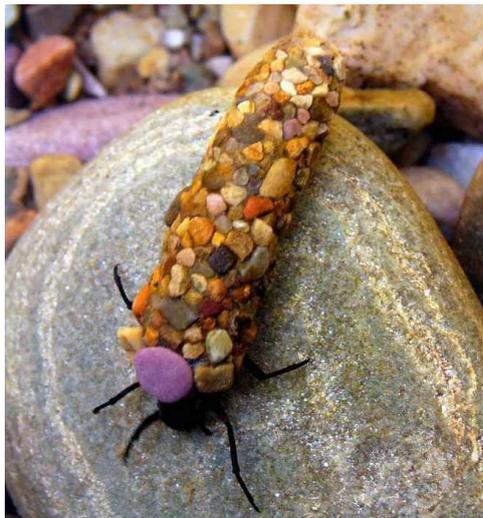


## Grado en Biología

### Memoria del Trabajo de Fin de Grado

**Revisión bibliográfica: La construcción de estuches en Tricópteros  
(Insecta:Trichoptera)**

**Literature review: Case construction in caddisflies  
(Insecta:Trichoptera)**



**Alejandro Vilas da Fonseca**

Junio, 2018

Directora Académica: **María José Servia García**

Codirectora: **María José Álvarez Bermúdez**



# Índice

Introducción .....	1
Objetivos .....	2
Material y métodos.....	2
Resultados y discusión .....	3
1. Estuches.....	3
1.1 Materiales de construcción.....	3
1.2 Criterios de selección de materiales .....	4
1.3 Funciones de los estuches .....	6
1.4 Factores externos que afectan a la construcción de estuches .....	7
2. Sedas .....	8
2.1 Producción.....	8
2.2 Composición de las sedas.....	9
2.3 Características y aplicaciones de las sedas.....	9
3. El Comportamiento constructor como biomarcador de contaminación .....	11
Conclusión.....	13
Bibliografía .....	14



## **Resumen**

El comportamiento constructor es un rasgo característico de las larvas de tricópteros (Insecta: Trichoptera), grupo abundante y muy diverso en medios de agua dulce. En esta revisión se profundiza en distintos aspectos relacionados con la construcción de estuches, desde los tipos de materiales utilizados hasta los factores que afectan a este comportamiento. Por otra parte, la seda producida por los tricópteros, que utilizan tanto para la construcción de los estuches como de refugios menos elaborados o redes para la captura de alimento, presenta un cierto número de características distintivas. Por este motivo, se revisa el estado de conocimiento sobre su composición y características estructurales, que las diferencian de la producida por otros invertebrados, así como también posibles usos en el ámbito de la salud. Por último, se revisa brevemente como el comportamiento constructor se puede utilizar como marcador de contaminación.

**Palabras clave:** Tricóptero, Trichoptera, comportamiento constructor, estuche, seda, contaminación.

## **Abstract**

The case construction behaviour is a characteristic feature of caddisfly larvae (Insecta: Trichoptera), an abundant and highly diverse group in fresh water ecosystems. This review will emphasize different aspects involved in the construction of cases, from types of materials used to factors that have an influence on this behaviour. Another distinctive feature of this group is that they produce silk, which is used to build cases, simple shelters, or even food filtering nets. Thus, the present knowledge on the composition of the silks and the structural differences to silk produced by other invertebrates is investigated, as well as their potential uses in the health sector. Finally, it is briefly reviewed how the construction behaviour can be used as a contamination marker.

**Key words:** Caddisfly, Trichoptera, construction behaviour, case, silk, pollution.



## Introducción

Los tricópteros (*trichos*: pelos; *ptera*: alas) son un orden de insectos holometábolos que, junto al orden Lepidoptera (mariposas y polillas), forman un superorden llamado Amphiesmenoptera (Malm et al., 2013). Según la *Trichoptera World Checklist* (Morse, 2018) el número total de especies de tricópteros es de 14548, las cuales se reparten entre 49 familias y 616 géneros. A su vez, se incluyen en tres subórdenes, Integripalpia, Scipalpia y Annulipalpia.

Aunque la mayoría habitan en aguas dulces, tanto de medios lóticos como lénticos (González & Cobo, 2006), hay excepciones, ya que se conocen algunas especies terrestres o semiterrestres, otras de aguas salobres e incluso una familia en la que sus miembros son marinos (Ríos-Touma et al., 2017).

El ciclo vital de los tricópteros consta de 4 fases: Huevo, estadíos larvarios, pupa y adulto (fase voladora) (Figura 1). Generalmente, los estadíos larvarios de los tricópteros son 5. No obstante, en los géneros *Sericostoma* y *Agapetus* se observan entre 6-8 estadíos larvarios (Waringer, 2011). La mayoría de las especies son univoltinas, es decir, dan lugar a una generación anual, pero también existen especies multivoltinas (varias generaciones anuales) y semivoltinas (tardan años en completar el ciclo vital) (González & Cobo, 2006).

