

Variación morfométrica en poblaciones subantárticas de *Liodessus chilensis* (Coleoptera: Dytiscidae)

JAVIER RENDOLL-CÁRCAMO^{1*}, MELISA GAÑÁN², BRENDA RIQUELME DEL RÍO³, PETER CONVEY⁴, TAMARA CONTADOR MEJÍAS^{5*}

¹ <https://orcid.org/0000-0003-1928-0914>

² <https://orcid.org/0000-0001-6411-9295>

³ <https://orcid.org/0000-0002-9801-5176>

⁴ <https://orcid.org/0000-0001-8497-9903>

⁵ <https://orcid.org/0000-0002-0250-9877>

OPEN ACCESS

RESUMEN

Recibido:

09/07/2024

Revisado:

02/09/2024

Aceptado:

23/09/2024

Publicado en línea:

31/10/2024

Coeditor:

Dr. Rodrigo Villa
Universidad de Magallanes

Editor a cargo:

MSc. Marcela Valenzuela Saavedra
Centro Internacional
Cabo de Hornos (CHIC)

ISSN 0718-686X



En insectos acuáticos, el tamaño y la forma corporal son rasgos clave que pueden indicar plasticidad fenotípica o adaptaciones a su paisaje hidrológico. *Liodessus chilensis* es un pequeño y poco conocido coleóptero acuático que habita cuerpos de agua permanentes y temporales. Acompañando el reporte de la especie en diferentes hábitats de isla Navarino, se presenta una actualización de su descripción. Adicionalmente, se evalúa la variación de la forma corporal de poblaciones de *L. chilensis*. Los análisis de morfometría geométrica y regresiones multivariadas sobre la forma corporal de *L. chilensis* muestran variaciones en la parte posterior de los élitros y podrían indicar plasticidad respecto a la naturaleza de los hábitats en que ocurren. La población de charcos temporales presenta élitros más cortos y anchos en su parte terminal, mientras que aquellos que habitan turberas y humedales son más largos y elongados. Adicionalmente, se encontró un efecto alométrico, indicando que además de las diferencias de forma corporal, las poblaciones que habitan charcos temporales suelen ser más pequeñas. La plasticidad de formas de *L. chilensis* como sus hábitats, permanentes y temporales, pueden ser considerados como centinelas de cambios ambientales. Estos resultados cobran real importancia para la región de Magallanes que ha sido recientemente declarada como propensa a la sequía.

Palabras clave: Cambios ambientales, escarabajos buceadores, morfometría geométrica, Patagonia, Reserva de Biosfera Cabo de Hornos.

Morphometric variation in subantarctic populations of *Liodessus chilensis* (Coleoptera: Dytiscidae)

Contribución de los autores

J.R.-C.: Diseño, obtención y análisis de los datos y redacción del manuscrito.

M.G.: Análisis, redacción y revisión del manuscrito.

B.R.R.: Supervisión y redacción del manuscrito.

P.C.: Supervisión y revisión del manuscrito.

T.C.: Supervisión y revisión del manuscrito.

Declaración de financiamiento:

JR-C agradece a la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo (ANID) a través del programa BECA CHILE DE DOCTORADO/ 2021-21212048.

PC agradece el apoyo de NERC core funding al equipo "Biodiversity, evolution and adaptation" del British Antarctic Survey (BAS).

JR-C, MG, BRR y TC agradecen el apoyo de CHIC, BASE e INVASAL a través de los proyectos ANID BASAL FB210018, Programa Iniciativa Científica Milenio – ICN2021_002, y Programa Iniciativa Científica Milenio – NCN2021-056.

BRR agradece al programa FONDECYT Postdoctorado 3220809.

ABSTRACT

In aquatic insects, body size and shape are key traits that may indicate phenotypic plasticity or adaptations to their hydrological landscape. *Liodessus chilensis* is a small and poorly-known aquatic beetle that inhabits permanent and temporary bodies of water. Accompanying the report of the species in different habitats of Navarino Island, an update of its description is presented. Additionally, body shape variation of different populations of *L. chilensis* is evaluated. Geometric morphometric analysis and multivariate regressions on the body shape of *L. chilensis* show variation mainly in the posterior part of the elytra and could indicate plasticity linked to the nature of the habitats in which they occur. The population of temporary pools presents shorter and broader elytra in their terminal part, while those that inhabit peat bogs and wetlands are longer and elongated. Additionally, an allometric effect was found, indicating that in addition to the differences in body shape, populations inhabiting temporary pools tend to be smaller in size. The plasticity of forms of *L. chilensis* as well as their permanent and temporary habitats can be considered as sentinels of environmental changes. These results are relevant for the Magallanes region, which has recently been declared prone to drought.

Keywords: Environmental changes, diving beetles, geometric morphometrics, Patagonia, Cape Horn Biosphere Reserve.

INTRODUCCIÓN

El tamaño y la forma del cuerpo son caracteres clave que pueden indicar respuestas o adaptaciones a la variabilidad ambiental, climática o genética (Benítez *et al.* 2013; Chown & Gaston, 2010). Los insectos, al ser ectotermos se encuentran directamente influenciados por las condiciones ambientales externas, y para los insectos acuáticos, la forma corporal refleja cómo interactúan con su paisaje hidrológico (Foster & Keller, 2011; Lancaster & Downes, 2013; Oldmeadow *et al.* 2010). Formas corporales particulares pueden promover hábitos como enfrentar aumentos de caudal y corrientes, capacidad de deriva, locomoción o adhesión a sustratos (Edwards & Moore, 2017; Oldmeadow *et al.* 2010).

