AIP 2026. Vol. 54:1-14
https://doi.org/10.22352/AIP202654008

ARTÍCULO CIENTÍFICO

SECCIÓN ESPECIAL CABO DE HORNOS

¿Cómo influye la elevación en la emergencia de insectos dulceacuícolas subantárticos?

JAVIER RENDOLL-CÁRCAMO[1], KATHERINE CHÁVEZ-VÁSQUEZ[2], DALAY VARGAS[3], MELISA GAÑÁN[4], TAMARA CONTADOR-MEJÍAS[5]

[1] https://orcid.org/0000-0003-1928-0914
[2] https://orcid.org/0009-0001-9660-0240
[3] https://orcid.org/0009-0008-6836-5504
[4] https://orcid.org/0000-0001-6411-9295
[5] https://orcid.org/0000-0002-0250-9877

OPEN ACCESS

Recibido:
10/11/2025
Revisado:
30/12/2025
Aceptado:
09/03/2026
Publicado en línea:
26/11/2026

Coeditor:
Dr. Rodrigo Villa-Martínez Universidad de Magallanes, Centro Internacional Cabo de Hornos (CHIC), Chile.
Editor a cargo:
MSc. Marcela Valenzuela Saavedra, Centro Internacional Cabo de Hornos (CHIC), Chile.

ISSN 0718-686X

CC BY NC

RESUMEN

La fenología de los insectos acuáticos está fuertemente influenciada por gradientes térmicos espaciales y temporales. En este trabajo se evalúo la relación entre la elevación y la fecha de emergencia de adultos en siete especies de insectos dulceacuícolas, pertenecientes a los órdenes Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera y Trichoptera, de la isla Navarino, Chile. A partir de registros de campo, se calcularon correlaciones de Pearson para estimar el retraso en la emergencia influenciado por la elevación. Dada la naturaleza de algunos registros adelantados, se analizó todo el set de datos y también excluyendo dichos registros atípicos. Aunque todas las especies estudiadas mostraron correlaciones positivas, sólo dos resultaron significativas. El retraso promedio fue de 2,87 ± 1,30 días/100 m, comparable con otros sistemas templado-alpinos del hemisferio sur. Los registros inusuales influyen moderadamente las pendientes en algunas especies, pero estos casos representan posibles outliers ecológicos. Estos resultados sugieren que la elevación y su gradiente térmico asociado modulan la fenología de los insectos acuáticos subantárticos y que registros atípicos pueden ser señales tempranas de sensibilidad biológica frente a cambios ambientales.

Palabras clave: Ecología, fenología, gradiente altitudinal, historias de vida, Navarino.

How does elevation influence subantarctic freshwater insect emergence?

Contribución de cada autor:

J.R-C.: Conceptualización, trabajo de campo, identificación de especímenes, análisis de datos, preparación de figuras y redacción del manuscrito.

K.C-V. y D.V.: Trabajo de campo, redacción y revisión del manuscrito.

M.G y T.C.: Redacción y revisión del manuscrito.

Declaración de intereses: No existen conflictos de interés..

Financiamiento: Los autores agradecen el apoyo de CHIC y BASE a través de los proyectos ANID BASAL FB210018, Programa Iniciativa Científica Milenio – ICN2021_002.

ABSTRACT

The phenology of aquatic insects is strongly influenced by spatial and seasonal thermal gradients. This study analyzed the relationship between elevation and the timing of adult emergence in seven species of freshwater insects from Navarino Island, Chile. Using field records, Pearson correlations were calculated to estimate the delay in emergence associated with elevation. Given the occurrence of some unusually early records, analyses were performed both including all data and excluding such atypical observations. All species showed positive correlations, although only two were statistically significant. The mean delay was 2.87 ± 1.30 days per 100 m of elevation, comparable to other temperate-alpine systems of the Southern Hemisphere. Unusual records moderately affected slopes in some species, but these cases likely represent ecological outliers rather than statistical artifacts. Overall, these results suggest that elevation and its associated thermal gradient modulate the phenology of subantarctic aquatic insects, and that atypical records may serve as early signals of biological sensitivity to environmental change.

Keywords: ecology, phenology, altitudinal gradients, life hististories, Navarino

INTRODUCCIÓN

La emergencia de los adultos es un rasgo clave en la historia de vida de muchos invertebrados e insectos de agua dulce, ya que evolutivamente ha permitido estrategias fenológicas que reducen la depredación y favorecen el éxito reproductivo (Brittain, 1982; Dieterich & Anderson, 1995, Parmesan, 2006). El momento de la emergencia suele estar estrechamente vinculado a factores ambientales, especialmente la temperatura, por lo que se espera que varíe según la latitud y la elevación (Hodkinson, 2005; Hopkins, 1919), e interacciones bióticas como la depredación (Peckarsky & McIntosh, 1998). En su estudio pionero, Hopkins (1919) predijo que los eventos fenológicos se retrasarían a mayor elevación, principalmente debido a temperaturas más bajas y a una menor duración de la temporada de crecimiento (Bale *et al.* 2002; Fielding *et al.* 1999). Si bien existe un sólido respaldo teórico para los efectos de la elevación sobre la fenología, los estudios empíricos son aún escasos, especialmente en lo que respecta a comunidades de múltiples especies en el hemisferio sur (Ashton *et al.* 2009; Contador *et al.* 2014; Illán *et al.* 2012).

Estos efectos de la elevación están íntimamente ligados a la temperatura, un factor crítico en la historia de vida de los insectos acuáticos. La temperatura del agua suele disminuir con la elevación, lo que influye directamente en el crecimiento, el desarrollo y la sincronía de la emergencia de los adultos (Harper & Peckarsky, 2006). En el marco del cambio ambiental global, el aumento de la temperatura puede alterar estos procesos, afectando el desarrollo y fenología de los insectos, con consecuencias para su resiliencia y persistencia local (Hof *et al.* 2011; Sweeney *et al.* 2018; Harvey *et al.* 2023). Evidencia de efectos negativos en el desarrollo y capacidad de vuelo se han reportado en odonatos (*Erythemis collocata*, McCauley *et al.* 2018), sobreposición en la emergencia en especies de saltamontes (Buckley *et al.* 2020), e incluso

alteración en las redes tróficas (Tougeron *et al.* 2018). A nivel biogeográfico, se ha documentado que, mientras que muchas especies del hemisferio norte presentan fases adultas sincrónicas y de corta duración, en el hemisferio sur algunos taxones exhiben una emergencia asincrónica o prolongada, probablemente como respuesta adaptativa a condiciones ambientales más impredecibles (Hughes *et al.* 2011, McCulloch & Waters, 2018).

