

Adaptaciones del ciclo de vida de tricópteros limnefílidos en ambientes acuáticos temporarios de la Patagonia

Life cycle adaptations of limnephilid caddisflies in temporary aquatic environments of Patagonia

FABIAN GASTÓN JARA¹, MARÍA SOLEDAD ABRAHAM², JULIETA VALERIA SGANGA³

¹ Grupo de Ecología de Macroinvertebrados Acuáticos, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente INIBIOMA (UNComahue-CONICET), Río Negro, Argentina.

² Universidad Nacional de Río Cuarto, Córdoba, Argentina.

³ Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, CABA, Argentina

E-MAIL: FJARA77@GMAIL.COM

RESUMEN. Las adaptaciones en su ciclo de vida les permiten a los tricópteros de la familia Limnephilidae colonizar aguas temporales, destacándose entre estas adaptaciones la puesta de masas de huevos depositadas fuera del agua. En el Parque Municipal Llao Llao, cercano a Bariloche, se identificaron tres especies capaces de colonizar humedales temporarios: *Verger vespersus*, *V. lutzi* y *Austrocosmoecus hirsutus*. Un muestreo realizado en 2022 permitió estudiar las abundancias relativas de cada especie y el seguimiento del desarrollo larval a lo largo del hidroperiodo, hasta la emergencia de los adultos. Durante la fase seca del humedal (enero a mayo), se localizaron y describieron las masas de huevos y los microhábitats donde se depositaban. En el laboratorio, se analizaron características como el número y diámetro de los huevos. Se identificaron cuatro estadios de desarrollo larval, diferenciados por la relación entre el ancho cefálico y la longitud total. El crecimiento larval mostró variabilidad entre los diferentes humedales. La emergencia de los adultos ocurrió en diciembre, mientras que las puestas de huevos fueron observadas entre febrero y marzo. Las masas de huevos se encontraron en suelos húmedos, debajo de hojarasca, entre plantas herbáceas o bajo troncos en descomposición. Las masas de *Verger* son pequeñas, con más de 100 huevos pequeños, mientras que las de *Austrocosmoecus hirsutus* son más grandes, pero con menos de 100 huevos de mayor tamaño. Estos datos inéditos sobre la biología de tricópteros patagónicos resaltan la importancia de continuar investigando este grupo de insectos.

Palabras clave: *Austrocosmoecus*, historia de vida, masas de huevos, humedales, *Verger*.

ABSTRACT. The life cycle adaptations of caddisflies from the Limnephilidae family enable them to colonize temporary waters, with one of the most notable adaptations being the deposition of egg masses outside the water. In the Llao Llao Municipal Park, near Bariloche, three species capable of colonizing temporary wetlands were identified: *Verger vespersus*, *V. lutzi*, and *Austrocosmoecus hirsutus*. A survey conducted in 2022 allowed the study of the relative abundances of each species and the tracking of their larval development throughout the hydroperiod, up to the emergence of adults. During the dry phase of the wetland (January to May), egg masses and the microhabitats where they were deposited were located and described. In the laboratory, characteristics such as the number and diameter of eggs were analyzed. Four larval development stages were identified, distinguished by the ratio between cephalic width and total body length. Larval growth showed variability among different wetlands. Adult emergence occurred in December, while egg deposition was observed between February and March. Egg masses were found in moist soils, beneath leaf

litter, among herbaceous plants, or under decaying logs. *Verger* egg masses are small, with over 100 small eggs, while *Austrocosmoecus hirsutus* egg masses are larger, but contain fewer than 100 larger eggs. These unprecedented data on the biology of Patagonian caddisflies highlight the importance of further research on this insect group.

Keywords: *Austrocosmoecus*, life history, egg masses, *Verger*, wetlands.

INTRODUCCIÓN

Por naturaleza, los hábitats acuáticos temporarios representan un ambiente impredecible y altamente variable para los organismos que los habitan como los macroinvertebrados (Williams, 1996; Wissinger *et al.*, 2003; Silver *et al.*, 2012; Strachan *et al.*, 2015). Las especies que colonizan humedales temporales deben poder sobrevivir o escapar durante la fase seca, y para ello utilizan estrategias que incluyen la migración a humedales permanentes como adultos voladores, una etapa de vida terrestre dentro de su ciclo vital o una que sea resistente a la desecación y que pueda recolonizar el ambiente una vez que este se inunde (Strachan *et al.*, 2015). Trichoptera y Odonata son los dos órdenes dentro de los insectos acuáticos que presentan algunas de las combinaciones más complejas de estrategias de supervivencia a la sequía (Wiggins, 1973; Lancaster *et al.*, 2010; Wickson *et al.*, 2012; Chester y Robson, 2011). Entre estas combinaciones de estrategias se incluyen: huevos en diapausa dentro de masas gelatinosas que retienen agua (Trichoptera), pupas (Trichoptera) o ninfas (Odonata) resistentes a la desecación y adultos recolonizadores (Odonata). La mayoría de las especies que habitan en cuerpos de agua temporarios tienen un desarrollo larval rápido (Wiggins, 1973; Watson *et al.*, 1991; Wissinger *et al.*, 2003; De Block y Stoks, 2005), y se ha observado que las larvas de algunas especies de tricópteros pueden excavar y sobrevivir en lo profundo de los sustratos (Wiggins, 1973). La estivación es poco común entre los insectos, pero se ha registrado en algunos tricópteros (Wickson *et al.*, 2012) y ninfas de libélulas (Chester y Robson, 2011). Los humedales de tamaño pequeño, incluidos estanques y

praderas húmedas, son hábitats importantes en las zonas boscosas de la Patagonia Argentina (Jara *et al.*, 2021, 2023). Su prevalencia depende de la precipitación y la temperatura, que regulan la tasa de evapotranspiración (Montemayor *et al.*, 2017; Jara *et al.*, 2021). Los tricópteros limnefílicos son el grupo dominante de insectos en estos humedales, y estudios recientes (Sganga *et al.*, 2022; Jara *et al.*, 2023) han demostrado que especies de los géneros *Verger* Navás, 1918 y *Austrocosmoecus* Schmid, 1955 son componentes comunes de la entomofauna de los humedales estacionales en el norte de Patagonia (Jara *et al.*, 2023). A pesar de esto, se tiene poco conocimiento sobre la biología y ecología de estos tricópteros (Sganga *et al.*, 2022). Las especies de *Verger* y *Austrocosmoecus* habitan, en su mayoría, la región montañosa andina de Chile y Argentina, a altitudes que van desde los 350 hasta los 1350 m s.n.m. En Argentina se distribuyen desde la provincia de Neuquén hasta la ciudad de Ushuaia (Tierra del Fuego) (Mercado, 2004), perteneciendo ambos géneros al complejo andino-patagónico de organismos “adaptados al frío” (Dos Santos *et al.*, 2015). El género *Verger* es el más diverso (20 especies conocidas) dentro de la subfamilia Discosmoecinae (Sganga *et al.*, 2023) y sus larvas habitan tanto cuerpos de agua lóticos como humedales de la región Andina, con una especie que alcanza el neotrópico en la provincia de Buenos Aires (Argentina) (Morrone, 2015; Sganga *et al.*, 2023). *Austrocosmoecus* es un género monotípico cuya única especie conocida es *A. hirsutus* Schmid, 1955 (Flint, 1982). La información recopilada recientemente en el campo indica que los adultos de *Verger* y *Austrocosmoecus* se aparean durante los meses del verano (enero y febrero) y ponen huevos en masas gelatinosas fuera del agua (Sganga *et al.*, 2022; Jara 2025).