En las últimas décadas se han desarrollado herramientas para evaluar la variabilidad morfológica de los organismos a través de técnicas estadísticas multivariadas (Bookstein, 1991; Rohlf & Marcus, 1993). La morfometría geométrica es uno de estos métodos cuantitativos y se basa en coordenadas que representan rasgos anatómicos discretos de la forma (Adams *et al.* 2004, 2013; Bookstein, 1991; Rohlf & Slice, 1990). De esta manera, la morfometría geométrica es útil para el estudio de caracteres fenotípicos como la variación morfológica en diversos niveles taxonómicos, incluso comparaciones intraespecíficas (Benítez *et al.* 2013). Los estudios morfométricos son clave para identificar especies plásticas que reflejen la variación ambiental, y así sentar las bases e implementar programas de monitoreo sostenidos en el tiempo. Áreas prístinas y con bajo impacto antropogénico son excelentes para evaluar las condiciones más cercanas a lo natural, con un mínimo de efectos de origen antropogénico. La Reserva de Biosfera Cabo de Hornos es considerada un laboratorio natural ideal y único para evaluar respuestas de la biodiversidad a sus ambientes y a los cambios futuros, dada sus condiciones geográficas y ecosistemas con mínimos factores co-influyentes (Contador *et al.* 2015; Rendoll-Cárcamo *et al.* 2019).

Los escarabajos acuáticos de la familia Dytiscidae son un grupo de coleópteros hidradéfagos, y son también la familia de escarabajos acuáticos más diversa, con más de 4.300 especies descritas (Miller & Bergsten, 2016). Larvas y adultos son de vida acuática, pero la fase de pupa usualmente ocurre en ambientes terrestres o semi-acuáticos (Larson *et al.* 2000). A nivel mundial, Dytiscidae comprende 11 subfamilias, 19 tribus y 188 géneros (Miller & Bergsten, 2016). Dentro de la subfamilia Hydroporinae se encuentra la tribu Bidessini, que incluye 47 géneros, alrededor del 16% de las especies actualmente descritas (Miller & Bergsten, 2016; Nilsson & Fery, 2006). *Liodessus* Guignot, 1939 es un género de bidesinos que cuenta con 39 especies conocidas (Miller & Bergsten, 2016), en su mayoría distribuidas en América del Norte y América del Sur, África, Nueva Zelanda y algunas islas subantárticas (Miller, 1998; Nilsson & Fery, 2006). Las especies de *Liodessus* son pequeñas (<3 mm) y suelen habitar cuerpos de agua con alta cantidad de materia orgánica. Para Chile, se han descrito cuatro especies (Elgueta & Arriagada, 1989; Jerez & Moroni, 2006), dos de ellas citadas para la zona austral: *L. chilensis* Solier, 1849 y *L. patagonicus* Zimmermann, 1923. Sin embargo, para *L. chilensis* su registro original figura como "Provincia de Magallanes", y para el caso de *L. patagonicus* figura "Patagonia" en paréntesis con signo de interrogación (Moroni, 1973; Zimmermann, 1923). Dada la mínima información ecológica en las descripciones originales y el desconocimiento de los hábitats de estas especies se hace necesario abordar los vacíos de conocimiento a través de la integración de herramientas.

En el presente trabajo se reporta la presencia de *Liodessus chilensis* para la isla Navarino, y se entrega una actualización a la descripción original de los adultos. Además, se evaluó si los distintos hábitats en que *L. chilensis* ocurre tienen incidencia en la forma corporal de sus poblaciones.

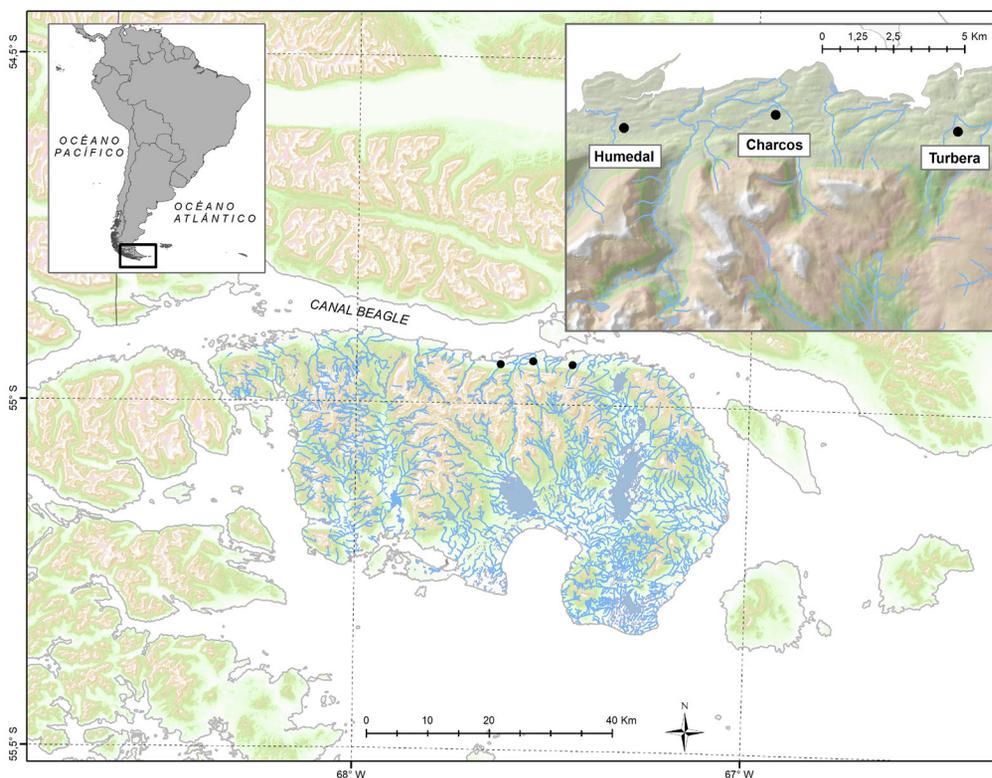


Fig. 1. Mapa de la isla Navarino (55,05° S; 67,61° O), su ubicación en el extremo sur de Sudamérica y sitios de colecta.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área y sitios de estudio