En este contexto, la isla Navarino, constituye un laboratorio natural dentro de la ecorregión subantártica de Magallanes, caracterizado por sus ecosistemas prístinos y bajo impacto antrópico, que permiten estudios en condiciones cercanas a lo natural (Rozzi *et al.* 2020). Este entorno singular alberga una diversa fauna de insectos acuáticos en arroyos, lagos y humedales, distribuidos desde el nivel del mar hasta la alta montaña (~700 m s. n. m. para el nacimiento de ríos), y cuya fenología aún está poco documentada (Contador *et al.* 2012). Se ha demostrado que la elevación modula diversos aspectos de la biodiversidad, desde la composición de las comunidades hasta la morfología (Contador *et al.* 2015; Rendoll-Cárcamo *et al.* 2023). Estudios previos han mostrado que este gradiente también incide en la dinámica poblacional, como en el número de generaciones anuales del simúlido *Gigantodax rufescens* (Edwards, 1931) y en el de la efímera *Meridialaris chiloeensis* (Demoulin, 1955) (Contador & Kennedy, 2016).

Además de los patrones promedio, los registros fenológicos extremos o atípicos, aquellos que se apartan significativamente del rango esperado, pueden representar respuestas ecológicas reales a microclimas o eventos térmicos inusuales. Estos "*outliers ecológicos*" son cada vez más reconocidos como señales tempranas de cambios ambientales en curso (sensu McCulloch & Waters, 2018; Parmesan, 2006; Violle *et al.* 2017).

En este estudio, analizamos datos de campo obtenidos en ecosistemas ribereños de la isla Navarino con los objetivos de: i) examinar las correlaciones intraespecíficas entre la altitud y la fecha de emergencia de los adultos, y ii) evaluar los patrones interespecíficos en diferentes especies de insectos acuáticos. Considerando que los registros fenológicos atípicos no siempre representan errores, sino respuestas ecológicas genuinas ante a microclimas o eventos extremos, evaluamos su influencia sobre los patrones detectados. Este trabajo aporta una primera aproximación comparativa a la fenología altitudinal de insectos acuáticos subantárticos, proporcionando una base para futuras investigaciones sobre la historia natural y la sensibilidad biológica en ecosistemas de alta latitud.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y colecta

La isla Navarino se encuentra en el extremo austral de Chile, al sur del canal Beagle y de Tierra del Fuego. La isla cuenta con un mosaico de paisajes y ecosistemas dulceacuícolas, que brindan hábitat a una diversa entomofauna acuática. Durante la última década, numerosos esfuerzos por comprender esta remota biodiversidad han promovido el establecimiento de estaciones fijas de monitoreo, particularmente en el río Róbalo (Contador *et al.* 2018). Adicionalmente, existen estaciones "oportunas" (sitios accesibles como refugio frente a condiciones meteorológicas adversas) en diversos valles y elevaciones que sirven como campamentos en expediciones de varios días (Tabla 1, Fig. 1, Rendoll-Cárcamo, 2024). En estas estaciones se aplicaron distintas técnicas estandarizadas de muestreo (trampas Malaise), complementadas con colectas oportunistas y registros fotográficos o visuales. Los individuos colectados fueron transportados al laboratorio

Sitio	Coordenadas	Elevación (m.s.n.m.)	Tipo de monitoreo	Especies registradas	Tipo de monitoreo/ fecha accesibilidad
Cascada el Salto	-54.99257°, -67.68110°	550	C, M	At, Mc, Rv, Am, Ak, Mh, Rhm.	Ocasional/ Diciembre-Febrero
Laguna Palachinke	-54.98276°, -67.68541°	380	C, M	At, Mc, Rv, Am, Ak, Mh, Rhm.	Ocasional/Diciembre-Febrero
Lago Róbalo	-54.97158°, -67.66590°	260	C, M	At, Mc, Am, Ak, Mh, Rhm.	Ocasional/Diciembre-Mayo
Est. fenología largo plazo 1	-54.95114°, -67.64327°	145	C, F, M	At, Mc, Am, Ak, Rhm.	Permanente/ Todo el año
Est. fenología largo plazo 2	-54.94555°, -67.63666°	130	C, F, M	At, Mc, Am, Ak, Rhm.	Permanente/ Todo el año
Lago Windhond	-55.10645°, -67.60714°	90	C, O	Mh, Rv.	Ocasional/ Diciembre-Febrero
Parque Omora	-54.94242°, -67.65204°	10	C, M, O	Mh, Rv.	Permanente/ Todo el año
Río Bronces límite arbóreo	-54.98448°, -67.74437°	550	C, M	At, Mc, Am, Ak, Mh, Rhm.	Ocasional/Diciembre-Febrero
Cascada de Oro	-54.97708°, -67.73613°	380	C, M	At, Mc, Am, Ak, Mh, Rhm.	Ocasional/Diciembre-Febrero
Río Bronces Maku	-54.96629°, -67.72894°	260	C, M	At, Mc, Am, Ak, Rhm.	Ocasional/Diciembre-Febrero
Río Bronces bajo	-54.95102°, -67.71405°	145	C, M	At, Mc, Am, Ak, Mh, Rhm.	Ocasional/Diciembre-Febrero
Cascada los Bronces	-54.94398°, -67.70703°	30	C	At, Mc, Am, Ak, Mh, Rhm.	Ocasional/ Todo el año
Río Ukika límite arbóreo	-55.00699°, -67.61116°	550	C, M	At, Mc, Am, Ak, Rhm.	Ocasional/Diciembre-Febrero
Río Ukika terrazas	-54.99492°, -67.60246°	380	C, M	At, Mc, Am, Ak, Rhm.	Ocasional/Diciembre-Febrero
Río Ukika turberas	-54.98935°, -67.60759°	260	C, M	At, Mc, Am, Ak, Rhm.	Ocasional/Diciembre-Febrero
Río Ukika bajo	-54.95233°, -67.60195°	145	C, M	At, Mc, Am, Ak, Mh, Rhm.	Ocasional/Diciembre-Febrero
Camino a laguna Palachinke	-54.97729°, -67.67474°	300	O	Rv.	Ocasional/Diciembre-Febrero
Cerro bandera	-54.95539°, -67.62693°	370	O	Rv.	Ocasional/ Todo el año
Humedal captación de agua	-54.94511°, -67.63557°	50	C, O	At, Mc, Rv, Am, Ak, Rhm.	Ocasional/ Todo el año
Camino a laguna Turquesa	-54.96635°, -67.73683°	400	O	Rv.	Ocasional/Diciembre-Febrero
Río Lum	-54.91103°, -68.10837°	30	C, O	Mh, Rv.	Ocasional/ Todo el año
Puerto Navarino	-54.93059°, -68.30973°	50	C, O	Mh, Rv.	Ocasional/ Todo el año
Bahía Honda	-54.93007°, -68.27398°	20	C, O	Mh, Rv.	Ocasional/ Todo el año
Estancia Santa Rosa	-54.92248°, -68.21327°	60	C, O	Mh, Rv.	Ocasional/ Todo el año
Corrales viejos	-54.93653°, -67.46462°	30	C, O	Mh, Rv.	Ocasional/ Todo el año

Tabla 1. Sitios de muestreo y colecta de ejemplares de insectos dulceacuícolas de isla Navarino. Las coordenadas se entregan en grado decimal. Abreviaciones de tipo de monitoreo: C: Colecta especímenes, F: registro fotográfico, M: trampa Malaise, O: observación. Abreviaciones de especies= At: *Andesiops torrens*, Mc: *Meridialaris chiloeensis*, Rv: *Rhionaeschna variegata*, Am: *Antarcoperla michaelseni*, Ak: *Aubertoperla kuscheli*, Mh: *Monocosmoecus hyadesi*, Rhm: *Rheochorema magellanicum*.