Los humedales de la Patagonia Argentina se están tornando en hábitats impredecibles debido a que la época de lluvias que normalmente ocurre en los meses del otoño (abril, mayo y junio), se está retrasando (Jara *et al.*, 2021). Los escenarios ambientales que ofrece la región sumada a las características biológicas de los tricópteros que colonizan los ambientes acuáticos de régimen temporal nos ofrece la oportunidad de describir y analizar las adaptaciones de estas especies que les permiten completar sus ciclos de vida dentro de estos hábitats. En este trabajo, nos proponemos describir el ciclo de vida de *Verger verspersus* Navás, 1933, *Verger lutzi* Navás, 1918 y *Austrocosmoecus hirsutus*, considerando las características ambientales de los hábitats que ocupan, su fenología larval, la puesta de huevos, las características de las oviposturas y la emergencia de los adultos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo se desarrolló en el Parque Municipal Llao Llao (41° 02' 57" S; 71° 34' 05" W, 839 m. s. n. m), localizado a 30 km al oeste de la ciudad de San Carlos de Bariloche en la provincia de Río Negro (Figura 1). Este Parque se caracteriza por ser un área protegida de Bosque Andino Patagónico cuyo sotobosque está formado por caña colihue (*Chusquea culeou*) y un

bosque mixto de arrayán (*Luma apiculata*), coihue (*Nothofagus dombeyi*), lenga (*Nothofagus pumillio*), pitranto (*Myrceugenia exsucca*) y radial (*Lomatia hirsuta*) como así también ejemplares de otras especies menos abundantes (Tabla 1). Dentro del área existen varios humedales temporarios, desde pozas en el bosque con fondo de hojarasca hasta grandes pastizales inundados con abundante vegetación de tipo palustre y/o plantas acuáticas (Jara *et al.*, 2021, 2023). En este trabajo se estudiaron 4 humedales denominados Llao Llao, Ñire, Poza y Pitranto, durante el hidroperiodo 2022 (Figura 2, Tabla 1), desde su inundación hasta su secado completo (ver Tabla 1). Estos humedales se encuentran habitados por 3 especies de tricópteros: *V. verspersus*, *V. lutzi* y *A. hirsutus* (Sganga *et al.* 2022; Jara *et al.*, 2023, Tabla 1, Figura 3) y se diferencian tanto en su superficie como también en su morfología y duración del hidroperiodo (Tabla 1).

Relevamiento de variables ambientales de los humedales

Durante el hidroperiodo 2022 para todos los humedales se midieron tres variables morfométricas: longitud máxima, ancho máximo y profundidad máxima del agua. Además, se registraron 4 variables ambientales: temperatura del agua, pH, conductividad eléctrica y oxígeno disuelto utilizando una



Figura 1. Mapa donde se indica la ubicación de los humedales estudiados dentro del Parque Municipal Llao Llao.
Figure 1. Map indicating the location of the wetlands studied within the Llao Llao Municipal Park.

TABLA 1. Humedales estudiados, localización, variables morfométricas (superficie y profundidad), área muestreada, cobertura del fondo del humedal (plantas herbáceas, hojarasca o restos de corteza y troncos, entre paréntesis se muestra el área total por microhábitat) y especies de tricópteros presentes.

TABLE 1. Studied wetlands, location, morphometric variables (surface area and depth), sampled area, wetland substrate coverage (grasses and sedges, submerged plants or leaf litter and bark remnants), and species of caddisflies present.

Referencias: especies de árboles 1-*Nothofagus dombeyi*, 2- *N. pumillo*, 3- *N. antarctica*, 4-*Myrceugenia exsucca*, 5-*Luma apiculata*.

Humedal	Coordenadas geográficas	Superficie (m²)	Profundidad máxima (m)	Hidroperiodo (meses)	Área muestreada (m²)	Especies de árboles	Cobertura del fondo (área muestreada por microhábitats en m²)	Especie de tricóptero
Llao Llao	41° 2' 57"S 71° 34' 2"O	1297	0.38	9	60	1,2,5	1 (40), 2 (10),3 (10)	<i>V. vespersus</i> , <i>V. lutzi</i>
Poza	41° 3' 5"S 71° 32' 36"O	77	0.6	9	20	2,4,5	1(5),2(10),3(5)	<i>V. vespersus</i> , <i>V. lutzi</i> , <i>A.hirsutus</i>
Pitranto	41° 3' 1"S 71° 32' 32"O	868	0.28	7	40	4,5	1(30),2(5),3(5)	<i>V. lutzi</i> , <i>A. hirsutus</i>
Ñire	41° 3' 1"S 71° 30' 58"O	4576	0.8	10	80	1,3	1(60),2(10),3(10)	<i>V. vespersus</i> , <i>V. lutzi</i>

Cobertura del fondo: 1-plantas herbáceas, 2-hojarasca y 3-restos de corteza y troncos

sonda multiparámetros (AquaCombo HM3070). Para cada variable, se realizaron mediciones en tres sitios para cada humedal. En el caso del humedal Llao Llao, se instaló un registrador de temperatura y presión barométrica (HOBOO,

data logger U20L) durante todo el año, que registró la temperatura cada una hora y el descenso de la columna de agua. Estos datos nos permitieron realizar una descripción del ciclo de vida de las especies de *Verger* estudiadas



FIGURA 2. Imágenes tomadas en el mes de octubre de 2022 de los humedales estudiados: a) Llao Llao, b) Ñire, c) Pitranto y d) Poza.

FIGURE 2. Pictures of the wetlands taken on October 2022: a) Llao Llao, b) Ñire, c) Pitranto and d) Poza.

(aparición y duración de las diferentes etapas, masa de huevos, larva, pupa y emergencia de adultos) en relación con estas dos variables.

Ensamble de larvas y fenología

Para determinar la composición y abundancias de las larvas de tricópteros se realizaron relevamientos mensuales durante el hidroperiodo 2022 donde se utilizó la técnica de muestreo con redes de mano conocida como “dipnetting” (Domínguez y Fernández, 2009; Florencio *et al.*, 2012). Se utilizó una red de boca rectangular de $0,36 \times 0,25$ m, y malla de 1 mm de apertura de poro. Los muestreos fueron diurnos y la red se pasó sobre las áreas con vegetación (en caso de existir vegetación acuática); el seguimiento preliminar mostró que la mayoría de las especies de macroinvertebrados tienden a concentrarse en estos sitios (Jara, 2016). El número de barridos se ajustó a la superficie del humedal y los barridos realizados fueron horizontales a través de un metro lineal incluyendo el fondo y la columna de agua, cada barrido separado uno del otro por dos metros de distancia (Oertli *et al.*, 2005; Semlitsch *et al.*, 2015). Las muestras se vertieron en una bandeja de plástico blanca y se examinaron para estimar el número de larvas de tricópteros de cada especie. Como los capullos larvarios son notoriamente diferentes entre las especies encontradas (Figura 3) se utilizó este carácter para separar de manera preliminar las especies en el campo. Además, una parte del material fue fijado in situ en alcohol 90% para luego confirmar su identidad en el laboratorio (Figura 3). Se tomaron submuestras de entre 20-50 larvas por especie en Llao Llao y Ñire que fueron fijadas en alcohol 90% y trasladadas al laboratorio para confirmar las especies utilizando bibliografía adecuada (Flint, 1968, 1982; Angrisano, 1983; Sganga *et al.*, 2022). En laboratorio, bajo microscopio binocular con ocular graduado, se tomaron las siguientes medidas a cada individuo: ancho máximo cefálico, ancho del pronoto y largo total. En Poza y Pitranto no se pudo realizar la extracción de larvas y fijado de las mismas debido a la baja abundancia de larvas en estos sitios.



FIGURA 3. Larvas de tricópteros (Fam. Limnephilidae) encontradas en los humedales estudiados: a) *Verger vespersus*, b) *V. lutzi* y c) *Austrocosmoecus hirsutus*.