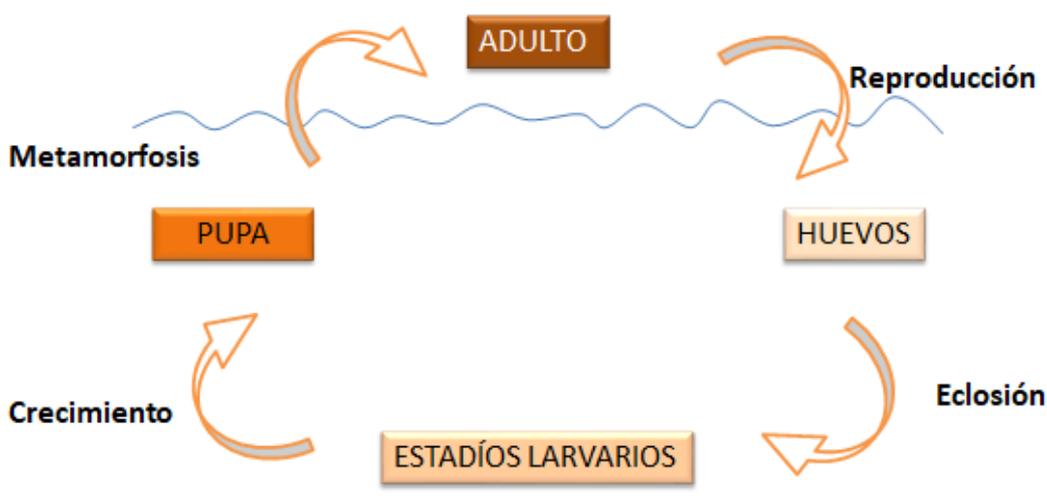


Figura 1. Representación esquemática del ciclo vital de un tricóptero.

Una de las características más destacables de este grupo de invertebrados es la fabricación de estuches. Las especies pertenecientes al suborden Integripalpia, junto con la mayoría de especies del suborden Scipalpia, construyen estuches portátiles con distintos tipos de materiales del medio y seda que producen ellos mismos, a excepción de algunas especies de vida libre de este último grupo. Los miembros del orden Annulipalpia, por el contrario, fabrican refugios fijos (Holzenthal et al., 2007). Para la construcción de estuches portátiles emplean materiales de su entorno, los cuales pueden ser de naturaleza orgánica o inorgánica (Boyero & Barnard, 2004). Estos materiales se unen mediante seda que es sintetizada en glándulas salivales modificadas que se encuentran en la parte anterior del animal (Tszedel et al., 2009) y que sirve además para la formación del capullo en el que se produce la metamorfosis (Tszedel et al., 2015). La función de estos estuches es diversa. Sirven de protección frente a depredadores, de lastre (sobre todo en medios lóticos donde hay corriente), para camuflarse, etc. (Boyero & Barnard, 2004).

## **Objetivos**

El objetivo de este trabajo es realizar una revisión sobre distintos aspectos relacionados con el comportamiento constructor de estuches en tricópteros, sobre todo aquellos relacionados con los materiales empleados y los factores que afectan a su fabricación. Adicionalmente, se revisarán otros aspectos aplicados de este campo, incluyendo el interés de la seda que producen y su posible uso en el ámbito sanitario, así como la utilización de este comportamiento constructor como indicador de contaminación.

## **Material y métodos**

Para la documentación de este trabajo bibliográfico se empleó la base de datos Web of Science así como distintos libros sobre tricópteros (González & Cobo, 2006; Waringer, 2011). Para la búsqueda en la web se utilizaron las siguientes palabras: Tricóptero, Trichoptera, comportamiento constructor, estuche, seda, contaminación.

## **Resultados y discusión**

### **1. Estuches**

#### **1.1 Materiales de construcción**

Los materiales para la construcción de los estuches en tricópteros son de origen muy variado. En la mayoría de las especies, los materiales utilizados son de origen mineral, es decir, están constituidos por granos de arena, fragmentos de cuarzo, etc., pero también utilizan restos orgánicos, como por ejemplo fragmentos de hojas de las plantas situadas en los márgenes de los medios acuáticos, ramas o trozos de cortezas (Figura 2) (Statzner et al., 2005).

Además de estos materiales, Otto & Svensson (1980) documentaron la presencia de materiales biogénicos, es decir, estructuras fabricadas por organismos (como por ejemplo conchas de moluscos; Figura 2). Además, se ha documentado que algunos tricópteros usan los estuches enteros de otras especies de tricópteros para la construcción del suyo propio, como el caso del género *Potamophylax* (Boyer & Barnard, 2004), que utilizan los estuches de la familia Sericostomatidae. El motivo radica en el ahorro energético, ya que para la utilización de esos estuches no se necesita producir mucha seda durante la unión de las piezas.

Por otra parte, Crisci et al. (2004) muestran como hay especies de tricópteros que en lugar de construir sus propios estuches, ocupan los de otras especies. Se cree que esta forma de oportunismo tiene como finalidad ahorrar energía (Camargos & Pes, 2011) ya que de esta forma no tienen que buscar materiales para la construcción de uno nuevo. En el caso de que el estuche ocupado esté dañado, hay especies que llevan a cabo la reparación del mismo, ya sea mediante pequeñas reconstrucciones o remiendos (Kwong et al., 2011).



**Figura 2 Representación de los distintos materiales que los tricópteros utilizan para la construcción de sus estuches (material vegetal, mineral y biogénico). Tomado de Zamora et al. (2015).**

## **1.2 Criterios de selección de materiales**

El criterio de selección de material, ya sea mineral, orgánico o biogénico para la construcción de los estuches, depende de distintos factores.

En condiciones naturales, es decir, sin que haya factores externos que lo condicionen, los tricópteros construyen sus estuches con el material que se encuentre más próximo a ellos (Statzner et al., 2005). Sin embargo, dentro de los distintos materiales circundantes, cada especie va a tener un material preferido, es decir, que emplee más que el resto. Si dicho material escasea, tienden a escoger otro material similar (Statzner & Dolédec, 2011).