La isla Navarino (55,05° S; 67,61° O, Fig. 1) se ubica al sur de la ecorregión subantártica de Magallanes y se caracteriza por ser la región de bosques templados y humedales más austral del planeta, conocida como el complejo de tundra de Magallanes (Pisano, 1977). Los sitios de colecta de *Liodessus chilensis* son lagunas permanentes en humedales y turberas, y charcos temporales cuya vegetación adyacente está compuesta por briófitas, juncáceas, ciperáceas y otras plantas no vasculares sumergidas (Tabla 1). Los hábitats de colecta fueron caracterizados durante el muestreo. Con un sensor multiparámetro (Yalitech AM 006 pH/ORP/Cond/TDS/Sal/Temp) se midió temperatura, pH y sólidos disueltos totales. Para una mejor caracterización y resolución ambiental, cada variable se midió nueve veces, y fueron evaluadas para normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y homocedasticidad (prueba de Levene).

Tabla 1. Caracterización físico-química de los hábitats de colecta de *Liodessus chilensis*.

Hábitat/ Variables	Coordenadas (Lat/Long)	Temperatura (°C)	pH	Sólidos disueltos totales (mg/L)
Charcos	-54,939077° / -67,551256°	13,46 ± 0,34	7,53 ± 0,08	124,22 ± 5,78
Humedal	-54,943886° / -67,633825°	12,40 ± 0,81	7,26 ± 0,20	73,87 ± 5,59
Turbera	-54,942845° / -67,450755°	14,11 ± 0,28	4,04 ± 0,07	90,88 ± 5,11

Colecta y descripción de sitios

Durante noviembre de 2017 se colectaron especímenes con un tamiz de malla de 250 μm en los bordes de tres ambientes distintos: charcos, humedales y pozas en turberas con abundantes macrófitas y/o briófitas. Los ambientes de charcos se caracterizan por la presencia de vegetación parcialmente sumergida, principalmente *Marsippospermum grandiflorum* (L. f.) Hook. f. 1843. Son charcos pequeños de profundidades relativamente bajas (no mayor a 15 cm). Este tipo de ambiente carece de cobertura de dosel. En el ambiente de humedales dominan las macrófitas *Hippuris vulgaris* L. 1753 y briófitas como *Warnstorfia* sp. Loeske 1907 en los bordes. Este ambiente posee una profundidad media en toda su extensión (50 cm), y evidencia el uso de animales domésticos como bebedero e incluso tránsito. Las pozas en turberas son dominadas por *Sphagnum magellanicum* Brid. 1798, y con profundidades que aumentan desde el borde hacia el centro (desde 30 a 100 cm en algunos casos). Se colectaron individuos en los tres tipos de ambientes (charcos $n = 21$; humedal $n = 26$; turbera $n = 32$, $n =$ número de individuos), que posteriormente fueron colocados en viales con etanol al 70%, y transportados a laboratorio. Para la identificación a nivel genérico se siguió a Libonatti *et al.* (2011) y Miller & Bergsten (2016), y para la identificación a nivel de especies se siguieron las descripciones originales de Solier (1849) y Zimmermann (1923). Sobre estos trabajos se actualizó la descripción de los ejemplares. Se tomaron fotografías bajo lupa estereoscópica (Leica S6D) con cámara acoplada (M-SHOT MD90). Con estas fotografías se construyeron archivos TPS con el software TPSutil 1.76 (Rohlf, 2018), para posteriormente asignar los puntos de referencia.

Morfometría geométrica y análisis de datos

A cada fotografía individual se asignó un total de 25 puntos de referencia (Fig. 2) utilizando el software TPSdig2.26 (Rohlf, 2013). Las coordenadas cartesianas para todos los puntos de referencia se obtuvieron con MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011). Para evaluar errores en la digitación de los puntos de referencia, el proceso de asignación se realizó dos veces y luego se compararon las coordenadas obtenidas con un análisis de varianza de Procrustes (Arnqvist & Mårtensson, 1998). La información sobre la forma de cada individuo se extrajo aplicando sobreimposición de Procrustes, que remueve los efectos de la rotación, posición, orientación y tamaño, estandarizando cada individuo a una unidad de tamaño de centroide (Rohlf & Marcus, 1993; Rohlf & Slice, 1990). Para caracterizar la variación de forma de los individuos utilizamos un análisis de componentes principales (ACP), basado en una matriz de covarianza (MorphoJ 1.06d, Klingenberg, 2011). Posterior al ACP, realizamos un análisis de variantes canónicas (AVC, MorphoJ 1.06d, Klingenberg, 2011) con la finalidad de amplificar y visualizar las diferencias extremas en la forma entre los grupos. Este análisis toma los *scores* de los ACP y reconstruye los ejes del morfoespacio basándose en las diferencias de formas entre los grupos. Finalmente, para evaluar efectos alométricos, realizamos un análisis de regresión multivariada con 10.000 iteraciones (Klingenberg, 2011; MorphoJ 1.06d) a través de una prueba de permutaciones (relación entre el tamaño y la forma geométrica, Benítez *et al.* 2011; Espinoza-Donoso *et al.* 2020; Juache *et al.* 2018). Para evaluar si existen diferencias entre las variables ambientales de cada hábitat, utilizamos un análisis de Kruskal-Wallis, y comparaciones por pares de Wilcoxon como prueba a posteriori en RStudio 2023.12.1. (RStudio Team 2023).