FIGURE 3. Caddisfly larvae found in the wetlands studied: a) *Verger vespersus*, b) *V. lutzi* and c) *Austrocosmoecus hirsutus*.

Fenología reproductiva y características de las masas de huevos

Para detectar adultos y masas de huevos los humedales fueron visitados cada dos semanas entre enero y abril de 2023 y en cada uno de ellos se delimitó una estación de muestreo que incluía los microhábitats más representativos de cada humedal. Estos microhábitats se clasificaron según la cobertura del fondo del humedal en 1) vegetación herbácea (palustre y sumergida), 2) hojarasca y 3) restos de troncos y corteza de árboles (Tabla 1). Las masas de huevos se separaron solo por género (las masas de huevos de *Verger* son bien diferentes a las de *Austrocosmoecus* Jara, 2025) es decir que los datos de las masas de huevos de *Verger* incluyen a *V. vespersus* y *V. lutzi* ya que no se pueden diferenciar a simple vista solo mediante la incubación en laboratorio y posterior obtención de las larvas, este procedimiento es descripto en Jara (2025). La proporción de microhábitat muestreado por humedal se muestra en la Tabla 1. Las muestras de masas de huevos del género *Verger* (*V. vespersus* + *V. lutzi*) fueron recolectadas en Ñire (N=20) y de *Austrocosmoecus* en Poza (N=20) y trasladadas al laboratorio (Centro de Salmonicultura, INIBIOMA) en recipientes

cubiertos conteniendo sedimentos húmedos. Bajo microscopio binocular con ocular graduado, se midió el diámetro o la longitud máxima de las masas de huevos, se midió el tamaño de los huevos y también se contabilizó el número de huevos por masa.

Los tricópteros adultos se muestrearon utilizando dos métodos: trampas de luz y redes entomológicas. Debido al bajo número de adultos capturados en las trampas de luz, se utilizó adicionalmente una red entomológica para aumentar el tamaño de la muestra, barriendo la red a través de la vegetación circundante durante una hora, recogiendo todos los especímenes, que luego fueron conservados en alcohol al 70%. En laboratorio los tricópteros adultos se separaron por especie y por sexo. Luego se midió el largo total tanto de machos como de hembras bajo microscopio a un aumento de 20X usando un ocular graduado. Las fechas de reproducción se estimaron a partir del primer día en que se encontraron masas de huevos. En general, la oviposición masiva de masas de huevos ocurre unos días después, por lo que esta variable es un buen estimador de cuándo ocurre la reproducción de insectos acuáticos en estos humedales (Jara, 2019). Para estudiar la puesta de huevos, se realizó una búsqueda visual de una hora de duración para localizar masas de huevos bajo piedras y restos de troncos en charcas secas y en hábitats terrestres a lo largo de las orillas de los humedales. La búsqueda se centró entre la vegetación removiendo la bajo hojarasca y dando vuelta cortezas de árboles y troncos en descomposición. Los restos de corteza y troncos son el microhábitat menos representativo en relación con la vegetación herbácea y la hojarasca. Dado que las masas de huevos recién puestas son pequeñas y a menudo tienen sedimento adherido, es posible que el número real de masas de huevos haya sido subestimado. La humedad relativa (%) y la temperatura del aire (°C) se midieron utilizando sensor de humedad y temperatura en 20 sitios donde se encontraron masas de huevos. Previamente y por incubaciones realizadas en laboratorio se pudo reconocer entre puestas de *A. hirsutus* y *Verger* (Jara, 2025), pero las puestas de *Verger* no presentan diferencias por

lo que los datos aquí mostrados para *Verger* pueden incluir tanto puestas de *V. vespersus* como *V. lutzi*. Diez sensores de temperatura (pendientes HOBBO) se colocaron en micrositios con masas de huevos para monitorear las fluctuaciones diarias de temperatura durante el período de incubación. Una submuestra de masas de huevos fue fijada en alcohol etílico al 90% y trasladada al laboratorio, en donde se contabilizó el número de huevos y realizó su disección bajo microscopio estereoscópico binocular.

Análisis estadístico

La distribución de todos los datos fue evaluada utilizando la prueba de Shapiro-Wilk y la prueba de normalidad de varianza (Tejedor, 1990). Para visualizar patrones de crecimiento se realizaron regresiones lineales entre el ancho de la cabeza y de su largo total para las larvas de *V. vespersus* y *V. lutzi* de Ñire y Llao Llao (los datos fueron transformados como $\log(x+1)$). Además, se realizaron ANOVAS de una vía paramétricos o no paramétricos (Kruskal-Wallis) según la distribución de los datos para determinar diferencias en el ancho medio cefálico en relación a los meses en las dos poblaciones de *V. vespersus* y *V. lutzi* (Llao Llao y Ñire), seguidos de comparaciones múltiples para determinar cuáles meses fueron significativamente diferentes en el crecimiento larvario (Bonferroni o Dunns). Para evaluar si existen diferencias en el uso de microhábitats (vegetación herbácea, hojarasca, corteza y restos de troncos) para colocar las masas de huevos entre *Verger* y *Austrocosmoecus*, se utilizó una tabla de contingencia 2x3. Para probar si existen diferencias en temperatura y humedad en los microhábitats donde se depositan las masas de huevos, se realizaron pruebas t para cada variable. Para evaluar si existen diferencias entre las características de las masas de huevos—como tamaño, número de huevos por masa y tamaño de los huevos—entre los géneros se utilizaron pruebas t o prueba U de Mann-Whitney, dependiendo de la distribución de los datos. Todos los análisis

estadísticos se realizaron utilizando SPSS para Windows (versión 21) y Sigmaplot versión 11.

RESULTADOS

Características ambientales de los humedales

Los ambientes acuáticos relevados se diferencian en sus hidroperiodos que van desde los 7 meses como es el caso de Pitranto hasta los 10 meses en Ñire. El pH toma valores entre 6-8 en todos los ambientes con una tendencia a la acidificación hacia fines del hidroperiodo. La conductividad presenta patrones variables entre humedales, en Llao Llao y Ñire (Figura 4a, b) es alta en el otoño, baja en el invierno y luego incrementa en la primavera con valores entre los 50-120 $\mu\text{S}/\text{cm}$. En Pitranto y Poza la conductividad se incrementa continuamente con valores bajos en otoño y altos en primavera,

tomando valores de entre 70-140 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (Figura 4c, d). La concentración de oxígeno disuelto presenta un patrón similar en Llao Llao, Ñire y Pitranto, donde los valores registrados tienden a decrecer significativamente hacia la primavera con valores más altos en el otoño (Figura 4a-c). Las concentraciones de oxígeno se sitúan entre 4 ppm hasta 10 ppm (Figura 4). Por el contrario, Poza presenta una estabilidad en la concentración de oxígeno disuelto durante las estaciones con valores que se mantienen en un rango de 6 a 8 ppm (Figura 4d).