Una de las características del material que los tricópteros utilizan como criterio a la hora de seleccionar el material para la construcción de sus estuches es la textura. Las

especies de tricópteros que llevan a cabo movimientos de respiración ondulatoria unidireccional suelen emplear materiales lisos en la construcción del estuche para evitar daños por abrasión en sus tejidos (Okano et al., 2012). Hay especies que en lugar de buscar partículas lisas, revisten el interior del estuche con seda para hacerlo menos abrasivo (Okano et al., 2010).

Otra de las características que tienen en cuenta es el tamaño del material empleado. Las partículas grandes suelen ser rugosas, pero son necesarias para la unión de las distintas partes del estuche, ya que un empleo excesivo de partículas más pequeñas y lisas implicaría un mayor gasto energético en la producción de seda para su fijación, además de que el estuche sería inestable (Okano et al., 2012). Por tanto, las larvas de pequeño tamaño tienden a utilizar partículas lisas y, a medida que van creciendo, las van sustituyendo por partículas rugosas hasta alcanzar un equilibrio entre ambas.

Stevens et al. (1999) y Correa et al. (2017) muestran como el aumento del gasto energético para la producción de seda, en estadios larvarios, puede provocar una disminución en la relación masa torácica/masa corporal en los adultos, lo que conllevaría una reducción en la capacidad de vuelo. Por lo tanto, podría influir negativamente en la fecundidad de los individuos, ya que complicaría la búsqueda de pareja reproductora.

En definitiva, parece que la búsqueda de los materiales por parte de los tricópteros está optimizada para evitar malgastar energía. Por este motivo, algunas especies de tricópteros, como por ejemplo *Potamophylax cingulatus* (Boyero & Barnard, 2004), varían la composición de su estuche desde los primeros estadios larvarios (estuche vegetal) a los últimos (estuche mineral). Esto se debe a que la construcción de un estuche mineral consume más energía que uno vegetal (por una mayor producción de seda), por lo que en los primeros estadios la energía se destinaría hacia el crecimiento preferentemente. Sin embargo, a pesar de este gasto de energía, Hoppeler et al. (2018) muestran como el contenido energético (suma del contenido de total de las reservas de triglicéridos y glucógeno), en kj/g peso seco, tiende a aumentar desde los primeros estadios hasta los últimos. La explicación a este hecho es que la gran acumulación de energía en las etapas finales es crucial para una metamorfosis exitosa. La proporción de triglicéridos y glucógeno suele variar entre

especies, pero generalmente el porcentaje de triglicéridos es mayor que el de glucógeno. Una excepción es por ejemplo la especie *Micropterna lateralis*, la cual posee un mayor contenido de glucógeno que no sólo es utilizado como reserva, sino también como protector frente a la desecación (por la producción de trehalosa a partir de glucógeno; respuesta bioquímica frente al estrés por cambios en la temperatura) en larvas, pupas y huevos (Hoppeler et al., 2018).

### 1.3 Funciones de los estuches

Los estuches realizan diversas funciones en los tricópteros. Como se mencionó en la sección anterior, muchas especies que poseen estuches realizan movimientos para poder llevar a cabo la respiración, ya que estos suponen un inconveniente para la renovación del agua a su paso por las branquias abdominales. Para ello, crean en su interior un flujo unidireccional de agua gracias al movimiento ondulatorio de su cuerpo, favoreciendo así la circulación de agua cargada de oxígeno desde la parte anterior del estuche hasta la posterior (Figura 3), asegurándose de esta forma el intercambio gaseoso (Okano & Kikuchi, 2012).

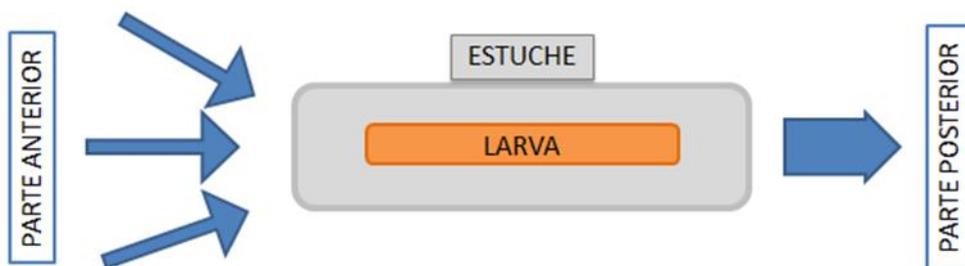


Figura 3. Representación esquemática del flujo unidireccional de agua a través del estuche de un tricóptero.

Sin embargo, no todos los tricópteros llevan a cabo este movimiento ondulatorio para respirar (Okano & Kikuchi, 2012). En el caso de *Glossosoma nigrion* (Morris & Hondzo, 2013), este tricóptero tiende a desplazarse de zonas más protegidas a más expuestas (donde hay más corriente) según sus requerimientos respiratorios. Por una parte, estos desplazamientos se producen a causa de la disminución de la

concentración de oxígeno disuelto (DO) por el aumento de la temperatura (Moss, 2010) (gráfica 1), y por otra parte, debido a la disminución de la velocidad de la corriente (Morris & Hondzo, 2013), la cual influye en la frecuencia del aporte de oxígeno.

