, 1978. Some relationships between systematics and trophic ecology in nearctic aquatic insects, with special reference to Trichoptera. *Ecology*, 59: 1211–1220.