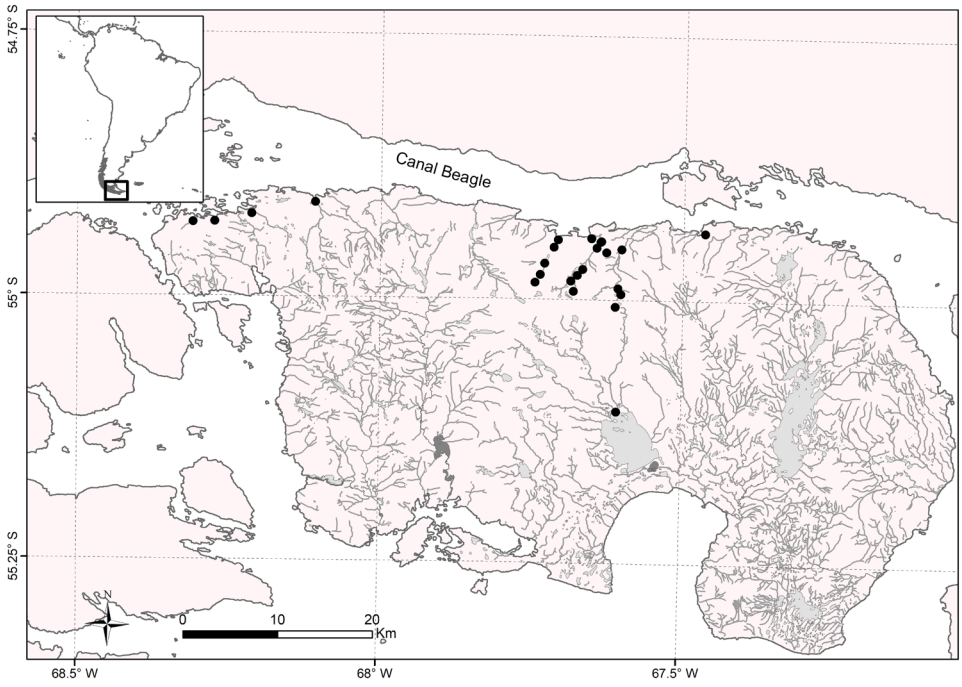

Fig. 1.
Ubicación de isla Navarino, al sur de Sudamérica, y sitios de muestreo del presente estudio.

en frascos con etanol 95%. La identificación de especímenes se realizó en el laboratorio bajo lupa estereoscópica (Leica S6D) y siguiendo la literatura pertinente y trabajos anteriores en la misma región (Domínguez & Fernández, 2009; Rendoll-Cárcamo, 2024).

Procesamiento de los registros

Para construir la base de datos se incluyeron todos los registros de colecta y observación de adultos (imagos) de insectos dulceacuícolas, utilizados como proxy del período de emergencia. La fecha de emergencia para cada especie se definió a partir de la presencia confirmada de imagos, asumiendo que la aparición de adultos refleja el momento en que ocurre la emergencia desde el ambiente acuático hacia el terrestre. Este enfoque es ampliamente utilizado en estudios fenológicos de insectos acuáticos cuando no se dispone de series continuas de emergencia (McCulloch & Waters, 2018; Mossus *et al.* 2010), y resulta adecuado en sistemas remotos donde los registros se obtienen mediante muestreos discontinuos pero recurrentes. Para asegurar la representatividad y validez ecológica de los registros, se aplicaron los siguientes criterios de depuración basados en McCulloch *et al.* 2020 y McCulloch & Waters (2018): i) se eliminaron los registros sin información de elevación o fecha exacta, ii) se eliminaron los registros duplicados (potenciales réplicas de esfuerzo del observador), y iii) se excluyeron registros con identificación taxonómica dudosa o no verificable. Solo se consideraron para los análisis las especies con ≥15 registros válidos, con el fin de minimizar sesgos por tamaño muestral y asegurar estimaciones más robustas de las tendencias fenológicas. Los registros abarcan el periodo 2018–2025, aunque el año no fue incluido como variable en los análisis, dada la variabilidad en la periodicidad de los registros. Se asumió para cada especie un ciclo de vida uni o semivoltino, considerando el primer registro primaveral como inicio del periodo de emergencia anual (Contador & Kennedy, 2016; McCulloch & Waters, 2018). Las especies consideradas en este estudio son nativas y son: *Andesiops torrens* (Lugo-Ortiz & McCafferty, 1999), *Antarctoperla michaelseni* (Klapálek 1904),

Aubertoperla kuscheli (Illies, 1953), *Meridialaris chiloeensis*, *Monocosmoecus hyadesi* (Mabille, 1888), *Rheochorema magellanicum* (Flint, 1964), y *Rhionaeschna variegata* (Fabricius, 1775).

Las fechas de los registros se transformaron a valores numéricos expresando el número de días transcurridos desde el 1° de octubre, adaptando el enfoque de McCulloch & Waters (2018) como métrica comparativa entre especies. Este enfoque asume fenologías unimodales y sincronía en la emergencia de insectos adultos, y ha demostrado ser un estimador preciso en los cambios fenológicos, además de permitir comparaciones estandarizadas (Moussus *et al.* 2010). Adicionalmente, para las especies se calcularon atributos espaciales y fenológicos derivados de los registros, incluyendo la elevación promedio, el rango altitudinal ocupado (diferencia entre elevación máxima y mínima) y la fecha promedio de emergencia (considerada como el número de días desde el 1° de octubre).

Identificación y tratamiento de registros atípicos

Para cada especie, los registros atípicos fueron identificados mediante el rango intercuartílico (IQR) de las fechas de emergencia. En concreto, se calcularon el primer cuartil (Q1) y el tercer cuartil (Q3) de la distribución de fechas, definiéndose como outliers aquellos registros cuya fecha se encontraba fuera del rango Q1 – 1,5 x IQR ó Q3 +1,5 X IQR, donde IQR = Q3 – Q1. Este procedimiento se aplicó de forma independiente para cada especie, considerando únicamente su propia distribución fenológica. La identificación de registros atípicos no implicó asumir que dichos valores fueran errores, sino distinguir valores estadísticamente extremos dentro de la distribución observada. En sistemas naturales variables, como los ambientes subantárticos, algunos de estos registros pueden corresponder a observaciones ecológicamente plausibles, como emergencias excepcionalmente tempranas o tardías asociadas a condiciones microclimáticas particulares o a variación intraespecífica (Violle *et al.* 2017). Por esta razón, se generaron dos bases de datos: (i) una con todos los registros y (ii) otra sin *outliers* identificados mediante el IQR, que permitieron comparar la robustez de las tendencias fenológicas y cuantificar en qué medida los valores extremos influyen en la pendiente y la fuerza de las relaciones entre emergencia y elevación.