Otra función es la protección frente a depredadores. Un estuche mineral protege mejor frente a los depredadores que uno orgánico debido a que este soporta mejor la presión de la mordida (Stevens et al., 1999; Ferry et al., 2013), aunque no puede evitar la depredación por completo (Kohler & McPeck, 1989). También ayuda a la hora de camuflarse para evitar ser cazado por los depredadores, los cuales suelen utilizar la vista para detectar sus presas (Stevens et al., 1999; Schäffer et al., 2013). Un ejemplo de camuflaje ha sido documentado por Wiggering y Glaubrecht (2018), donde el género *Helicopsyche* construye su estuche en forma de espiral (enrollado dextralmente) imitando la forma del caparazón del género *Valvata* (gasterópodo), evitando así ser depredado por el mirlo acuático Europeo (*Cinclus cinclus*). Esto se debe a que el mirlo siente predilección por tricópteros con estuches tubulares, por lo que al adoptar la apariencia del gasterópodo, el cual no forma parte de la dieta del depredador, eludiría la depredación.

#### **1.4 Factores externos que afectan a la construcción de estuches**

Boyero et al. (2006) muestran cómo la presencia de depredadores afecta a la construcción de los estuches en los tricópteros. Así, demostraron como, por ejemplo, los tricópteros tienden a fabricar más rápido sus estuches cuando captan sustancias químicas producidas por un depredador. Además, la presencia de depredadores también influye sobre el criterio de selección de materiales. Así, éstos pueden cambiar los estuches de material orgánico por mineral cuando se ven amenazados porque, a pesar de ser más costosos y difíciles de transportar, son más resistentes al aplastamiento (Okano et al., 2017).

En lo que a búsqueda de material se refiere, el uso de los mejores componentes para la construcción de los estuches puede provocar que aumente el número de encuentros agresivos entre individuos los cuales pueden incluso robar el material directamente de los estuches de otros tricópteros (Statzner & Dolédec, 2011).

Por otra parte, la falta de material para la fabricación del estuche también supone un problema, ya puede provocar que estos insectos construyan uno únicamente de seda (Statzner et al., 2005), lo que supondría un impacto notable en la viabilidad del individuo (debido al gasto energético por la producción excesiva de sedas) así como una mayor vulnerabilidad frente a depredadores.

## 2. Sedas

### 2.1 Producción

La seda de los tricópteros se produce a partir de dos glándulas salivales simétricas modificadas (estas glándulas se encuentran en la parte anterior del animal) (Figura 3 A y B), a las que se le denominan órgano de hilado. La secreción se libera por un único orificio (Figura 3 C y D; flechas) próximo a la pieza bucal, en el cual los filamentos de cada una de las glándulas se unen para formar una doble hebra (Tszedel et al., 2009). Por otra parte, el orificio giratorio posee un músculo que regula la apertura/cierre del mismo.

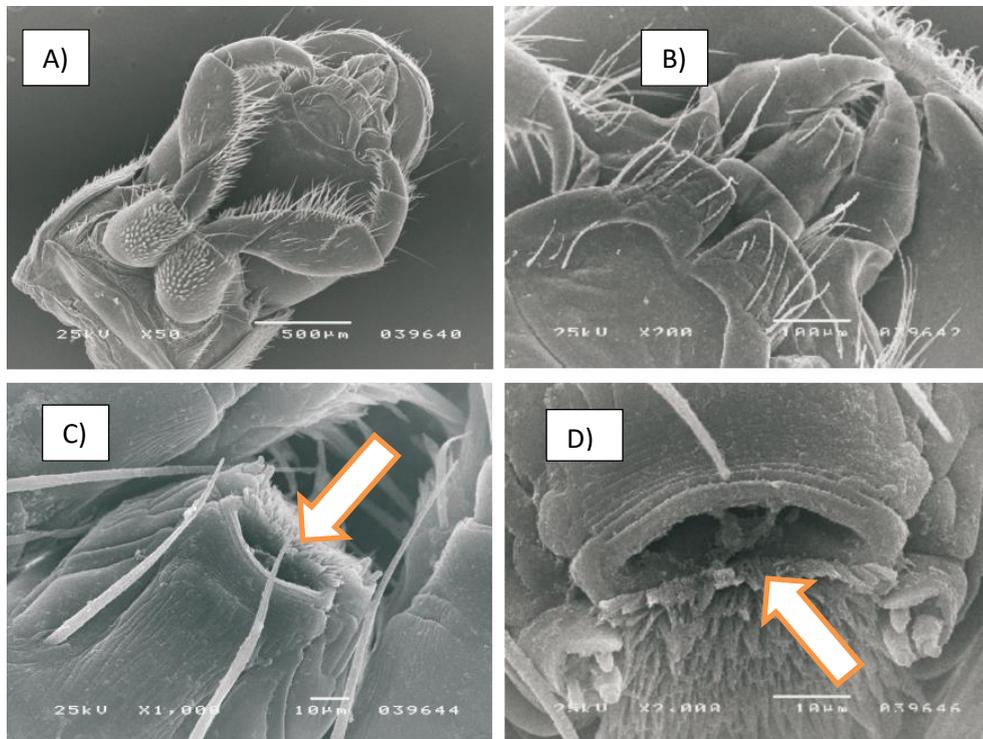


Figura 3. Imágenes la parte anterior de un tricóptero tomadas con un microscopio electrónico. A) Vista ventral de la cabeza más un segmento torácico. B) parte bucal aumentada. C y D) Las flechas indican la apertura del órgano de hilado. Tomado de: (Tszedel et al., 2009)

## 2.2 Composición de las sedas

Éstas están compuestas por dos cadenas de fibroínas (proteínas con carácter fibroso), una pesada de aprox. 300 kg/mol (Fibroína-H) y otra ligera de aprox. 25 Kg/mol, (Fibroína-L) que se unen mediante puentes disulfuro (Ashton et al., 2013).