Ensamble de larvas y fenología

El ensamble de larvas muestra que *A. hirsutus* solo aparece en Poza y Pitranto (Tabla 1, Fig. 5). Las larvas de *V. vespersus* son más abundantes en Llao Llao y Ñire y no están presentes en Pitranto (Figura 5). *Verger lutzi* presenta una abundancia menor que *V. vesperus* en todos los humedales, pero es la única especie de

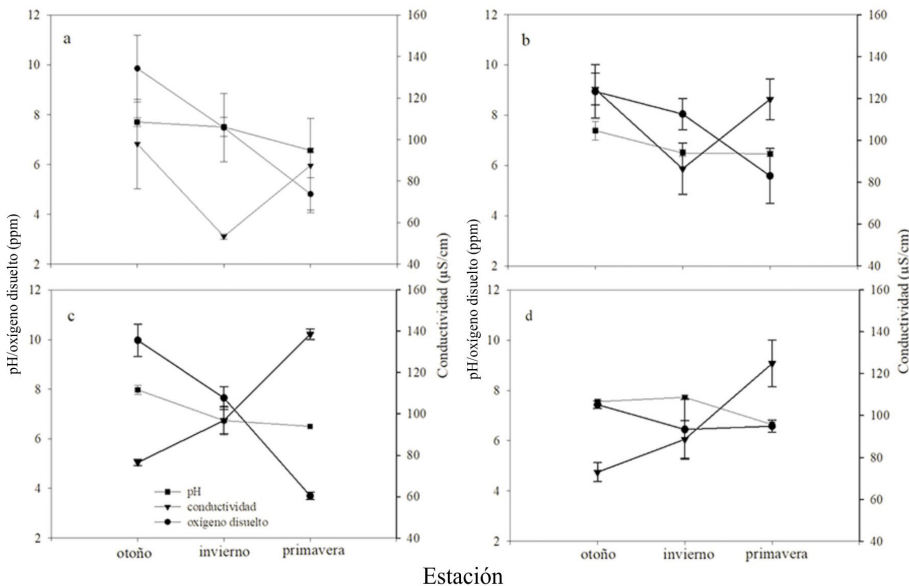


Figura 4. Datos ambientales, pH, conductividad y oxígeno disuelto durante otoño (abril, mayo y junio), invierno (julio, agosto y septiembre) y primavera (octubre, noviembre, diciembre) de los humedales estudiados: a) Llao Llao, b) Ñire, c) Pitranto y d) Poza. Cada punto representa el promedio de valores y las barras indican el error estándar.

Figure 4. Environmental data, pH, conductivity, and dissolved oxygen during autumn (April, May, and June), winter (July, August, and September), and spring (October, November, and December) of the studied wetlands: a) Llao Llao, b) Ñire, c) Pitranto, and d) Poza. Each point represents the average of values, and the bars indicate the standard error.

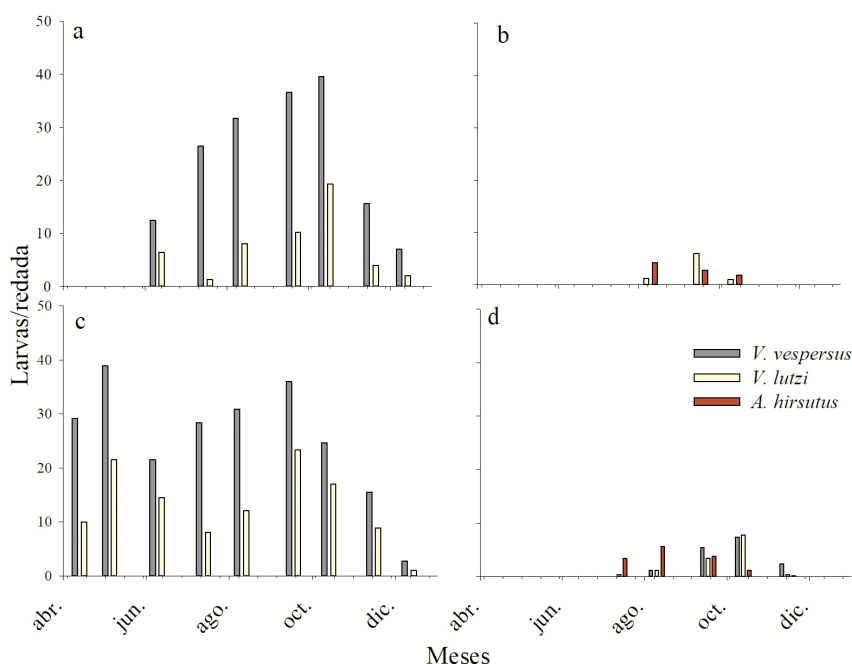


Figura 5. Abundancia de larvas de tricópteros (número de individuos capturados por redada) durante el hidropereodo 2022 en los humedales estudiados: a) Llaol Llaol, b) Pitiranto, c) Nire y d) Poza.

Figure 5. Monthly abundance of caddisfly larvae (number of individuals captured by sweep) during the hydroperiod 2022 in the studied wetlands: a) Llaol Llaol, b) Pitiranto, c) Nire, and d) Poza.

Verger presente en Pitiranto. En Poza hay una abundancia relativamente similar de las tres especies (Fig. 5d). Por último, la densidad de larvas es baja en Poza y Pitiranto respecto a los otros dos humedales (Figura 5c, d). Todas las regresiones entre el ancho cefálico medio y el largo total de las larvas fueron significativas con valores de R^2 superiores a 0.8 (*V. vespersus* Llaol Llaol $F_1 = 2126,53$, $p < 0,001$, $n = 290$; Nire $F_1 = 1252,62$, $p < 0,001$, $n = 446$; *V. lutzi* Llaol Llaol $F_1 = 2469,46$, $p < 0,001$, $n = 230$; Nire $F_1 = 1845,47$, $p < 0,001$, $n = 405$). Las regresiones muestran al menos 4 grupos de tamaño que representan 4 estadios distintos antes de que las larvas pasen al estado de pupa (Figura 6). Si bien el número de estadios fue similar, la estructura de tamaños medida a través del ancho cefálico muestra un crecimiento diferente entre especies y entre humedales dentro de una misma especie (Figura 7). Todos los análisis de la variancia muestran diferencias significativas en el ancho cefálico entre meses dentro de cada humedal (test de Kruskal-Wallis: *V. vespersus* Llaol

Llaol $H_6 = 211$, $p < 0,001$, Nire $H_9 = 287$, $p < 0,001$; *V. lutzi* Llaol Llaol $H_5 = 167$, $p < 0,001$, Nire $H_8 = 293$, $p < 0,001$). Por ejemplo, *V. vespersus* presenta tres cambios en el crecimiento uno entre junio y julio y otro entre agosto y septiembre (Figura 7a). La población de Nire presenta un cambio entre mayo y junio, otro entre julio y agosto y un último cambio entre octubre y noviembre (Figura 7b). *Verger lutzi* de Llaol Llaol presenta una diferencia en crecimiento entre junio y julio, otra entre agosto y septiembre y una última entre octubre y noviembre (Figura 7b). La población de Nire presenta una diferencia entre mayo y junio, otra entre agosto y septiembre, y una última entre octubre y noviembre.

Características de las masas de huevos

Se encontró que *V. vespersus*, *V. lutzi* y *A. hirsutus* colocan sus masas de huevos de manera individual o bien comunal, y que siempre se encuentran protegidas del sol directo. Hubo

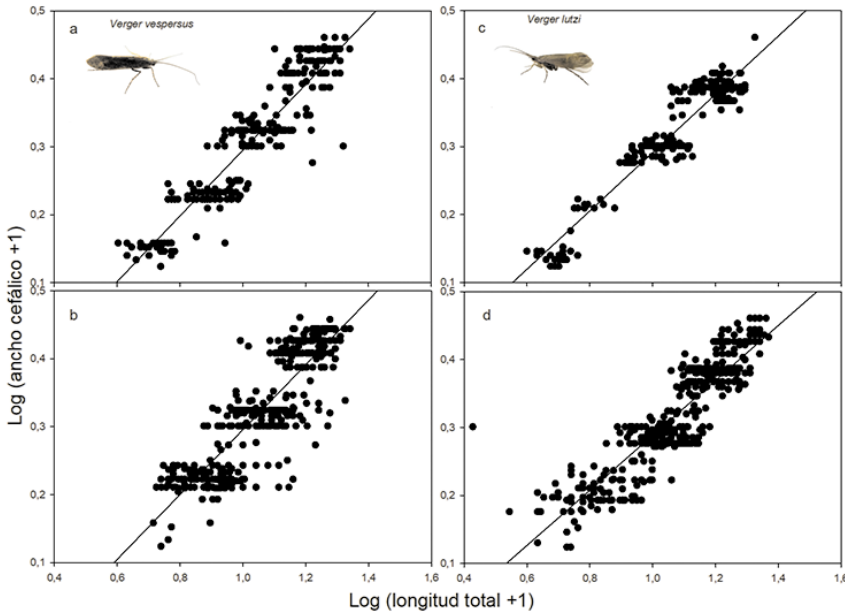


Figura 6. Regresión lineal entre el ancho cefálico máximo y el largo total de larvas de dos especies de *Verger* (previamente transformados como $\log(x+1)$). *Verger vespersus* en Llao Llao (a) y Ñire (b); *V. lutzi* en Llao Llao (c) y Ñire (d).