Análisis de los datos

Las relaciones entre la fecha de emergencia (variable dependiente) y la elevación fueron evaluadas mediante regresiones lineales simples para cada especie, en las que la pendiente se expresó como el número de días de retraso por cada 100 m de aumento en elevación. Asimismo, se calcularon coeficientes de correlación de Pearson, comparando los resultados con y sin exclusión de *outliers*. La significancia de las correlaciones se ajustó mediante el procedimiento de Benjamini-Hochberg, con la finalidad de controlar la tasa de falsos positivos asociada a múltiples comparaciones. A partir de las regresiones se estimaron también el cambio absoluto (Δ pendiente) y relativo (% de variación) entre ambos escenarios (con y sin *outliers*), lo que permitió cuantificar la influencia de los valores extremos en la sensibilidad fenológica estimada. Además, se realizaron análisis agregados a nivel de orden taxonómico (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera y Odonata) y una categoría general ("Todos los insectos"), con el objetivo de explorar patrones fenológicos promedio y contrastarlos con las respuestas específicas a nivel de especie. Todos los análisis y visualizaciones se realizaron en R Studio (v.2023.06.0+421; RStudio Team, 2023), utilizando los paquetes *broom, dplyr, ggplot2, ggrepel* y *patchwork*.

RESULTADOS

Todas las especies examinadas mostraron correlaciones positivas entre la fecha de emergencia y la elevación, indicando un retraso progresivo de la emergencia con el aumento altitudinal, (Tabla 2, Fig. 2). Sin embargo, la magnitud y significancia de estas relaciones variaron entre especies y órdenes taxonómicos. Dos plecópteros, *Antarctoperla michaelseni* y *Aubertoperla kuscheli*, mantuvieron correlaciones positivas significativas, incluso tras la exclusión de registros atípicos (Tabla 2). En particular, *A. kuscheli* mostró el patrón más robusto de retraso fenológico con la elevación (R = 0,66; *p* = 0,0015, *p ajustado* = 0,01, Tabla 2, Fig. 2), con pendientes cercanas a seis días de retraso por cada 100 m de aumento en la elevación. *A. michaelseni* exhibió un patrón similar, aunque de menor magnitud (R = 0,47; *p* = 0,027, *p ajustado* = 0,09), sugiriendo una alta sensibilidad fenológica al gradiente térmico asociado a la elevación. Las restantes especies analizadas (*Andesiops torrens*, *Meridialaris chiloeensis*, *Monocosmoecus hyadesi*, *Rheochorema magellanicum* y *Rhionaeschna variegata*) presentaron tendencias positivas no significativas (Tabla 2, Fig. 2), reflejando respuestas más variables o menos pronunciadas con el gradiente altitudinal.

Tabla 2. Regresiones entre la fecha de emergencia y elevación para siete especies de insectos dulceacuícolas de la isla Navarino (todos los registros incluídos). Las especies con regresiones significativas ($p < 0,05$; y *p* ajustado Benjamini-Hochberg) se destacan en negrita. Se indican el número de registros (n), el coeficiente de regresión de Pearson (R), la pendiente de la regresión (número de días de retraso en la emergencia por cada 100 m de elevación) y su error estándar (EE).

Orden	Familia	Especie	n	R	p	Pendiente (± EE)	*p* ajustado (BH)
Ephemeroptera	Baetidae	*Andesiops torrens*	18	0,32	0,19	1,64 ± 1,2	0,26
	Leptophlebiidae	*Meridialaris chiloeensis*	20	0,35	0,14	11,24 ± 7,19	0,26
Odonata	Aeshnidae	*Rhionaeschna variegata*	18	0,27	0,28	0,80 ± 0,71	0,28
Plecoptera	Gripopterygidae	*Antarctoperla michaelseni*	22	0,47	**0,027**	5,96 ± 2,49	0,09
		Aubertoperla kuscheli	20	0,66	**0,0015**	2,01 ± 1,75	**0,01**
Trichoptera	Limnephilidae	*Monocosmoecus hyadesi*	21	0,28	0,22	2,20 ± 1,75	0,26
	Hydrobiosydae	*Rheochorema magellanicum*	18	0,32	0,19	3,18 ± 2,35	0,26

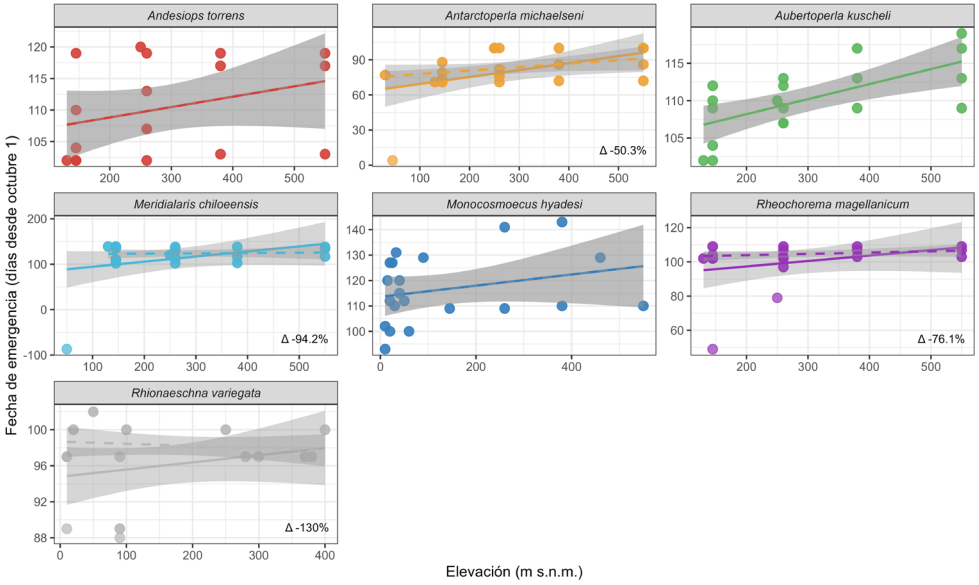

Fig. 2. Patrones de emergencia especie-específicos. Relación entre la elevación y la fecha de emergencia para siete especies de insectos dulceacuícolas de isla Navarino. La línea continua representa el ajuste con todos los registros y la línea segmentada la regresión sin *outliers*. En cada panel se indica el porcentaje de cambio (Δ %) en la pendiente. El área sombreada de color gris indica el intervalo de confianza (95%).