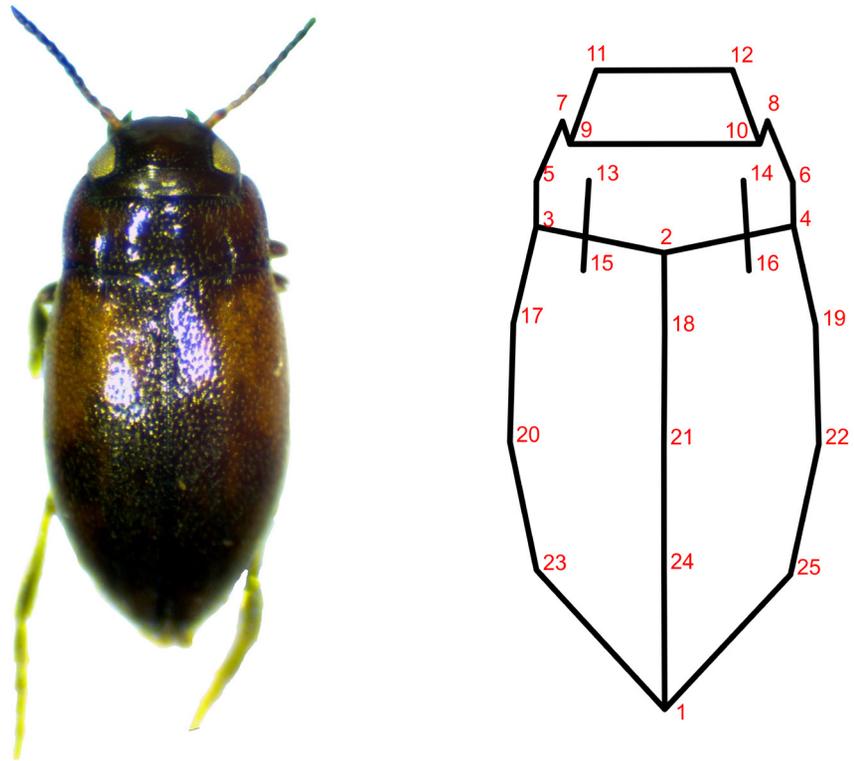


Fig. 2.
Liodessus chilensis
y representación
de los 25 puntos de
referencia dispuestos
en la forma corporal.

RESULTADOS

Re-descripción de Liodessus chilensis (adaptada de Solier, 1849 y Zimmermann, 1923).

Largo promedio = $2,27 \pm 0,17$ mm, ancho promedio = $1,04 \pm 0,03$ mm.

Cabeza más ancha que larga. Color pardo a rojizo oscuro en la parte dorsal y en la ventral ligeramente más clara, con estria cervical inmediata detrás de los ojos. Puntuaciones pequeñas en la región anterior de la cabeza, pero ausentes bajo la estria. Antenas parda-rojizas en la base y oscurecen a negro hacia la parte terminal del flagelo.

Pronoto pardo oscuro, con coloración negra en la región central anterior y posterior. Ancho máximo del pronoto ubicado en la región central. Puntuaciones primarias en la región posterior, más abundantes entre las estrias pronotales, y puntuaciones secundarias más pequeñas en la región anterior del pronoto. Estrias laterobasales del pronoto y élitros conectadas. Escutelo no expuesto. Setas presentes en los márgenes pronotales y sobre los élitros. Puntuación elitral presente. Cada puntuación elitral con una seta. Tegumento brillante, con patrón de coloración elitral vittado. Ápice elitral no culminado. Élitros con estrias dorsales longitudinales no continuas cercanas al margen lateral. La región ventral con esternitos abdominales oscuros, último esternito pardo a café claro. Prosterno pardo, metasterno pardo oscuro, proceso prosternal negro y apófisis prosternal alargada. Tarsos color pardo a rojizo oscuro, cuarto tarsómero más corto y embebido en los lóbulos del tercer tarsómero. Garras tarsales de igual longitud. Tibias y fémures pardo oscuro, trocánteres pardo claro y coxas rojizo oscuro.

Fig. 3. Análisis de componentes principales para la forma corporal de *Liodesus chilensis*. Cada punto en el morfoespacio representa una forma corporal en particular y adjunto a las elipses de cada población se encuentra la media de cada una de estas formas. Cada color denota las poblaciones en sus distintos hábitats.

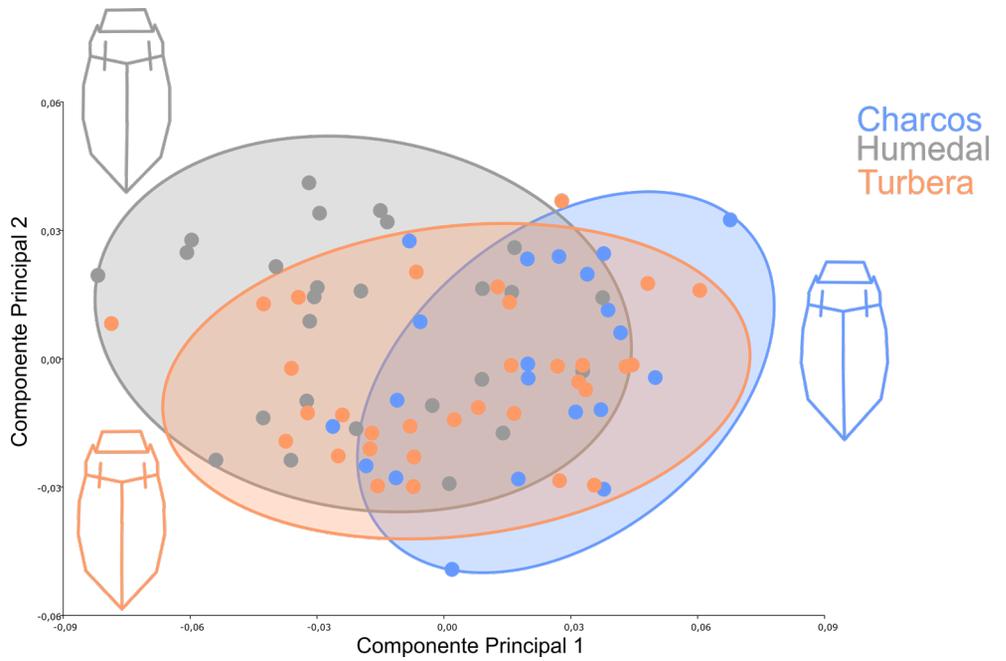


Fig. 4. Análisis de variantes canónicas para la forma corporal de *Liodesus chilensis*. Cada punto representa una forma corporal en particular y cada color denota las poblaciones en sus distintos hábitats.