Figure 6. Linear regression between the maximum cephalic width and total length of larvae from the two *Verger* species (previously transformed as $\log(x+1)$). *Verger vespersus* in Llao Llao (a) and Ñire (b); *V. lutzi* in Llao Llao (c) and Ñire (d).

una relación significativa entre el microhábitat donde se depositaron los huevos (vegetación herbácea, hojarasca o corteza y restos de troncos) y el género de tricópteros (*Verger* o *Austrocosmoecus*) ($\chi^2 2 = 91,559$; $p = <0,001$). Las masas de huevos de ambas especies de *Verger* fueron más abundantes bajo vegetación herbácea (49%), mientras que las masas de huevos de *A. hirsutus* fueron más abundantes bajo hojarasca (60%). La temperatura del microhábitat de las masas de huevos difería significativamente entre las dos especies de *Verger* en comparación con *A. hirsutus*, observándose temperaturas más altas en ambas especies de *Verger* (temperatura media = $13,8^\circ \pm 1,7^\circ \text{C}$) en comparación con *A. hirsutus* (temperatura = $11,7^\circ \pm 1,7^\circ \text{C}$; $t = 3,21$, $p = 0,003$, $n = 40$). En contraste, no se observaron diferencias significativas en la humedad relativa del microhábitat entre las dos especies: la humedad relativa en las masas de huevos de *Verger* fue

de $55 \pm 8\%$, mientras que en *Austrocosmoecus* fue de $52 \pm 5\%$ ($t = 0,21$, $p = 0,83$, $n = 40$). Las masas de huevos de *Verger* tienen forma semioval con segmentos delimitados de manera concéntrica (Figura 8); la masa no hidratada mide $3,5 \text{ mm} \pm 0,4 \text{ mm}$ ($n=10$), alcanzando $8,28 \text{ mm}$ en su máxima hidratación. El color de la masa es generalmente blanco pálido, pero cuando está completamente hidratada es transparente y en su interior se pueden identificar huevos de color naranja. *Austrocosmoecus hirsutus* pone huevos dentro de una masa hialina esférica, similar a una pelota de golf (Figura 8), con un diámetro máximo hidratado de $8,8 \text{ mm}$. Se pueden ver huevos de color amarillo pálido dentro de la masa transparente (Figura 8). Se encontró una diferencia estadísticamente significativa entre géneros para el número de huevos por masa: *A. hirsutus* presentó 72 ± 12 huevos por masa ($n = 10$) mientras que las dos especies de *Verger* presentan masas con 124 ± 39 huevos ($n = 10$)

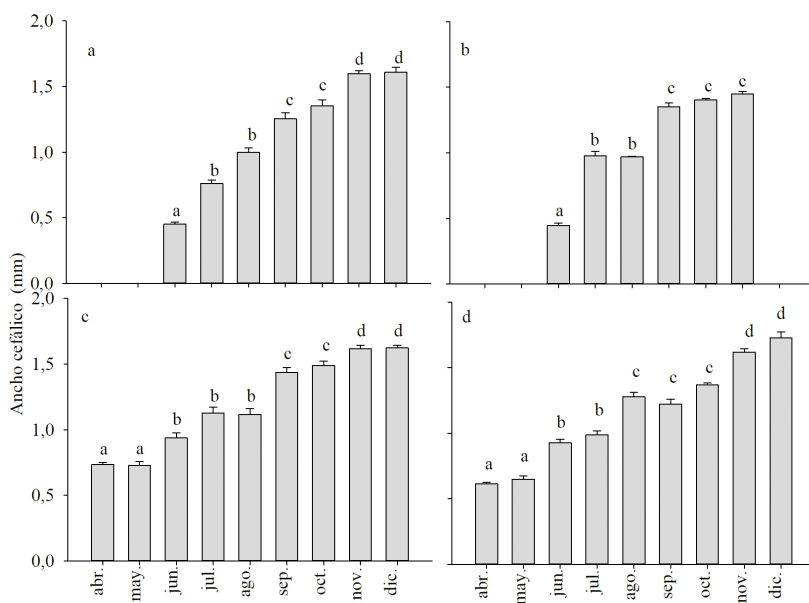


Figura 7. Estructura de tamaños de larvas representada a través del ancho cefálico (promedio $\pm$ EE) en *Verger vespersus* y *V. lutzi* en el hidropereodo de 2022. a) *Verger vespersus* Llao Llao y b) Ñire; c) *V. lutzi* Llao Llao y d) Ñire. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas (test de Dunn, $\alpha = 0,05$).

FIGURE 7. Larval size structure represented by cephalic width (mean $\pm$ SE) in *Verger vespersus* and *V. lutzi* during the hydroperiod 2022. a) *Verger vespersus* Llao Llao and b) Ñire; c) *V. lutzi* Llao Llao and d) Ñire.

(Mann-Whitney U-test = 12,500, $p = 0,02$). Los huevos de *A. hirsutus* son significativamente más grandes que los de *V. vespersus* y *V. lutzi* (*A. hirsutus* diámetro = $0,675 \pm 0,05$ mm, $n=10$; *V. vespersus* y *V. lutzi* diámetro = $0,525 \pm 0,05$ mm, $n=10$; t-test = 4,24, $p = 0,005$).

Descripción del ciclo de vida en relación con la temperatura y la desecación de los ambientes

La superposición de los diferentes estadios del ciclo de vida de *V. vespersus* y *V. lutzi* permite hacer una descripción general de ambas especies en el humedal Llao Llao. Las primeras masas de huevos ocurren en el mes de febrero y se extiende la oviposición hasta fines de marzo. Las masas de huevos se desarrollan en ausencia de agua (Figura 9) hasta la eclosión del primer estadio larval. Los primeros estadios larvales aparecen dos semanas después de la inundación del humedal, que en este caso ocurre a mediados del mes de mayo. El desarrollo se extiende a

lo largo del otoño e invierno en condiciones de aguas más profundas y temperaturas bajas (Figura 9), mientras que en primavera se acelera el desarrollo alcanzando el estado de pupa a mediados de noviembre cuando la fluctuación de la temperatura se incrementa y alcanza valores máximos (Figura 9); la emergencia de adultos comienza en diciembre y se extiende hasta fines de este mes cuando el descenso de la columna de agua es máximo (Figura 9). Luego de la emergencia, los adultos permanecen entre la vegetación durante un par de semanas, luego desaparecen y vuelven a colonizar los pastizales durante febrero cuando se observan las cópulas y puesta de huevos.