Cuatro especies (*A. michaelseni, M. chiloeensis, Rh. magellanicum* y *R. variegata)* presentaron registros de emergencia excepcionalmente tempranos, cercanos o incluso anteriores a la fecha estandarizada de emergencia (1 de octubre). Estos registros fueron identificados como valores atípicos estadísticos y considerados *outliers ecológicos*. En el caso de *R. variegata*, aunque la relación entre emergencia y elevación fue débil (R = 0,27; p = 0,28), la exclusión de registro tempranos produjo un cambio notable en la pendiente (Tabla 3), sugiriendo que la fenología de esta especie podría estar fuertemente influenciada por eventos de emergencia temprana a bajas elevaciones. De similar manera, *M. chiloeensis* y *Rh. magellanicum* mostraron reducciones marcadas en la pendiente tras la exclusión de *outliers* (Δ pendiente hasta -10,6 días / 100 m, Tabla 3), lo que indica que los eventos fenológicos extremos contribuyen de forma desproporcionada a la estimación de la sensibilidad altitudinal en estas especies. No obstante, *Andesiops torrens* y *Monocosmoecus hyadesi* mostraron pendientes prácticamente invariantes entre ambos escenarios.

Tabla 3. Comparación de las correlaciones y pendientes entre la fecha de emergencia y la elevación para siete especies de insectos dulceacuícolas de isla Navarino, considerando todos los registros y la exclusión de registros extremos. Se muestra la diferencia absoluta (Δ) y el porcentaje (%) de cambio en las correlaciones de Pearson (R) y las pendientes (número de días de retraso por cada 100 m de elevación). Los *outliers* fueron identificados mediante rango intercuartílico (IQR), y su número se indica por especie.

Especie	R (todos)	R (sin outliers)	Δ R	Pendiente (todos)	Pendiente (sin outliers)	Δ Pendiente	n de outliers	% cambio
Andesiops torrens	0,32	0,32	0	1,64	1,64	0	0	0
Meridialaris chiloeensis	0,35	0,07	-0,28	11,24	0,65	-10,59	1	-94,22
Rhionaeschna variegata	0,27	-0,21	-0,48	0,80	-0,24	-1,04	4	-130,01
Antarctoperla michaelseni	0,47	0,39	-0,08	5,96	2,96	-2,99	1	-50,34
Aubertoperla kuscheli	0,66	0,66	0	2,01	2,01	0	0	0
Monocosmoecus hyadesi	0,28	0,28	0	2,2	2,2	0	0	0
Rheochorema magellanicum	0,32	0,23	-0,09	3,18	0,76	-3,94	2	-76,15

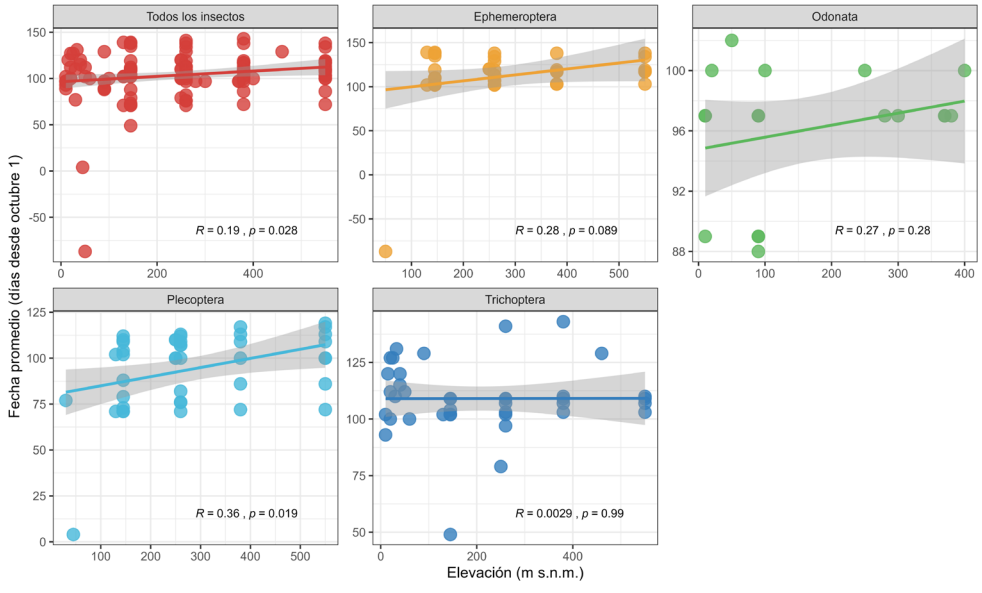

Fig. 3. Patrones de emergencia generales (todos los registros). Elevación promedio (m s.n.m.) versus fecha de emergencia promedio (días desde octubre 1) para todos los registros y para cada orden de insectos dulceacuícolas de isla Navarino. Se incluyen los coeficientes de correlación de Pearson (R) y la significancia (p < 0,05). El área sombreada de color gris indica el intervalo de confianza (95%).

Considerando el conjunto total de especies ("Todos los insectos"), se observó un retraso promedio de 2,87 ± 1,30 días por cada 100 m de elevación, lo que evidencia un patrón fenológico coherente a nivel de ensamble (Fig. 3). Aunque la correlación global fue débil y no significativa (R = 0,11; p = 0,19), la consistencia de las pendientes positivas sugiere que el gradiente de elevación impone una señal fenológica común, aun cuando se integran todas las especies. Este patrón también se mantuvo, aunque con distinta fuerza, al agrupar las especies por orden taxónomico (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera y Odonata), indicando que el retraso altitudinal en la emergencia no es exclusivo de un grupo particular, sino que emerge como respuesta general de los insectos aquí evaluados.

La magnitud del retraso altitudinal (pendiente en días /100 m) se asoció de forma consistente con los atributos a nivel de especie, incluyendo la elevación promedio de ocurrencia, el rango altitudinal ocupado y el número de registros disponibles (Fig. 4). Aunque la correlación entre la pendiente y la elevación promedio fue positiva, pero no significativa (R = 0,30; p = 0,51), sugiere que las especies que ocupan ambientes de mayor altitud tienden a mostrar mayor sensibilidad fenológica al gradiente de elevación. En contraste, la fecha promedio de emergencia no mostró relación aparente con la pendiente (R ≈ 0; p = 1). El número de registros por especie presentó una correlación positiva moderada con la pendiente (R = 0,41; p = 0,36), volviéndose significativa tras excluir los *outliers* (R = 0,77; p = 0,04). De forma similar, el rango altitudinal se correlacionó positivamente con la pendiente tanto considerando todos los registros (R = 0,53; p = 0,18) como excluyendo los *outliers* (R = 0,78; p = 0,04), indicando que las especies que ocupan amplios gradientes de elevación exhiben respuestas fenológicas más marcadas frente al aumento de la elevación.

La Fig. 5 resume comparativamente la robustez de los patrones detectados al excluir los *outliers ecológicos*. Para algunas de las especies estudiadas, tanto las correlaciones como las pendientes permanecen cercanas a la línea de igualdad (y = x), indicando que la influencia de los *outliers* sobre las relaciones elevación-emergencia fue mínima. Sin embargo, *A. michaelseni*, *M. chiloeensis, Rh. magellanicum* y *R. variegata* presentan desviaciones notables, sugiriendo que los eventos de emergencia temprana representan componentes relevantes de su fenología, más que anomalías estadísticas.