Cuando compararon las sedas de los tricópteros con las de los lepidópteros, observaron diferencias en la fibroína-H. En los lepidópteros la fibroína pesada contiene bloques de poly (GAGAGS) ordenados en dominios beta (estructura secundaria de proteínas) dentro de una extensa matriz desordenada, lo que contribuye a su fuerza y resistencia. Por el contrario, la fibroína-H de tricópteros contiene bloques de subrepeticiones conservadas. Estas subrepeticiones varían dentro de los tres subórdenes de tricópteros (Integripalpia, Scipalpia y Annulipalpia), pero coinciden en una característica común, la presencia de motivos  $(SX)_n$  (S: serina; X: aminoácido alifático más grande que la Alanina; n: número de repeticiones). Por lo tanto, la presencia de Alanina en la fibroína-H de tricópteros es poco abundante.

Además, la fibroína pesada de los tricópteros está ampliamente fosforilada en las serinas de las subrepeticiones (Strzelecki et al., 2011), por lo que va a promover la adhesión interfacial (cuando ambas fases son líquidas) cuando los grupos fosfato estén en la superficie de la fibra (Ashton et al., 2013). Además, presentan calcio,  $(Ca^{2+})$ , el cual juega un papel importante en la estabilización de las láminas beta como veremos en el siguiente apartado de propiedades.

## 2.3 Características y aplicaciones de las sedas

Debido a su composición, las sedas de los tricópteros están bien adaptadas como material estructural para la construcción de los estuches bajo el agua (Ashton et al., 2016). De hecho, las fosforilaciones de las serinas  $(pSX)_n$ , en las subunidades de la fibroína-H, proporcionan a las sedas una gran capacidad adhesiva en el agua (Brooks, 2015).

Tszydel et al. (2015) ponen de manifiesto otras propiedades de las sedas. Tras la realización de estudios termogravimétricos, observaron que éstas poseen cierta resistencia térmica, ya que se mantienen relativamente estables hasta una temperatura aproximada de 242 °C. Asimismo, la fuerza específica y la elongación

relativa, con unos porcentajes de 44,6 % Wt (tenacidad) y 101,6%  $\epsilon$  respectivamente, fueron elevados al compararlos con sedas naturales y sintéticas.

Sin embargo, estas propiedades no son constantes, sino que se ven afectadas por diversos cambios físicos o químicos en la estructura de las sedas. Para un ejemplo de cambio químico, cabe mencionar en primer lugar, el papel fundamental que juega el calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) en la resistencia y fuerza de las sedas. Así, la sustitución de dicho ión por otro, provocará una pérdida de dichas características (Ashton et al., 2013), las cuales sólo se van a recuperar parcialmente cuando se restaure el ión  $\text{Ca}^{2+}$ . Este intercambio de iones se llevó a cabo en condiciones de laboratorio, donde se utilizó un agente quelante (EDTA) para la extracción del calcio, con el objetivo de sustituirlo por otros iones, como por ejemplo el sodio ( $\text{Na}^+$ ), y ver su efecto en las propiedades de las sedas. No se ha demostrado a día de hoy que estas sustituciones puedan ocurrir de manera natural.

Las especiales propiedades adhesivas de la seda de tricópteros podrían hacer posible su uso en medicina. Sin embargo, esto requeriría su esterilización, dado que presentan microorganismos sobre su superficie. El problema es que la esterilización de las sedas por tinalización o autoclavado da lugar a cambios físicos de la estructura que reducen su elasticidad (Tszydel et al., 2015). Asimismo, la presencia de los microorganismos no sólo influye en la citotoxicidad celular, sino que también participan en la degradación de las sedas por la secreción de enzimas proteasas.

Lane et al. (2015) muestran cómo, a partir del conocimiento de la composición de las sedas, es posible la fabricación de hidrogeles biomiméticos resistentes, no sólo para materiales protésicos sino también para proporcionar un modelo simplificado, económico y apto para el estudio de las propiedades químicas, la estructura y las propiedades de las fibras. Para ello usaron un análogo de polifosfato muy simplificado de la fibroína-H para formar una red con enlaces de fosfato dinámicos, los cuales se embebieron en una red de poliacrilamida extensible que proporciona extensibilidad y capacidad de recuperación a la deformación del hidrogel. Este hidrogel es mucho más resistente que el cartílago articular y el fibrocartilago del menisco, por lo que su uso para materiales protésicos podría mejorar notablemente los utilizados hasta la fecha.

### **3. El comportamiento constructor como biomarcador de contaminación**

La Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO) señala que el intenso crecimiento de zonas agrícolas junto con el cambio climático ha provocado un incremento de plagas y enfermedades, las cuales causan una pérdida anual de entre un 20 y un 40% de los cultivos. En consecuencia, la producción de pesticidas se ha incrementado aproximadamente hasta los 3 mil millones de toneladas al año (FAO, 2016).