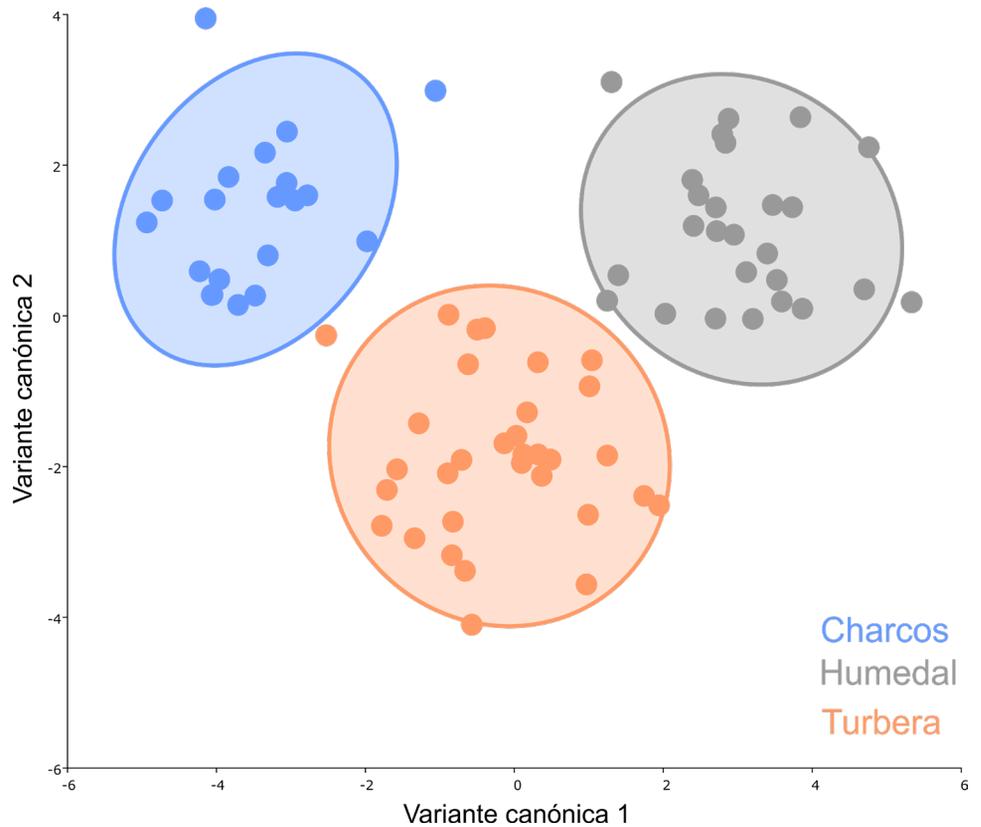
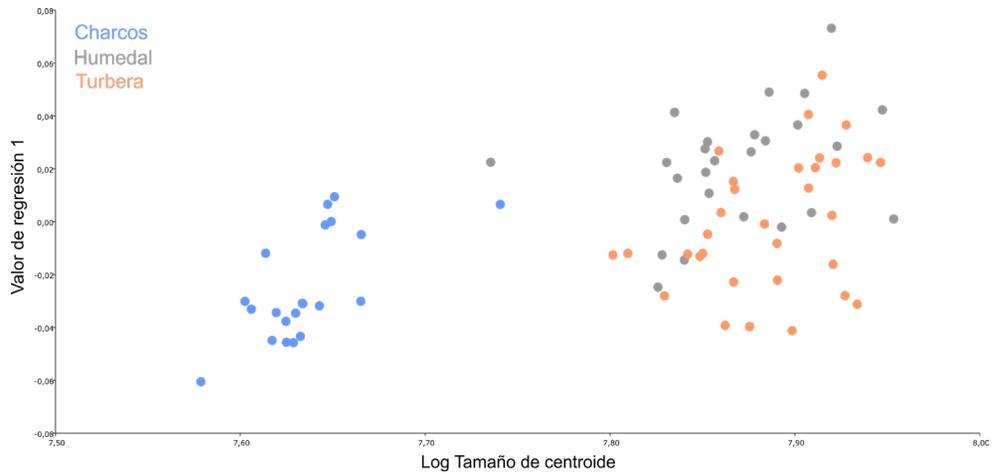


Fig. 5. Análisis de regresión multivariada de la forma corporal de *Liodessus chilensis* (valor de regresión 1) y tamaño (log tamaño de centroide). Cada punto representa una forma corporal en particular y cada color denota las poblaciones en sus distintos hábitats.



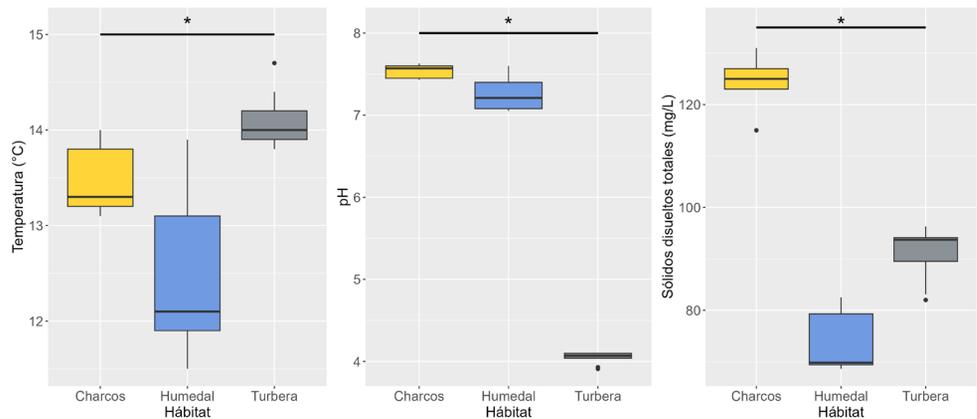
Variación en la forma de *Liodessus chilensis*