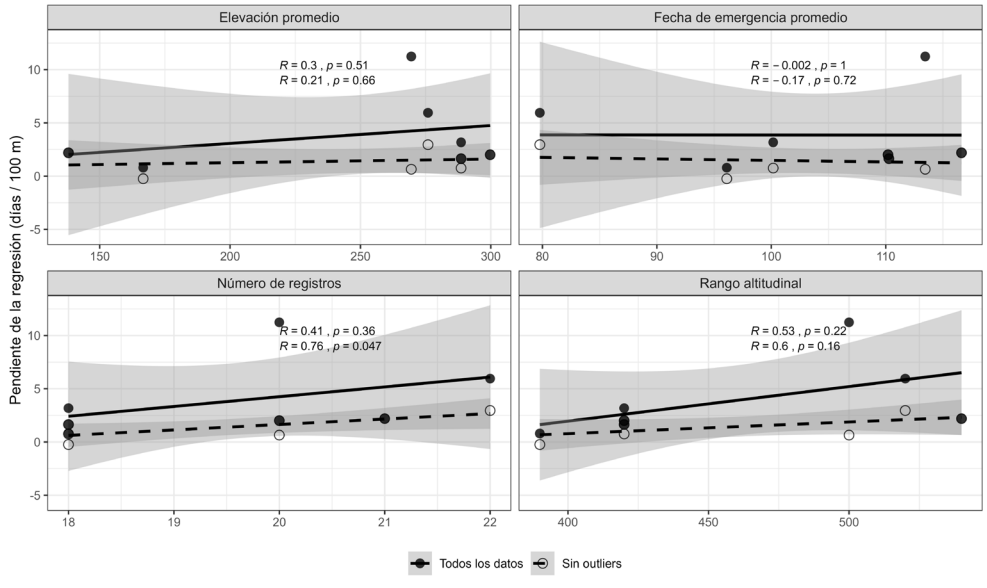

Fig. 4. Retraso en la fecha de emergencia. Pendiente de la regresión (días/ 100 m) versus elevación promedio (m s.n.m.), fecha de emergencia promedio (días desde octubre 1), número de registros (n) y rango altitudinal (m) para las siete especies de insectos dulceacuícolas de isla Navarino, considerando todos los registros (círculos llenos y línea sólida), y excluyendo los *outliers* (círculos vacíos y línea segmentada). Se incluyen los coeficientes de correlación de Pearson (R) y la significancia (p < 0,05) para cada procedimiento. El área sombreada de color gris indica el intervalo de confianza (95%).

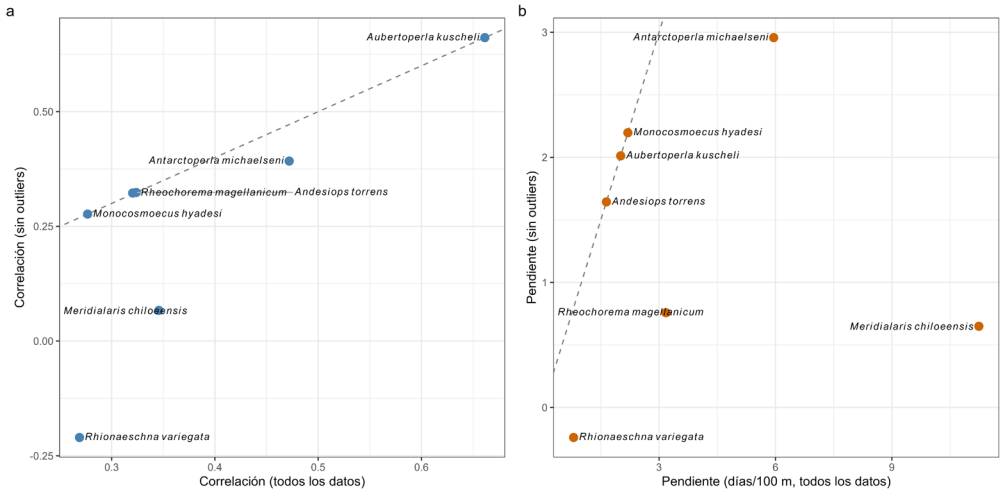

Fig. 5. Comparaciones entre a) correlaciones y b) pendientes para todos los registros y con exclusión de outliers, para las siete especies de insectos dulceacuícolas de isla Navarino. La línea discontinua indica igualdad entre ambos análisis (y = x). Los puntos cercanos a esta línea reflejan especies con resultados consistentes entre ambos conjuntos de datos, mientras que las desviaciones marcan casos de especies donde los *outliers* influyeron en el ajuste estadístico.



Fig. 6. Outlier ecológico. Registro inusual de emergencia de *Meridialaris chiloeensis* (hembra, subimago), durante muestreo fenológico de invierno en el río Róbalo, isla Navarino, 04/08/2025.

DISCUSIÓN

Todas las especies analizadas mostraron correlaciones positivas entre la fecha de emergencia y la elevación, indicando un retraso progresivo de la emergencia a medida que aumenta la elevación. Este patrón es ecológicamente esperable en ecosistemas montanos e incluso al aumentar la latitud, donde la distancia geográfica actúa como un proxy espacial del gradiente térmico, condicionando el tiempo de desarrollo y el momento de transición al estado adulto. No obstante, solo dos especies, *Antarctoperla michaelseni* y *Aubertoperla kuscheli* (Plecoptera: Gripopterygidae) presentaron relaciones estadísticamente significativas, lo que indica que la sensibilidad fenológica al gradiente de elevación no es uniforme entre especies. Aunque para *A. michaelseni*, esta correlación no se mantuvo significativa tras la corrección por comparaciones múltiples (p = 0,027; y p *ajustado* = 0,09). Las diferencias observadas sugieren que las respuestas fenológicas dependen de atributos de historia de vida, tales como el voltinismo, la tolerancia térmica, la duración del desarrollo larval y el grado de sincronía en la emergencia (Contador & Kennedy, 2016; McCulloch & Waters, 2018). En este sentido, la elevación no determina directamente la fenología, sino que modula el contexto térmico y estacional en el que estas estrategias se expresan.

Las dos especies de plecópteros incluidas, *A. michaelseni* y *A. kuscheli,* mostraron los retrasos más consistentes (≈ 6 y 2 días / 100 m, respectivamente), lo que sugiere una alta sensibilidad a la temperatura ambiental. Este patrón es coherente con la afinidad de los plecópteros por ambientes fríos y bien oxigenados, y con su reconocida limitada plasticidad térmica, especialmente en ambientes subantárticos (Rendoll-Cárcamo *et al.* 2023). Estos resultados refuerzan la idea de que los plecópteros pueden actuar como taxones centinela frente a cambios en el régimen térmico, ya que pequeñas variaciones de temperatura pueden traducirse en desplazamientos de sus ventanas de emergencia. En este contexto, el retraso fenológico no debe interpretarse como un fenómeno aislado, sino como una respuesta integrada al ambiente térmico que condiciona el éxito reproductivo y sincronía con recursos tróficos.