La agricultura, por tanto, es una de las principales vías que afectan a las aguas epicontinentales, ya sea por el aporte de nutrientes como por el uso de pesticidas (Elbrecht et al., 2016).

Este aumento en el uso de pesticidas puede suponer un riesgo para los organismos acuáticos. De hecho, Johnson et al. (2008) muestran como los insecticidas influyen en el comportamiento constructor de los tricópteros, sobre todo los neurotóxicos, ya que la capacidad constructora está regulada por el sistema nervioso.

Merrill (1965) y Johnson et al. (2008) explican la función de determinadas estructuras nerviosas y corporales que participan en la capacidad de construcción de los estuches. Los tricópteros poseen en sus dos últimos segmentos del abdomen poseen ganchos anales y sensilas. Estas estructuras funcionan como receptores que detectan la presencia o no del estuche y envían esta información a los ganglios del sistema nervioso. Si estas sensilas se eliminan, la larva continuará con la construcción del estuche, alcanzando así tamaños muy superiores a las dimensiones corporales.

Un ejemplo de contaminante que afecta al sistema nervioso central y periférico de invertebrados acuáticos son los piretroides (Bloomquist, 1996). Estos son compuestos sintéticos (usados en pesticidas) que interfieren en los canales de sodio de la membrana nerviosa, interrumpiendo la transferencia de iones y la transmisión de impulsos eléctricos entre las células nerviosas. Johnson et al. (2008) muestran el efecto subletal del esfenvalerato (piretroide neurotóxico) en *Brachycentrus americanus*. Cuando son expuestos a una concentración subletal de esfenvalerato tienden a abandonar sus estuches a causa de una alteración en el sistema nervioso

(efectos sobre los canales de  $\text{Na}^+$ ). Como ya se comentó en secciones anteriores, las funciones de los estuches son muy diversas e importantes, por lo que su pérdida supone un impacto en la supervivencia de la larva.

Otro ejemplo de compuesto que afecta al comportamiento de la larvas es el del malatión (insecticida organofosforado), el cual también afecta al sistema nervioso pero a través de la inhibición de la acetilcolinesterasa (AChE) durante la sinapsis (Tessier et al., 2000). Estos efectos se observaron en larvas de *Hydropsyche*, en las que, a pesar de que no construyen estuches, si se detectó la producción de redes de captura asimétricas en presencia de distintas concentraciones del contaminante.

Además de los posibles efectos de distintos contaminantes, recientemente se ha comprobado también cómo la presencia de especies exóticas entre la vegetación de ribera puede dificultar la construcción de los estuches de especies como *Sericostoma pyrenaicum* (Correa-Araneda et al., 2017) lo que constituye un nuevo ejemplo de las consecuencias fisiológicas que diversas alteraciones ambientales pueden tener sobre estos organismos.

## **Conclusiones**

- 1- Los materiales empleados por las larvas de tricópteros para construir sus estuches pueden ser de origen mineral, orgánico o incluso biogénico.
- 2- La función de los estuches es diversa, pudiendo ayudar al animal a protegerse frente a depredadores o a camuflarse. Sin embargo, los estuches dificultan la respiración, por lo que algunas especies pueden ondular su abdomen para favorecer la oxigenación de las branquias o desplazarse a zonas expuestas a la corriente.
- 3- Las sedas, gracias a sus características estructurales distintivas, funcionan como adhesivos bajo el agua, permitiendo a los tricópteros construir sus estuches, redes de captura de alimento o refugios fijos, conformando además el recubrimiento de las pupas.
- 4- La capacidad adhesiva de las sedas bajo el agua ha despertado el interés por su estudio, ya que podría tener aplicaciones en el ámbito sanitario.
- 5- El comportamiento constructor en tricópteros ha sido utilizado como marcador de contaminación, así como de otras alteraciones ambientales como la presencia de especies invasoras entre la vegetación de ribera.

## **Conclusions**

- 1- The materials used by the larvae of caddisflies to build their cases can be of mineral, organic or even biogenic origin.
- 2- The function of the cases is diverse, being able to help the animal to protect itself against predators or to camouflage. However, the cases complicate breathing, so that some species can wave their abdomen to favor the oxygenation of the gills or move to areas exposed to the current.
- 3- Their silks, thanks to their distinctive structural characteristics, function as underwater adhesives. This allows caddisflies to build their cases, food capture nets or fixed shelters, and they constitute the protection layer of pupae.
- 4- The underwater adhesive properties of the silks have been investigated because of their possible uses in the health field.
- 5- The construction behavior in Trichoptera has been used as a marker of contamination or other environmental problems, such as the presence of invasive species among the riparian vegetation.

## **Agradecimientos**

Agradecer el apoyo de mis dos tutoras, María José Servia García y María José Álvarez Bermúdez, por su paciencia y apoyo a lo largo de todos los meses de trabajo y sobre todo, por el ánimo brindado en todo momento. También mencionar a mi compañera Alejandra Travieso Amor por su contribución con la documentación científica.