DISCUSIÓN

Los ambientes acuáticos temporales representan un refugio crucial para diversas especies de macroinvertebrados (como moluscos, crustáceos e insectos) los cuales evitan la depredación por peces (Wilbur 1980). No obstante, estas especies deben enfrentar la

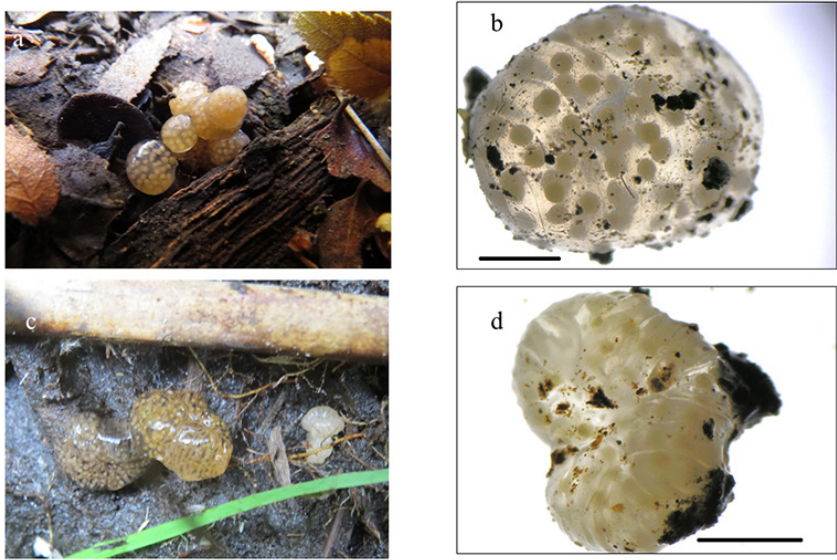


FIGURA 8. Masas de huevos de *Austrocosmoecus hirsutus* (a y b) y *Verger* sp. (c y d) en condiciones naturales y en detalle bajo microscopio estereoscópico. Escala = 1mm.

FIGURE 8. Egg masses of *Austrocosmoecus hirsutus* (a and b) and *Verger* sp. (c y d) in natural conditions and in detail under a binocular macroscopy. Scale bar = 1mm

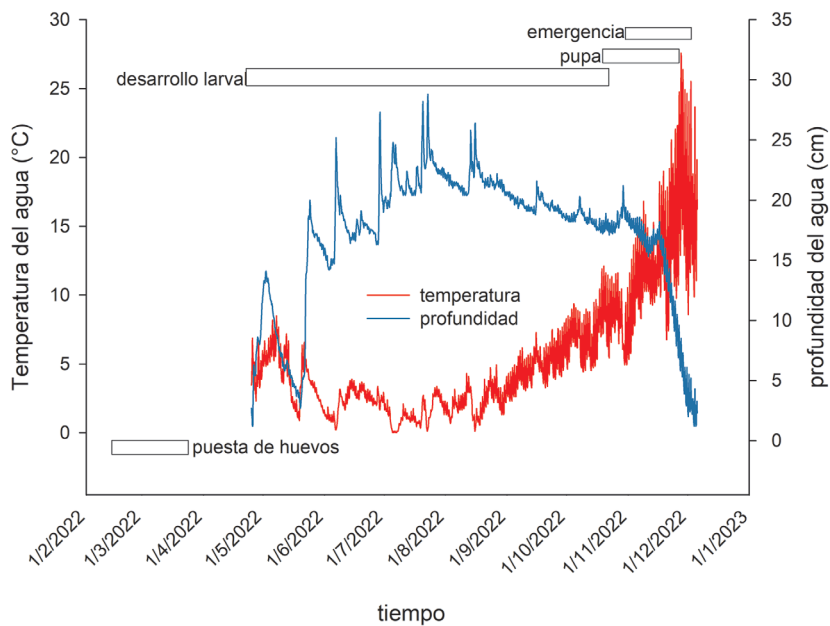


FIGURA 9. Representación del ciclo de vida de *Verger vespersus* y *V. lutzi* en el humedal Llaol Llaol en 2022, en relación con la temperatura del agua y la profundidad de la columna de agua. Cada barra horizontal indica aproximadamente cuánto dura cada etapa del ciclo de vida.

FIGURE 9. Representation of the life cycle of *Verger vespersus* and *V. lutzi* in the Llaol Llaol wetland in 2022, in relation to water temperature and water column depth. Each horizontal bar indicates approximately the duration of each life cycle stage.

fase seca de estos ambientes acuáticos, que actúa como un filtro ambiental. Solo aquellas especies que poseen adaptaciones específicas en sus ciclos de vida son capaces de sortear esta limitación ambiental y mantener poblaciones estables aún en fases secas prolongadas (Wilbur, 1980; Wiggins *et al.*, 1980; Williams, 1996). En este trabajo se muestra como especies de dos géneros de tricópteros han desarrollado una serie de modificaciones en sus ciclos de vida que les permiten habitar ambientes temporarios en la región andino-patagónica de Argentina. En este sentido el orden Trichoptera y más específicamente las especies de la familia Limnephilidae han colonizado ambientes temporarios en diferentes regiones del mundo (Wiggins, 1973). Este es el primer trabajo que muestra estas adaptaciones en tricópteros limnephílidos de la región patagónica en particular de dos especies de *Verger* y en la especie *Austrocosmoecus hirsutus*. Según Wiggins (1973) y Wissinger *et al.* (2003), existen tres adaptaciones que fueron claves para que especies de la familia Limnephilidae puedan colonizar ambientes temporarios: 1) un desarrollo larval rápido, 2) hembras con diapausa ovárica y 3) puestas de huevos fuera del agua. El relevamiento de la abundancia de larvas mostró que *V. vespersus* y *V. lutzi* están presentes en 3 de los 4 humedales censados, además de habitar al menos 10 humedales más situados en el Parque Nacional Nahuel Huapi (Jara *et al.*, 2023). Por otro lado, *A. hirsutus* parece estar presente solo en zonas anegadas de bosque como pozas y charcas, que presentan escasa luminosidad y un alto contenido de materia orgánica en descomposición proveniente del bosque (Jara *et al.*, 2023). Los estados inmaduros de las tres especies analizadas viven tanto en ambientes lóticos como en humedales. Las larvas de ambos géneros se desarrollan en ambientes de pH variable pudiendo sobrevivir en ambientes relativamente ácidos como turberas (Mercado, 2004; Brand y Miserendino, 2011). La conductividad eléctrica de los humedales estudiados tiende a incrementarse en la primavera debido a la concentración de solutos que ocurre como consecuencia de la desecación natural de los ambientes (Nazrul-

Islam *et al.*, 2011) mientras que en ambientes acuáticos lóticos como arroyos de montaña, estas especies se desarrollan en ambientes con conductividades más estables y bajas (valores promedio de entre 53 y 66 $\mu\text{S}/\text{cm}$) en todas las estaciones del año (Brand y Miserendino, 2011). Este incremento de la conductividad del agua en humedales ha sido señalado como un posible desencadenante de la metamorfosis en muchos insectos de ambientes temporarios (Lund *et al.*, 2016). En nuestro estudio este fenómeno ocurre en la primavera, coincidiendo con la aparición de las pupas en las tres especies, sin embargo, el estado de desarrollo de las larvas y otros factores ambientales como el incremento de la competencia podrían influenciar este patrón en el desarrollo de las larvas. Hay que destacar que las larvas de *Verger lutzi*, *V. vespersus* y *Austrocosmoecus hirsutus* fueron citadas primeramente en ambientes lóticos como arroyos, los cuales presentan altos niveles de oxígeno disuelto (Brand y Miserendino, 2011), y en humedales donde el contenido de oxígeno disuelto del agua es menor. En general, los niveles de oxígeno en los arroyos de bosque de la zona se mantienen altos ya que tienen aguas más frías durante todo el año y menos fluctuación diaria en la temperatura debido al continuo movimiento del agua (García *et al.*, 2023). En los humedales estudiados observamos una tendencia a la baja en la concentración de oxígeno en la primavera, que coincide con un incremento de la temperatura que afectaría la solubilidad del oxígeno en el agua. Además, existe una gran demanda de oxígeno en la primavera por la floración de algas y el aumento de la densidad de invertebrados de diferentes grupos (Jara, 2016; García *et al.*, 2024). Esta capacidad que tienen ciertas larvas –y pupas– de tricópteros de sobrevivir en ambientes con bajo contenido de oxígeno, se ha relacionado con la construcción de capullos transportables. Estos capullos, que son construidos por las larvas con seda y restos de vegetales o pequeñas piedras, permiten aumentar la eficiencia respiratoria al crear un espacio (entre el capullo y el cuerpo del animal) por donde puede circular una corriente continua de agua, la cual es creada por los movimientos ondulatorios