El error de medición por digitalización de los puntos de referencia fue descartado por el ANOVA de Procrustes, dado que los cuadrados medios de la variación individual fueron mayores a los del error ($0,0001351883 > 0,0000000014$). La sumatoria de los primeros cinco componentes principales (CP) da cuenta de un 73,59% de la variación total de la forma (Fig. 3), siendo los tres primeros los más explicativos (CP1 = 35,03%; CP2 = 13,57%; CP3 = 12,21%; CP4 = 7,1%; CP5 = 5,68%). La variación en la forma entre las poblaciones pudo distinguirse por diferencias en la ubicación de los puntos de referencia 20 a la 25, que corresponden a la parte posterior del abdomen (élitros y esternitos). La variación de estos puntos de referencia se traduce en formas elongadas y anchas de los élitros para las poblaciones que habitan en charcos. No obstante, para los individuos de las poblaciones de humedales y turberas, las diferencias en forma son sutiles, con pequeñas variaciones en los puntos de referencia de la sección abdominal posterior. El análisis de regresión mostró una relación significativa entre el tamaño y la forma corporal (9,93%; $p > 0,001$), un efecto alométrico en que las poblaciones que habitan charcos presentaron tamaños más pequeños que aquellas presentes en humedales y turberas (Fig. 5). Finalmente, el análisis discriminante (AVC), utilizando la máxima variación entre las formas de los ambientes, produjo tres grupos de organismos, diferenciándose las diferentes poblaciones.

Observaciones ecológicas sobre la especie

En isla Navarino, *Liodessus chilensis* habita lagunas, humedales y pequeñas charcas en turberas y humedales que permanecen anegados de forma permanente. Los sitios en los que se colectaron los ejemplares poseen en común gran cantidad de materia orgánica en la forma de detritos, macrófitos, musgos acuáticos y semiacuáticos, y algunas herbáceas terrestres sumergidas. Las variables ambientales de cada hábitat resultaron significativamente distintas (K-W, $p < 0,001$ para todas las variables, Fig. 6). Estas diferencias se encuentran particularmente en los valores de pH significativamente bajos en la turbera (prueba de Wilcoxon, $p < 0,006$), y la cantidad de sólidos disueltos totales de los ambientes de charcos (prueba de Wilcoxon, $p < 0,006$), respecto de los demás hábitats. La temperatura presentó diferencias moderadas, pero significativas entre los tres ambientes estudiados (prueba de Wilcoxon, $p < 0,01$ charcos y

Fig. 6. Variables ambientales medidas (media \pm desviación estándar) en los hábitats donde ocurre *Liodessus chilensis*. La línea y el asterisco sobre los boxplot representan diferencias estadísticamente significativas (Análisis de Kruskal-Wallis y comparación por pares de Wilcoxon).



humedales, $p < 0,003$ charcos y turbera, $p < 0,002$ humedales y turbera). La fauna acompañante en los sitios de colecta está compuesta por crustáceos (Calanoidea, Amphipoda), quironómidos (Diptera), limnefilidos (Trichoptera), para los charcos y humedales. Mientras que en las pozas de turbera es común encontrar larvas y adultos de *Lancetes angusticollis* Curtis 1841 (Dytiscidae), ninfas de *Rhionaeschna variegata* Fabricius 1775 (Odonata) y anfipodos (Hyaellidae).

DISCUSIÓN

Sólo dos especies del género *Liodessus* se han descrito para la ecorregión subantártica de Magallanes, y aquí se reporta a *L. chilensis* habitando sistemas dulceacuícolas lénticos de isla Navarino. En base a las descripciones originales (Solier, 1849; Zimmermann, 1923), las principales diferencias se dan en la forma del pronoto (más ancho en el centro para *L. chilensis* y trapezoidal para *L. patagonicus*) y coloración (aunque la variabilidad de este carácter puede estar sujeta a subjetividad). La actualización de la descripción original de Solier (1849) provee un primer paso en la caracterización de la poco conocida diversidad de escarabajos acuáticos de isla Navarino. Debido a la alta frecuencia de cuerpos de agua con alto contenido de material orgánico es probable que la presencia de esta especie en la isla sea común. Estos bidesinos pueden habitar gran variedad de hábitats permanentes y temporales, desde el nivel del mar hasta altas elevaciones (Miller, 1998), y es probable que existan otras especies, más aún en lugares remotos y poco estudiados como el extremo austral de Chile.

Los resultados de morfometría geométrica obtenidos muestran que las poblaciones de *L. chilensis* exhiben diferencias de forma entre los diferentes ambientes en los que habita (Figs. 3 y 4). En particular, las formas asociadas a las pozas de turbera y humedales son más anchas y la región posterior de los élitros es más elongada, mientras que en aquellas de charcos es más ancha y corta. Esto también se refleja en los resultados de la regresión multivariada, en que los individuos del hábitat de charcos suelen ser más pequeños y poseen tamaños de centroide menores que las poblaciones de los otros dos hábitats (Fig. 5). Estos resultados podrían indicar que *L. chilensis* presenta plasticidad de formas en estrecha relación al hábitat en que ocurre. Algunos estudios han indicado que los élitros cumplen funciones de protección tanto de depredadores como de estrés ambiental, minimizando el efecto de la desecación o cambios abruptos de

temperatura (Goczał *et al.* 2018; Linz *et al.* 2016). La forma corporal, y en particular la forma de los élitros, puede ser un rasgo morfológico clave a la hora de evaluar la influencia del ambiente en estos organismos (Benítez *et al.* 2011). Asimismo, la variación en la forma de los élitros puede considerarse como una expresión de inestabilidad en el desarrollo, ya sea por perturbaciones ambientales o acciones humanas (Juache *et al.* 2018). De esta manera, la variación de la forma abdominal (élitros, alas y región ventral) en escarabajos representa un rasgo funcional clave e informativo (Benítez *et al.* 2021). La morfometría geométrica es una herramienta esencial para evaluar la variación en la forma abdominal de escarabajos, proporcionando información crucial en estudios sobre dimorfismo sexual, adaptación a factores ambientales y potencial invasor en nuevas regiones (Benítez *et al.* 2023; Kadoić Balaško *et al.* 2022; Sukhodokskaya *et al.* 2020).