## **Bibliografía**

- Ashton, N. N., Pan, H., & Stewart, R. J. (2016). Connecting caddisworm silk structure and mechanical properties: combined infrared spectroscopy and mechanical analysis. *Open Biology*, 6(6), 160067. <https://doi.org/10.1098/rsob.160067>
- Ashton, N. N., Roe, D. R., Weiss, R. B., Cheatham, T. E., & Stewart, R. J. (2013). Self-Tensioning Aquatic Caddisfly Silk: Ca<sup>2+</sup>-Dependent Structure, Strength, and Load Cycle Hysteresis. *Biomacromolecules*, 14, 3668–3681. <https://doi.org/10.1021/bm401036z>
- Bloomquist, J. R. (1996). Ion Channels as Targets for Insecticides. *Annual Review of Entomology*, 41(1), 163–190. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001115>
- Boyero, L., & Barnard, P. C. (2004). A *Potamophylax* larva (Trichoptera: Limnephilidae) using other caddisfly cases to construct its own case. *Journal of Natural History*, 38(10), 1297–1301. <https://doi.org/10.1080/0022293031000155160>
- Boyero, L., Rincón, P. A., & Bosch, J. (2006). Case selection by a limnephilid caddisfly [*Potamophylax latipennis* (Curtis)] in response to different predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(3), 364–372. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0059-y>
- Brooks, A. E. (2015). The Potential of Silk and Silk-Like Proteins as Natural Mucoadhesive Biopolymers for Controlled Drug Delivery. *Frontiers in Chemistry*, 3, 1–8. <https://doi.org/10.3389/fchem.2015.00065>
- Camargos, L. M., & Pes, A. M. O. (2011). The grass is always greener on the other side: *Triplectides* Kolenati, 1859 (Leptoceridae) and *Marilia* Müller, 1880 (Odontoceridae) occupying cases of other Trichoptera species. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 23(4), 353–356. <https://doi.org/10.1590/S2179-975X2012005000013>

- Correa-Araneda, F., Basaguren, A., Abdala-Díaz, R. T., Tonin, A. M., & Boyero, L. (2017). Resource-allocation tradeoffs in caddisflies facing multiple stressors. *Ecology and Evolution*, 7(14), 5103–5110. <https://doi.org/10.1002/ece3.3094>
- Crisci-Bispo, V. L., Bispo, P. C., & Froehlich, C. G. (2004). *Triplectides* larvae in empty cases of *Nectopsyche* (Trichoptera, Leptoceridae) at Parque Estadual Intervales, São Paulo State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48(1), 133–134. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262004000100022>
- Elbrecht, V., Beermann, A. J., Goessler, G., Neumann, J., Tollrian, R., Wagner, R., ... Leese, F. (2016). Multiple-stressor effects on stream invertebrates: A mesocosm experiment manipulating nutrients, fine sediment and flow velocity. *Freshwater Biology*, 61(4), 362–375. <https://doi.org/10.1111/fwb.12713>
- Food and Agriculture Organization (FAO) (2016). Pesticide risk reduction, 2. Recuperado de <http://www.fao.org/3/a-i6170e.pdf>
- Ferry, E. E., Hopkins, G. R., Stokes, A. N., Mohammadi, S., Brodie, E. D., & Gall, B. G. (2013). Do all portable cases constructed by caddisfly larvae function in defense? *Journal of Insect Science (Online)*, 13(5), 1–9. <https://doi.org/10.1673/031.013.0501>
- González, M.A., & Cobo, F. (2006). *Macroinvertebrados de las aguas dulces de Galicia* (Hércules E). A Coruña.
- Holzenthal, R. W., Blahnik, R. J., Prather, A. L., & Kjer, K. M. (2007). Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies\*. *Zootaxa Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy*. *Zootaxa*, 1668, 639–698. Recuperado de [www.mapress.com/zootaxa/](http://www.mapress.com/zootaxa/)
- Hoppeler, F., Winkelmann, C., Becker, J., & Pauls, S. U. (2018). Larval growth and metabolic energy storage of *Micropterna lateralis* (Trichoptera: Limnephilidae) in an intermittent stream: glycogen dominates in final instars. *Hydrobiologia*, 806(1), 175–185. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3354-5>

- Johnson, K. R., Jepson, P. C., & Jenkins, J. J. (2008). Esfenvalerate-induced case-abandonment in the larvae of the caddisfly (*Brachycentrus americanus*). *Environmental Toxicology and Chemistry*, 27(2), 397–403.  
<https://doi.org/10.1897/07-185R1.1>
- Kohler, S.L., & McPeck, M. A. (1989). Predation Risk and The Foraging Behavior of Competing Stream Insects. *Ecology*, 70(6), 1811–1825.  
<https://doi.org/10.2307/1938114>
- Kwong, L., Mendez, P. K., & Resh, V. H. (2011). Case-repair in three genera of caddisflies (Trichoptera). *Zoosymposia*, 5, 269–278.
- Lane, D. D., Kaur, S., Weerasakare, G. M., & Stewart, R. J. (2015). Toughened hydrogels inspired by aquatic caddisworm silk. *Soft Matter*, 11(35), 6981–6990.  
<https://doi.org/10.1039/C5SM01297J>
- Malm, T., Johanson, K. A., & Wahlberg, N. (2013). The evolutionary history of Trichoptera (Insecta): A case of successful adaptation to life in freshwater. *Systematic Entomology*, 38(3), 459–473. <https://doi.org/10.1111/syen.12016>
- Merrill, D. (1965). The stimulus for case-building activity in caddis-worms (Trichoptera). *Journal of Experimental Zoology*, 158(1), 123–131.  
<https://doi.org/10.1002/jez.1401580111>
- Morris, M. W. L., & Hondzo, M. (2013). *Glossosoma nigrior* (Trichoptera: Glossosomatidae) respiration in moving fluid. *Journal of Experimental Biology*, 216(16), 3015–3022. <https://doi.org/10.1242/jeb.082974>
- Morse, J. (2018). Trichoptera World Checklist.  
Recuperado de <http://entweb.sites.clemson.edu/database/trichopt/>
- Moss, B. (2010). *Ecology of freshwaters. Atlantic* (4). Liverpool: Wiley-Blackwell.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.67.12.5530>