que realizan con el abdomen (Wiggins, 2004). La estructura de tallas medida a través del ancho cefálico nos muestra que no hay variabilidad entre el número de estadios por los que pasan las larvas de *V. vespersus* y *V. lutzi* en Ñire y Llao Llao, pero sí habría diferencias en cuanto a la tasa de crecimiento en ambos humedales. El crecimiento es más lento en ambas especies en Ñire respecto de Llao Llao debido a que Ñire se comenzó a llenar de agua en el mes de marzo y en abril aparecieron las primeras larvas, mientras que en Llao Llao aparecieron en junio. Además, se observa que comparativamente las larvas de *V. lutzi* son más grandes en Ñire, debido posiblemente al mayor tiempo que tuvieron para desarrollarse. Por otro lado, el crecimiento es comparativamente diferente entre especies en cada humedal. Esto podría deberse tanto a desfases en el tiempo de inundación como así también a variaciones térmicas entre humedales, disponibilidad y abundancia de recursos, competencia intra e interespecífica, entre otros factores (Lancaster y Downess, 2013). Todo esto revela la necesidad de hacer estudios experimentales para analizar qué factores podrían influenciar el desarrollo de las especies en condiciones naturales. Realizando una comparación entre las especies de tricópteros estudiadas aquí con respecto a especies de la región patagónica pero que habitan ambientes permanentes (como arroyos de montaña), vemos que estas especies tienen ciclos de vida de tipo univoltino al igual que *Verger* y *Austrocosmoecus*. Su período de reclutamiento es largo, sin superposición de cohortes larvares, donde las pupas y la emergencia de adultos es relativamente sincronizada, ocurriendo en primavera o verano (Brand y Miserendino 2011, 2012). *Verger* y *Austrocosmoecus* también presentan patrones similares pero el período de emergencia es acotado extendiéndose por un par de semanas, debido tal vez a la rápida desecación de los humedales que ocurre avanzada la primavera; la aparición de adultos en los humedales coincide con la fase seca de la mayoría de estos hábitats acuáticos. Como muestra el estudio de las masas de huevos, no se puede distinguir entre puestas de *V. vespersus* y *V. lutzi* a simple vista salvo

que se incuben en laboratorio y luego se críen las larvas (Jara, 2025). Sin embargo, las puestas de *Verger* son bien diferentes a las puestas de *A. hirsutus*, no solo en cuanto a la morfología sino también en número y tamaño de los huevos. *Austrocosmoecus hirsutus* tiene una estrategia de colocar menos cantidad de huevos y de mayor tamaño mientras que *Verger* coloca puestas con huevos más pequeños y en mayor número, muchas veces duplicando al número de huevos de *A. hirsutus*. Las puestas de *A. hirsutus* suelen estar más escondidas que las de *Verger*, a menudo a varios centímetros debajo de la hojarasca, la cual es abundante dentro del bosque. Estos patrones observados hacen posible plantear la hipótesis de que las puestas de *A. hirsutus* sean más susceptibles a la deshidratación o bien a la radiación UV, como ha sido observado en otros organismos (Guerra-Grenier, 2019). Las primeras oviposiciones fueron registradas entre la primera y segunda semana de febrero en todos los humedales durante 2023 y 2024. A pesar de que las condiciones de humedad del suelo son variables, las puestas son colocadas en lugares sombríos o debajo de plantas herbáceas, restos de troncos o debajo de hojarasca donde la humedad relativa supera el 50 %. Considerando la época de aparición de las puestas de huevos y el momento en que los humedales se inundan debido a las lluvias, se puede establecer que la resistencia de las masas de huevos a la sequía es considerable, llegando a prolongarse hasta cuatro meses. Además, estas puestas podrían tolerar temperaturas extremadamente bajas, frecuentemente inferiores a los cero grados Celsius, ya que en mayo ocurren las primeras heladas matinales y los humedales podrían aún encontrarse secos (Jara *et al.*, 2021). Es sabido que la matriz gelatinosa que envuelve a los huevos de tricópteros está formada por una proteína llamada espumalina, la cual tiene propiedades higroscópicas y además les otorga una gran resistencia a los huevos. En general, esta proteína es más concentrada en especies con oviposiciones terrestres aparentemente para evitar la mortalidad por desecación y además actuaría como un “anticongelante” para evitar la

mortalidad de los huevos en temperaturas por debajo de 0 °C (Lancaster y Downess, 2013; Wiggins, 1973). Hay que destacar que los datos presentados en este artículo constituyen el primer reporte y descripción de tricópteros limnephílidos con huevos terrestres de Sudamérica contribuyendo de este modo al conocimiento de la ecología de tricópteros de la región. Además, nuestro trabajo muestra cómo estas especies están adaptadas al contexto climático de la región, pudiendo sobrevivir aun en condiciones de sequía extrema.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica FONCyT (PICT 2019-00358), el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y la Universidad Nacional del Comahue (UNCo 04/B237). Los humedales fueron muestreados bajo los permisos N°52-AP-16 (Municipalidad de Bariloche) y N°1758 (Administración de Parques Nacionales). Gracias a los dos revisores anónimos que mejoraron en gran medida el presente trabajo.

Declaración de contribuciones CRediT

F.G.J.: Conceptualización, Análisis formal, Adquisición de fondos, Investigación, Metodología, Administración del proyecto, Recursos, Software, Supervisión, Validación, Visualización, Redacción – borrador original, Redacción – revisión y edición. M.S.A.: Curación de datos, Investigación. J.V.S.: Curación de datos, Análisis formal, Adquisición de fondos, Investigación, Redacción – borrador original, Redacción – revisión y edición.

REFERENCIAS

Angrisano, E. B. (1983). Estados preimaginales de *Magellomyia limnophilus* Schmid 1955 y *M. appendiculata* (Ulmer 1904) (Trichoptera,

Limnephilidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 42, 326-334.

Brand, C. y Miserendino, M. L. (2011). Life history strategies and production of caddisflies in a perennial headwater stream in Patagonia. *Hydrobiologia*, 673, 137-151. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0768-3>

Brand, C. y Miserendino, M. L. (2012). Life cycle phenology, secondary production, and trophic guilds of caddisfly species in a lake-outlet stream of Patagonia. *Limnologia*, 42, 108-117. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2011.09.004>

Chester, E. T. y Robson, B. J. (2011). Drought refuges, spatial scale and recolonization by invertebrates in non-perennial streams. *Freshwater Biology*, 56, 2094-2104. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02644.x>

DE BLOCK, M. Y STOKS, R. (2005). Fitness effects from egg to reproduction: bridging the life history transition. *Ecology*, 86, 185-197. <https://doi.org/10.1890/04-0116>

Domínguez, E. y Fernández, H. R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. San Miguel de Tucumán: Fundación Miguel Lillo.