Aunque los hábitats estudiados exhiben diferencias entre las variables ambientales registradas, queda poco claro si éstas influyen en las formas observadas. Al incorporar diferentes factores ambientales descriptivos y aplicar análisis robustos, podemos evaluar co-variaciones y relaciones entre las formas observadas y condiciones ambientales. El análisis de cuadrados mínimos parciales ha demostrado ser una herramienta valiosa para detectar correlaciones, e incluso gradientes de variación, entre características ambientales y la morfología de peces dulceacuícolas (Perciformes: Percidae) y larvas de elatéridos (Coleoptera: Elateridae) (Benítez *et al.* 2014; Hopper *et al.* 2017). Un parámetro no considerado y que podría vincularse a estos resultados es el tiempo en que los charcos temporales permanecen con agua. Alteraciones térmicas y/o una acelerada desecación de estos ambientes podrían promover que los insectos acuáticos que los habitan se desarrollen más rápido, resultando en adultos más pequeños (Horne *et al.* 2015). La reciente declaración de la región de Magallanes como un área propensa a la sequía llama a tomar atención sobre estos hábitats, en particular los charcos temporales. Estos ambientes han comenzado a secarse muy temprano en verano y están siendo colonizados por arbustos (Rendoll-Cárcamo *et al.* 2023), similar al proceso de "arbustización" o "shrubification" (del inglés) descrito para las tundras del Ártico (Mekonnen *et al.* 2021). De esta manera, tanto *Liodessus chilensis* como sus hábitats podrían ser elementos clave y actuar como centinelas de cambios ambientales.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Mario Elgueta por facilitar la literatura con las descripciones originales, y a Elke Schüttler por ayudar en la traducción del texto en alemán. Este trabajo es una contribución del Laboratorio Wankara de Ecosistemas Dulceacuícolas Antárticos y Subantárticos.

LITERATURA CITADA

- Adams, D.C., Rohlf, F.J., & Slice, D.E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71(1), 5-16.
- Adams, D.C., Rohlf, F.J., & Slice, D.E. (2013). A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix*, 24, 7-14.
- Arnqvist, G., & Mårtensson, T. (1998). Measurement error in geometric morphometrics: empirical strategies to assess and reduce its impact on measures of shape. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 44(1-2), 73-96.
- Benítez, H.A., Briones, R., & Jerez, V. (2011). Intra and Inter-population morphological variation of shape and size of the Chilean magnificent beetle, *Ceroglossus chilensis* in the Baker River Basin, Chilean Patagonia. *Journal of Insect Science*, 11(1), 94.

- Benitez, H.A., Püschel, T., Lemic, D., Čačija, M., Kozina, A., & Bažok, R. (2014). Ecomorphological variation of the wireworm cephalic capsule: Studying the interaction of environment and geometric shape. *PLoS One*, 9(7), e102059.
- Benitez, H.A., Sukhodolskaya, R.A., Avtaeva, T.A., Escobar-Suárez, S., Órdenes-Clavería, R., Laroze, D., ... & Vavilov, D. N. (2023). Quantifying elevational effect on the geometric body shape of Russian beetle *Carabus exaratus* (Coleoptera: Carabidae). *Zoologischer Anzeiger*, 302, 30-36.
- Benitez, H.A., Sanzana, M.J., Jerez, V., Parra, L.E., Hernández, C.E., & Canales-Aguirre, C.B. (2013). Sexual shape and size dimorphism in carabid beetles of the genus *Ceroglossus*: is geometric body size similar between sexes due to sex ratio? *Zoological science*, 30(4), 289-295.
- Bookstein, F.L. (1991). *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press.
- Chown, S.L., & Gaston, K.J. (2010). Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews*, 85(1), 139-169.
- Contador, T., Kennedy, J.H., Rozzi, R., & Villarroel, J.O. (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, 1853-1866.
- Edwards, D.D., & Moore, P.A. (2017). Body-shape variation of *Acroneuria lycorias* (Plecoptera: Perlidae) nymphs across magnitude and frequency stream flows. *Freshwater Science*, 36(3), 571-584.
- Elgueta, M., & Arriagada, G. (1989). Estado actual del conocimiento de los coleópteros de Chile (Insecta: Coleoptera). *Revista Chilena de Entomología*, 17, 5-60.
- Espinoza-Donoso, S., Angulo-Bedoya, M., Lemic, D., & Benitez, H.A. (2020). Assessing the influence of allometry on sexual and non-sexual traits: An example in *Cicindelia trifasciata* (Coleoptera: Cicindelinae) using geometric morphometrics. *Zoologischer Anzeiger*, 287, 61-66.
- Foster, H.R., & Keller, T.A. (2011). Flow in culverts as a potential mechanism of stream fragmentation for native and nonindigenous crayfish species. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(4), 1129-1137.
- Goczał, J., Rossa, R., & Tofilski, A. (2018). Elytra reduction may affect the evolution of beetle hind wings. *Zoomorphology*, 137, 131-138.
- Guignot, F. (1939). Contribution à l'étude des *Bidessus*. *Bulletin de la Société d'Étude des Sciences Naturelles de Vaucluse*, 1, 31-39.
- Hopper, G.W., Morehouse, R.L., & Tobler, M. (2017). Body shape variation in two species of darters (*Etheostoma*, Percidae) and its relation to the environment. *Ecology of Freshwater Fish*, 26(1), 4-18.
- Horne, C.R., Hirst, A.G., & Atkinson, D. (2015). Temperature-size responses match latitudinal size clines in arthropods, revealing critical differences between aquatic and terrestrial species. *Ecology Letters*, 18(4), 327-335.
- Jerez, V., & Moroni, J. (2006). Diversidad de coleópteros acuáticos en Chile. *Gayana*, 70(1), 72-81.
- Juache, A., Órdenes, R., & Benitez, H.A. (2018). Quantifying the shape variation of the elytra in Patagonian populations of the ground beetle *Ceroglossus chilensis* (Coleoptera: Carabidae). *Zoologischer Anzeiger*, 274, 123-126.
- Kadoić Balaško, M., Bažok, R., Mikac, K.M., Benitez, H.A., Correa, M., & Lemic, D. (2022). Assessing the Population Structure of Colorado Potato Beetle Populations in Croatia Using Genetic and Geometric Morphometric Tools. *Agronomy*, 12(10), 2361.
- Klingenberg, C.P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular ecology resources*, 11(2), 353-357.
- Lancaster, J., & Downes, B.J. (2013). *Aquatic entomology*. OUP Oxford.
- Larson, D.J., Alarie, Y., & Roughley, R.E. (2000). Predaceous diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae) of the Nearctic Region, with emphasis on the fauna of Canada and Alaska. *National Research Council of Canada Research Press*.
- Libonatti, M.L., Michat, M.C., & Torres, P.M.L. (2011). Key to the subfamilies, tribes and genera of adult Dytiscidae of Argentina (Coleoptera: Adephega). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 70(3-4), 317-336.
- Linz, D.M., Hu, A.W., Sitvarin, M.I., & Tomoyasu, Y. (2016). Functional value of elytra under various stresses in the red flour beetle, *Tribolium castaneum*. *Scientific Reports*, 6(1), 34813.