En contraste, especies como *Meridialaris chiloeensis* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) y *Rheochorema magellanicum* (Trichoptera: Hydrobiosydae) y *Rhionaeschna variegata* (Odonata: Aeshnidae) presentaron registros de emergencia excepcionalmente tempranos, incluso previos al 1° de octubre. Estos registros fueron identificados como *outliers* estadísticos, pero representan *outliers ecológicos*, es decir, observaciones que podrían reflejar condiciones ambientales cambiantes. El caso de *R. variegata* resulta especialmente interesante, cuya pendiente se invirtió tras excluir los *outliers*, revelando alta sensibilidad al considerar los registros atípicos y potencialmente sincronía en su emergencia. Esto podría representar asociación con microhábitats térmicamente favorables, inviernos inusualmente templados o primaveras-veranos con eventos extremos (por ejemplo, olas de calor, Rendoll-Cárcamo *et al.* 2024). En este sentido, la exclusión de los *outleirs* no descarta información novedosa, sino permite evaluar la robustez de las tendencias promedio. Este análisis paralelo permitió identificar especies cuyas respuestas fenológicas están condicionadas por su contexto térmico, en que eventos inusuales pueden indicar señales tempranas de sensibilidad frente a cambios ambientales (Violle *et al.* 2017; Parmesan & Yohe, 2003).

La interpretación de la pendiente (días de retraso/100 m) permite dimensionar la sensibilidad fenológica intraespecífica frente al gradiente de elevación. En promedio, encontramos un retraso de 2,87 ± 1,30 días/ 100 m, comparable a los valores reportados en otros sistemas templado-alpinos del hemisferio sur. En Nueva Zelanda, por ejemplo, se ha identificado un retraso en la emergencia de 5,3 ± 2,0 días/ 100 m para especies de Plecoptera (McCulloch & Waters,

2018), y para Ephemeroptera de 3,2 ± 2,6 días/ 100 m (McCulloch *et al.* 2020). Estos retrasos intraespecíficos son consistentes a las predicciones realizadas por Hopkins (3,3 días/ 100 m; Hopkins, 1919), y levemente más pronunciados que en algunos insectos terrestres (1,4 a 5,4 días/ 100 m; Ashton *et al.*, 2009; Coulson *et al.* 1976; Illán *et al.* 2012). Nuestros hallazgos respaldan estos patrones, aquellas especies con mayores retrasos podrían ser más vulnerables al cambio climático, ya que pequeñas variaciones en la temperatura pueden alterar significativamente sus ventanas de emergencia.

Un aspecto clave es el rol de la estacionalidad y la temperatura como predictores directos de la emergencia. La elevación actúa como un proxy espacial de las condiciones térmicas, pero no captura por completo la variabilidad temporal asociada a los grados-día acumulados o al deshielo estacional. Por ello, combinar gradientes espaciales y temporales de temperatura probablemente explique mejor las variaciones fenológicas observadas (Harper & Peckarsky, 2006). Este razonamiento coincide los antecedentes para *Gigantodax rufescens* en que la variación de grados-día acumulados podrían indicar un cambio de multivoltino en elevaciones bajas a univoltino en elevaciones altas (Contador *et al.* 2014; Contador & Kennedy, 2016). En futuras investigaciones, el uso de registros térmicos continuos permitiría modelar con mayor precisión las respuestas fenológicas y explorar umbrales de desarrollo específicos para cada especie.

Si bien este estudio abarca un número limitado de especies y registros, ofrece una aproximación sistemática para predecir alteraciones fenológicas en un ámbito altitudinal en insectos acuáticos subantárticos. Cabe destacar, que existen otras fuentes de variación térmica en los sistemas de agua dulce discutidas por McCulloch & Waters (2018): tipo de sustrato, sombra y escorrentía. Así como también variables que podrían influenciar las fechas de emergencia: fotoperiodo, disponibilidad de alimento e interacciones bióticas (Harper & Peckarsky, 2006). Adicionalmente, la presencia de adultos también puede incluir individuos dispersantes, por ello es necesario incorporar evidencia directa (exuvias, trampas de emergencia). En este contexto, los registros presentados aquí adquieren un valor adicional, no solo como datos cuantitativos, sino también como observaciones de historia natural en sistemas poco estudiados. La integración de registros observacionales de largo plazo resulta clave para comprender cómo las comunidades de insectos acuáticos responden a la variabilidad climática en ambientes extremos.

Finalmente, estos resultados refuerzan la importancia de mantener programas de monitoreo de largo plazo en ecosistemas prístinos, como los de la isla Navarino. Los *outliers ecológicos*, lejos de ser descartados, deben considerarse como indicadores potenciales de sensibilidad biológica, ya que capturan variaciones que las tendencias promedio tienden a enmascarar. Integrar estos registros dentro de programas de monitoreo permanentes, como el Monitoreo Fenológico de Largo Plazo del Laboratorio Wankara, permitirá detectar de manera temprana respuestas ecológicas frente a alteraciones ambientales. Este tipo de estudios no solo contribuyen al conocimiento básico de la biodiversidad subantártica, sino que sientan las bases para evaluar la vulnerabilidad y resiliencia de los insectos acuáticos del extremo sur de Sudamérica (Ashton *et al.* 2009; Parmesan, 2006).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo del Centro Internacional Cabo de Hornos, y del Instituto Milenio de Biodiversidad en Ecosistemas Antárticos. Este trabajo es una contribución del Laboratorio Wankara de Ecosistemas Dulceacuícolas Antárticos y Subantárticos. También agradecen a los dos revisores anónimos, cuyos comentarios y sugerencias ayudaron a mejorar este manuscrito.

LITERATURA CITADA

Ashton, S., Gutierrez, D., & Wilson, R. J. (2009). Effects of temperature and elevation on habitat use by a rare mountain butterfly: implications for species responses to climate change. *Ecological Entomology*, 34(4): 437-446.

Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., ... & Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1): 1-16.

Brittain, J. E. (1982). Biology of mayflies. *Annual Review of Entomology*, 27(1): 119-147.

Buckley, L. B., Graham, S. I., & Nufio, C. R. (2021). Grasshopper species' seasonal timing underlies shifts in phenological overlap in response to climate gradients, variability and change. *Journal of Animal Ecology*, 90(5): 1252-1263.

Contador, T., Kennedy, J., Ojeda, J., Feinsinger, P., & Rozzi, R. (2014). Ciclos de vida de insectos dulceacuícolas y cambio climático global en la ecorregión subantártica de Magallanes: investigaciones ecológicas a largo plazo en el Parque Etnobotánico Omora, Reserva de Biosfera Cabo de Hornos (55 S). *Bosque,* 35(3): 429-437.

Contador, T. A., Kennedy, J. H., & Rozzi, R. (2012). The conservation status of southern South American aquatic insects in the literature. *Biodiversity and Conservation*, 21(8): 2095-2107.