- Okano, J. I., & Kikuchi, E. (2012). Effect of current velocity and case adaptations on the distribution of caddisfly larvae (Glossosoma, Trichoptera). *Limnology*, *13*(1), 37–43. <https://doi.org/10.1007/s10201-011-0353-5>
- Okano, J.I., Tayasu, I., Nakano, S.I., & Okuda, N. (2017). Differential Responses of Two Ecologically Similar Case-Bearing Caddisfly Species to a Fish Chemical Cue: Implications for a Coexistence Mechanism Differential Responses of Two Ecologically Similar Case-Bearing Caddisfly Species to a Fish Chemical Cue: *Zoological Science*, *34*(6), 461–467. <https://doi.org/10.2108/zs160207>
- Okano, J. I., Kikuchi, E., & Sasaki, O. (2010). The role of particle surface texture on case material selection and silk lining in caddisflies. *Behavioral Ecology*, *21*(4), 826–835. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq066>
- Okano, J. I., Kikuchi, E., Sasaki, O., & Ohi, S. (2012). Mineralogical composition of sediment determines the preference for smooth particles by caddisfly larvae during case construction. *Ecological Entomology*, *37*(5), 426–434. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2012.01382.x>
- Otto, C., & Svensson, B. S. (1980). The Significance of Case Material Selection for the Survival of Caddis Larvae. *Journal of Animal Ecology*, *49*(3), 855–865. <https://doi.org/10.2307/4231>
- Ríos-Touma, B., Holzenthal, R. W., Huisman, J., Thomson, R., & Rázuri-Gonzales, E. (2017). Diversity and distribution of the Caddisflies (Insecta: Trichoptera) of Ecuador. *PeerJ*, *5*, e2851. <https://doi.org/10.7717/peerj.2851>
- Schäffer, M., Winkelmann, C., Hellmann, C., & Benndorf, J. (2013). Reduced drift activity of two benthic invertebrate species is mediated by infochemicals of benthic fish. *Aquatic Ecology*, *47*(1), 99–107. <https://doi.org/10.1007/s10452-013-9428-1>
- Statzner, B., & Dolédec, S. (2011). Mineral grain availability and pupal-case building by lotic caddisflies: Effects on case architecture, stability and building expenses. *Limnologica*, *41*(3), 266–280. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2011.04.002>

- Statzner, B., Mériçoux, S., & Leichtfried, M. (2005). Mineral grains in caddisfly pupal cases and streambed sediments: Resource use and its limitation through conflicting resource requirements. *Limnology and Oceanography*, *50*(2), 713–721.  
<https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.2.0713>
- Stevens, D. J., Hansell, M. H., Freel, J. A., & Monaghan, P. (1999). Developmental trade-offs in caddis flies: increased investment in larval defence alters adult resource allocation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *266*(1423), 1049–1054. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0742>
- Strzelecki, J. W., Strzelecka, J., Mikulska, K., Tszedel, M., Balter, A., & Nowak, W. (2011). Nanomechanics of new materials - AFM and computer modelling studies of trichoptera silk. *Central European Journal of Physics*, *9*(2), 482–491.  
<https://doi.org/10.2478/s11534-010-0105-x>
- Tessier, L., Boisvert, J. L., Vought, L. B. M., & Lacoursière, J. O. (2000). Anomalies on capture nets of *Hydropsyche slossonae* larvae (Trichoptera; Hydropsychidae) following a sublethal chronic exposure to cadmium. *Environmental Pollution*, *108*(3), 425–438. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(99\)00219-5](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(99)00219-5)
- Tszedel, M., Sztajnowski, S., Michalak, M., Wrzosek, H., Kowalska, S., Krucińska, I., & Lipp-Symonowicz, B. (2009). Structure and physical and chemical properties of fibres from the fifth larval instar of caddis-flies of the species *Hydropsyche angustipennis*. *Fibres and Textiles in Eastern Europe*, *77*(6), 7–12. Recuperado de <http://www.fibtex.lodz.pl/article283.html>
- Tszedel, M., Zabłotni, A., Wojciechowska, D., Michalak, M., Krucińska, I., Szustakiewicz, K., ... Strzelecki, J. (2015). Research on possible medical use of silk produced by caddisfly larvae of *Hydropsyche angustipennis* (Trichoptera, Insecta). *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, *45*, 142–153. <https://doi.org/10.1016/j.jmbbm.2015.02.003>
- Waringer, J. (2011). *Atlas of Central European trichoptera larvae*. Dinkelscherben: Erik Mauch Verlag.

Wiggering, B., & Glaubrecht, M. (2018). Two potential players in the evolutionary theatre: Do caddisflies mimic gastropods? *Acta Zoologica*, 99(1), 52–64.  
<https://doi.org/10.1111/azo.12192>

Zamora-Muñoz, C., Sáinz-Bariáin, M., & Bonada, N. (2015). Orden Trichoptera. *Revista IDE@-SEA*, 64(30-06-2015), 1–21.  
Recuperado de [http://sea-entomologia.org/IDE@/revista\\_64.pdf](http://sea-entomologia.org/IDE@/revista_64.pdf)