- Mekonnen, Z.A., Riley, W.J., Berner, L.T., Bouskill, N.J., Torn, M.S., Iwahana, G., ... & Grant, R. (2021). Arctic tundra shrubification: a review of mechanisms and impacts on ecosystem carbon balance. *Environmental Research Letters*, 16(5), 053001.
- Miller, K.B. (1998). Revision of the Nearctic species in the *Liodes affinis* (Say 1823) species complex (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae: Bidessini). *Entomologica Scandinavica*, 29, 281–314.
- Miller, K.B., & Bergsten, J. (2016). *Diving beetles of the world, systematics and biology of the Dytiscidae*. Johns Hopkins University press.
- Moroni, J. (1973). Elenco sistemático, sinonímico y distribución de coleópteros acuáticos chilenos. *Revista Chilena de Entomología*, 7, 193–206.
- Nilsson, A.N., & Fery, H. (2006). World catalogue of Dytiscidae - Corrections and additions. 3 (Coleoptera:Dytiscidae). *Koleopterologische Rundschau*, 76, 55–74.
- Oldmeadow, D.F., Lancaster, J., & Rice, S.P. (2010). Drift and settlement of stream insects in a complex hydraulic environment. *Freshwater Biology*, 55(5), 1020–1035.
- Pisano, E. (1977). Fitogeografía de Fuego-Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia chilena Serie Ciencias Naturales*, 8, 121–250.
- RStudio Team. (2023). *RStudio* (Version 2023.12.1) [Computer software]. RStudio.
- Rendoll-Cárcamo, J., Contador, T., Gañán, M., Troncoso, C.P., Márquez, A.M., Convey, P., ... & Rozzi, R. (2019). Altitudinal gradients in Magellanic sub-Antarctic lagoons: the effect of elevation on freshwater macroinvertebrate diversity and distribution. *PeerJ*, 7:e7128.
- Rendoll-Cárcamo, J., Gañán, M., Madriz, R.I., Convey, P., & Contador, T. (2023). Wing reduction 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.
- Rohlf, F.J. (2013). *TPSdig*, v. 2.17. State University at Stony Brook.
- Rohlf, F.J. (2018). *TpsUtil* (Version 1.76). Department of Ecology and Evolution and Anthropology, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F.J., & Marcus, L.F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in ecology & evolution*, 8(4), 129–132.
- Rohlf, F.J. & Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes methods for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39(1), 40–59.
- Solier, A. (1849). Orden III. Coleópteros. En Gay, *Historia Física y Política de Chile*. Zool. 4 (pp. 105–511).
- Sukhodolskaya, R.A., Avtaeva, T.A., Gordienko, T.A., Vodounon, N.R., & Kushaliev, S.A. (2020). Body Size Variation in Ground Beetle *Carabus Exaratus* Quensel, 1806 (Coleoptera, Carabidae) in Altitude Gradient. *Diversidad biológica del Cáucaso y el sur de Rusia: niveles, enfoques, estado del conocimiento* (original en ruso), 178–186.
- Zimmermann, A. (1923). Neue Schwimmkäfer. *Entomologische Blätter*, 19(1), 31–40.

Apéndice: Afiliación declarada por cada uno de los autores

Letra afiliación	Nombre de la institución y/u organización
a	Laboratorio Wankara, Centro Internacional Cabo de Hornos (CHIC), Universidad de Magallanes, Puerto Williams, Chile. ✉ javier.rendoll@umag.cl; tamara.contador@umag.cl
b	Instituto Milenio de Biodiversidad en Ecosistemas Antárticos y Subantárticos (BASE), Santiago, Chile.
c	Núcleo Milenio de Salmónidos Invasores Australes (INVASAL), Concepción, Chile.
d	British Antarctic Survey, NERC, Cambridge, UK.
e	Department of Zoology, University of Johannesburg, Johannesburg, South Africa.

Autor	Afiliación
J. Rendoll-Cárcamo	a,b,c
M. Gañán	a,b,c
B. Riquelme del Río	a,b
P. Convey	d,e
T. Contador Mejías	a,b,c