Contador, T., & Kennedy, J. (2016). The life histories of *Meridialaris chiloeensis* (Demoulin, 1955) (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) and *Gigantodax rufescens* (Edwards, 1931) (Diptera: Simuliidae) on a Magellanic sub-Antarctic island (55° S). *Aquatic Insects*, 37(2): 1-14.

Contador, T., Kennedy, J. H., Rozzi, R., & Ojeda, J. (2015). Sharp altitudinal gradients in Magellanic Sub-Antarctic streams: patterns along a fluvial system in the Cape Horn Biosphere Reserve (55° S). *Polar Biology*, 38(11): 1853-1866.

Contador, T., Rozzi, R., Kennedy, J., Massardo, F., Ojeda, J., Caballero, P., ... & Lazzarino, S. (2018). Sumergidos con lupa en los ríos del cabo de hornos: Valoración ética de los ecosistemas dulceacuícolas y sus co-habitantes. *Magallania*, 46(1): 183-206.

Coulson, J. C., Horobin, J. C., Butterfield, J., & Smith, G. R. J. (1976). The maintenance of annual life-cycles in two species of Tipulidae (Diptera); a field study relating development, temperature and altitude. *The Journal of Animal Ecology*, 45: 215-233.

Dieterich, M., & Anderson, N. H. (1995). Life cycles and food habits of mayflies and stoneflies from temporary streams in western Oregon. *Freshwater Biology*, 34(1): 47-60.

Domínguez, E., & Fernández, H. R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y Biología*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Fielding, C. A., Whittaker, J. B., Butterfield, J. E. L., & Coulson, J. C. (1999). Predicting responses to climate change: the effect of altitude and latitude on the phenology of the Spittlebug *Neophilaenus lineatus*. *Functional Ecology*, 13: 65-73.

Harper, M. P., & Peckarsky, B. L. (2006). Emergence cues of a mayfly in a high□altitude stream ecosystem: potential response to climate change. *Ecological Applications*, 16(2): 612-621.

Harvey, J. A., Tougeron, K., Gols, R., Heinen, R., Abarca, M., Abram, P. K., ... & Chown, S. L. (2023). Scientists' warning on climate change and insects. *Ecological monographs*, 93(1): e1553.

Hodkinson, I. D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, 80(3): 489-513.

Hof, C., Levinsky, I., Araujo, M. B., & Rahbek, C. (2011). Rethinking species ability to cope with rapid climate change. *Global Change Biology*, 17(9): 2987-2990.

Hopkins, A. D. (1919). The bioclimatic law as applied to entomological research and farm practise. *The Scientific Monthly*, 8(6): 496-513.

Hughes, J. M., Huey, J. A., McLean, A. J., & Baggiano, O. (2011). Aquatic insects in eastern Australia: a window on ecology and evolution of dispersal in streams. *Insects*, 2(4): 447-461.

Illán, J. G., Gutierrez, D., Diez, S. B., & Wilson, R. J. (2012). Elevational trends in butterfly phenology: implications for species responses to climate change. *Ecological Entomology*, 37(2): 134-144.

McCauley, S. J., Hammond, J. I., & Mabry, K. E. (2018). Simulated climate change increases larval mortality, alters phenology, and affects flight morphology of a dragonfly. *Ecosphere*, 9(3): e02151. https://doi.org/10.1002/ecs2.2151

McCulloch, G. A., Ingram, T., & Waters, J. M. (2020). Does elevation influence mayfly emergence timing? A case study using New Zealand's endemic ephemeropteran fauna. *Ecological Entomology*, 45(3): 756-760.

McCulloch, G. A., & Waters, J. M. (2018). Testing for seasonality in alpine streams: How does altitude affect freshwater insect life cycles?. *Freshwater Biology*, 63(5): 483-491.

Moussus, J. P., Julliard, R., & Jiguet, F. (2010). Featuring 10 phenological estimators using simulated data. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(2): 140-150.

Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37(1): 637-669.

Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918): 37-42.

Peckarsky, B. L., & McIntosh, A. R. (1998). Fitness and community consequences of avoiding multiple predators. *Oecologia*, 113(4): 565-576.

RStudio Team. (2023). RStudio: Integrated Development Environment for R (Version 2023.06.0+421) [Computer software]. Posit Software, PBC. https://www.rstudio.com/

Rendoll-Cárcamo, J. (2024). Aspectos ecológicos de insectos acuáticos subantárticos: integrando metodologías para evaluar la biodiversidad dulceacuícola en el extremo austral de Chile. Tesis Doctoral. Universidad de Magallanes.

Rendoll-Cárcamo, J., Gañán, M., Madriz, R.I., Convey, P., & Contador, T. (2023). Wingreduction and body size variation along a steep elevation gradient: a case study with Magellanic sub-Antarctic mayflies and stoneflies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11:1188889. https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1188889

Rendoll-Cárcamo, J., Gañán, M., Riquelme del Río, B., Convey, P., & Contador Mejías, T. (2024). Variación morfométrica en poblaciones subantárticas de *Liodessus chilensis* (Coleoptera: Dytiscidae). *Anales del Instituto de la Patagonia,* 52: 1-13.

Rozzi, R., Crego, R. D., Contador, T., Schüttler, E., Rosenfeld, S., Mackenzie, R., ... & Massardo, F. (2020). Un centinela para el monitoreo del cambio climático y su impacto sobre la biodiversidad en la cumbre austral de América: La nueva red de estudios a largo Plazo Cabo de Hornos. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 48 (3): 45-81.

Sweeney, B. W., Funk, D. H., Camp, A. A., Buchwalter, D. B., & Jackson, J. K. (2018). Why adult mayflies of *Cloeon dipterum* (Ephemeroptera: Baetidae) become smaller as temperature warms. *Freshwater Science*, 37(1): 64-81.

Tougeron, K., Damien, M., Le Lann, C., Brodeur, J., & Van Baaren, J. (2018). Rapid responses of winter aphid-parasitoid communities to climate warming. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6: 173. https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00173

Violle, C., Thuiller, W., Mouquet, N., Munoz, F., Kraft, N. J., Cadotte, M. W., Livingstone, S. W., & Mouillot, D. (2017). Functional rarity: the ecology of outliers. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(5): 356-367.

Número afiliación	Nombre la institución y/u organización
1	Laboratorio Wankara, Centro Internacional Cabo de Hornos (CHIC), Universidad de Magallanes, Puerto Williams, Chile. *Autor correspondiente: javier.rendoll@umag.cl
2	Instituto Milenio de Biodiversidad en Ecosistemas Antárticos y Subantárticos (BASE), Santiago, Chile.
3	Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
4	Universidad de Barcelona, Barcelona, España.
5	Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile.

Autor	Afiliaciones
Javier Rendoll-Cárcamo	1, 2
Katherine Chávez-Vázquez	1, 2
Dalay Vargas	1, 2, 3
Melisa Gañán	1, 2, 4
Tamara Contador-Mejías	1, 2, 5