Dos Santos, D. A., Rueda Martín, P. A. y Reynaga, M. C. (2015). Spatial patterns of caddisflies from Austral South America. *Systematics and Biodiversity*, 13(5), 419-443. <https://doi.org/10.1080/14772000.2015.1045954>

Flint, O.S. Jr. (1968). Studies of Neotropical caddisflies, VII: Trichoptera from Masatierra, Islas Juan Fernandez. *Revista Chilena de Entomología*, 6, 61-64.

Flint, O.S. Jr. (1982). Studies of Neotropical caddisflies, XXX: larvae of the genera of South American Limnephilidae (Trichoptera). *Smithsonian Contribution to Zoology*, 355, 1-30.

Florencio, M., Díaz-Paniagua, C., Gomez-Mestre, I. y Serrano, L. (2012). Sampling macroinvertebrates in a temporary pond:

- comparing the suitability of two techniques to detect richness, spatial segregation and diel activity. *Hydrobiologia*, 689, 121-130. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0690-8>
- García, R. D., Jara, F. G., Pueta, M. y García, P. E. (2024).** Los pequeños humedales de Bariloche y su entorno. *Macroscopia*, 12, 25-32.
- García, R.D., Diéguez, M.C., García, P.E. y Reisig, M. (2023).** Spatial and temporal patterns in the chemistry of temperate low order Andean streams: effects of landscape gradients and hydrology. *Aquatic Science* 85, 102. <https://doi.org/10.1007/s00027-023-01001-6>
- Guerra-Grenier, E. (2019).** Evolutionary ecology of insect egg coloration: a review. *Evolutionary Ecology*, 33, 1-19. <https://doi.org/10.1007/s10682-018-09967-8>
- Jara, F. G. (2016).** Predator-prey body size relationship in temporary wetlands: effect of predatory insects on prey size spectra and survival. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, 52, 205-216. <https://doi.org/10.1051/limn/2016011>
- Jara, F. G. (2019).** The impact of phenology on the interaction between a predaceous aquatic insect and larval amphibians in seasonal ponds. *Hydrobiologia*, 835(1), 49-61. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3928-5>
- Jara, F. G., Úbeda, C., Moncada, M. y Perotti, M. G. (2021).** Natural history traits of the terrestrial breeding frog *Batrachyla taeniata* (Anura: Batrachylidae) in wet meadows of Patagonia. *Studies of Neotropical Fauna & Environment*, 58, 574-586. <https://doi.org/10.1080/01650521.2021.2005394>
- Jara, F. G., García, P. E., García, R. D., Sganga, J. V. y Pueta, M. (2023).** Which variables influence the structure and abundance of aquatic herbivorous assemblages in small forested Patagonian wetlands? *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 58(3), 422-439. <https://doi.org/10.1080/00288330.2023.2236034>
- Jara, F.G. (2025).** Breeding out of water: life history adaptations of endemic Andean-Patagonian caddisflies in temporary wetlands. *Canadian Journal of Zoology*, en prensa.
- Lancaster, J. y Downes, B. J. (2013).** Aquatic Entomology Oxford University Press, Oxford.
- Lancaster, J., Downes, B. J. y Arnold, A. (2010).** Oviposition site selectivity of some stream-dwelling caddisflies. *Hydrobiologia*, 652, 165-178. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0328-2>
- Lund, J. O., Wissinger, S. A. y Peckarsky, B. L. (2016).** Caddisfly behavioral responses to drying cues in temporary ponds: Implications for effects of climate change. *Freshwater Science*, 35, 619-630. <https://doi.org/10.1086/685583>
- Mercado, M. (2004).** Macroinvertebrados de turberas australes (Tierra del Fuego). En: Blanco, D. E. & de la Balze, M. V. (Eds). *Los Turbales de la Patagonia Bases para su inventario y la conservación de su biodiversidad* (pp119-128). Buenos Aires: Wetlands International.
- Montemayor, S. I., Melo, M. C., Scattolini, M. C., Pocco, M. E., del Río M. G., Dellapé, G., Scheible, E.E., Roig, S. A., Carzola, C. G. y Dellapé, P. M. (2017).** The fate of endemic insects of the Andean region under the effect of global warming. *PLoS ONE*, 12, e0186655. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186655>
- Morrone, J. J. (2015).** Biogeographical regionalisation of the Andean region. *Zootaxa*, 3936, 207-236. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3936.2.3>
- Nazrul-Islam, A. K., Khan, F., Khatun, A., Khan, M. R., Abdullah, A. N., & Jha, P. K. (2013).** Ecological conditions of a temporary wetland in bangladesh. *Ecoprint: An International Journal of Ecology*, 18, 71-76. <https://doi.org/10.3126/eco.v18i0.9413>
- Oertli, B., Auderset J. D., Castella, E., Juge, R., Lehmann, A. y Lachavanne, J.B. (2005).** PLOCH: a standardized method for sampling

and assessing the biodiversity in ponds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15, 665-679. <https://doi.org/10.1002/aqc.744>

Semlitsch, R. D., Peterman W. E., Anderson T. L., Drake D. L. y Ousterhout B. H. (2015). Intermediate pond sizes contain the highest density, richness, and diversity of pond breeding amphibians. *PLoS ONE*, 10(4), e0123055. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123055>

Sganga, J. V., Valverde, A. D. C. y Jara, F. G. (2022). Immature stages of the limnephilid caddisfly *Verger lutzi* (Navás 1918) (Trichoptera: Limnephilidae): description and larval life history traits in seasonal forested wetlands of Northwestern Patagonia. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 94, 1-19. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202220210583>.

Sganga, J. V., Brand, C., Santosm A. P. M. y Rueda Martín, P. A. (2023). TRICHOPTERA. EN: Claps L. E., Roig-Juñet S. & Morrone J. J. (Dir.). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*, vol. V (pp. 213-228). San Miguel de Tucumán: Editorial INSUE UNT.

Silver, C. A., Vamosi, S. M. y Bayley, S. E. (2012). Temporary and permanent wetland macroinvertebrate communities: Phylogenetic structure through time. *Acta Oecologica*, 39, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.10.001>

Strachan, S. R., Chester, E. T. y Robson, B. J. (2015). Freshwater invertebrate life history strategies for surviving desiccation. *Springer Science Reviews*, 3, 57-75. <https://doi.org/10.1007/s40362-015-0031-9>

Tejedor, F. J. (1990). Análisis de varianza: introducción conceptual y diseños básicos. Arco Libros, Madrid.

Watson, J. A. L., Theischinger, G. y Abbey, H. M. (1991). The Australian dragonflies: a guide to the identification, distributions and habitats of Australian odonatan. Canberra: SCIRO.

Wickson, S., Chester, E. T. y Robson, B. J. (2012). Aestivation provides flexible mechanisms for survival of stream drying in a larval trichopteran (Leptoceridae). *Marine and Freshwater Research*, 63, 821-826. <https://doi.org/10.1071/MF12095>

Wiggins, G. B. (1973). A contribution to the biology of caddisflies (Trichoptera) in temporary pools. *Contribution of Life Science Division, Research Ontario Museum*, 88, 1-28.

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

Wiggins, G. B., Mackay, R. J. y Smith, I. M. (1980). Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archive of Hydrobiology/Supplementary*, 58, 97-206.

Wilbur, H. M. (1980). Complex Life Cycles. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 11, 67-93.

Williams, D. D. (1996). Environmental constraints in temporary freshwaters and their consequences for the insect fauna. *Journal of the North American Benthological Society*, 15, 634-650. <https://doi.org/10.2307/1467813>

Wissinger, S. A, Brown, W. S. y Jannot, J. E. (2003). Caddisfly life histories along permanence gradients in high-altitude wetlands in Colorado (U.S.A.). *Freshwater Biology*, 48, 255-270. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.00997.x>