

Efemerópteros.

19

SAMUEL E. SEGNINI F.

*Laboratorio
de Ecología de Insectos
Facultad de
Ciencias*

UNIVERSIDAD
DE LOS ANDES

MARÍA M. CHACÓN

*Laboratorio
de Ecología de Insectos
Facultad de
Ciencias*

UNIVERSIDAD
DE LOS ANDES

EDUARDO DOMÍNGUEZ

*CONICET
Facultad de
Ciencias
Naturales*

UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE TUCUMÁN

- ¹ El Orden Ephemeroptera, aunque no es el más diverso entre los grupos de insectos acuáticos, es uno de los más abundantes y frecuentes en los cuerpos de agua dulce. Todos los miembros de este grupo habitan, en su fase juvenil, el lecho de ríos, quebradas, lagos y lagunas, formando parte, junto con otros insectos e invertebrados, de la comunidad del fondo conocida con el nombre de Bentos. Las formas adultas viven fuera del agua muy poco tiempo y, por tal razón, también se les denomina efímeras. Otros nombres que se les da a estos insectos es el de mosca de mayo (del inglés *mayflies*) aunque no son verdaderas «moscas» (= Orden Diptera) y cachipollas.
- ² Los efemerópteros son elementos biológicos importantes en los ecosistemas acuáticos no sólo por su abundancia sino también porque intervienen activamente en su funcionamiento: forman parte del ciclo de nutrientes ocupando diferentes niveles tróficos (herbívoros, detritívoros, carnívoros y omnívoros); conforman varios grupos funcionales de acuerdo a su mecanismo de alimentación (filtradores, raspadores, desmenuzadores y depredadores); constituyen uno de los rubros más importantes en la dieta de peces, aves y de otros invertebrados acuáticos; ayudan a devolver a los ecosistemas terrestres, a través de la respiración y la biomasa de las formas adultas, parte de las sustancias que fueron introducidas por vías alóctonas a los cuerpos de agua. Son excelentes bioindicadores de la calidad del agua, en razón de la abundancia, frecuencia y permanencia de sus estadios inmaduros en las comunidades acuáticas, así como por su sensibilidad a distintos tipos de perturbación.
- ³ El ciclo de vida de los efemerópteros presenta una metamorfosis simple o incompleta, con solamente tres fases de desarrollo: huevo, ninfa (náyade) y adulto (imago), ubicándose así dentro de los insectos de metamorfosis incompleta (hemimetábolos). Además, poseen una característica única entre los insectos que es la de presentar un estadio alado supernumerario, entre la ninfa y el adulto, denominado subimago.

CARACTERES MORFOLÓGICOS GENERALES

- ⁴ A continuación se presenta una descripción de las características morfológicas generales para la identificación de las ninfas y adultos de los efemerópteros, basada en la información obtenida de los trabajos de Edmunds (1984), Hilsenhoff (1991) y Domínguez *et al.* (1992, 1995).
- ⁵ *Ninfa*: en esta fase los individuos se caracterizan por presentar dos o tres filamentos caudales bastante desarrollados, correspondiendo los dos laterales a los cercos (un carácter primitivo en los insectos) y el central al filamento terminal, que es una prolongación del segmento abdominal 11 (FIGURA 1, PÁG. 328). Otra característica importante que permite diferenciarlas de las ninfas de otros insectos acuáticos (especialmente de los plecópteros) es la presencia de branquias respiratorias en los primeros siete segmentos abdominales, las cuales pueden estar ausentes en algunos de ellos, especialmente en el primero. Estas branquias pueden variar en número, posición y forma, y tienen valor taxonómico para la determinación de familias. Además de estas características, también podemos observar en las ninfas un aparato bucal de tipo masticador con sus apéndices característicos (el labro, las mandíbulas, las maxilas y el labio); ojos compuestos bien desarrollados (presentando dimorfismo sexual en

algunas familias); tres ocelos; patas con cinco segmentos, con el tarso unisegmentado y llevando apicalmente una uña de forma variable; pterotecas o estuches alares en el meso y metatórax, donde se encuentran plegadas las alas, siendo las pterotecas mesotórax más desarrolladas y cubriendo el par posterior, especialmente en las ninfas maduras donde se observan de una coloración más oscura. Todos estos caracteres, excepto los de coloración, son importantes para la determinación de familias y géneros.

FIGURA 1. Morfología externa de una ninfa de Ephemeroptera en vista dorsal (DOMÍNGUEZ *et al.* 1992).

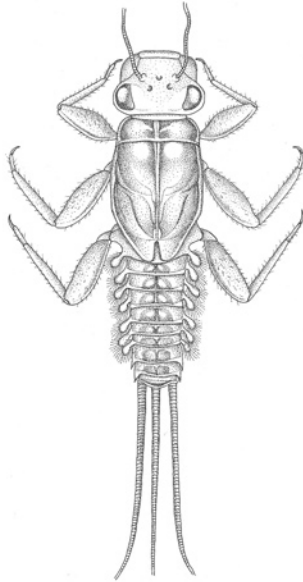
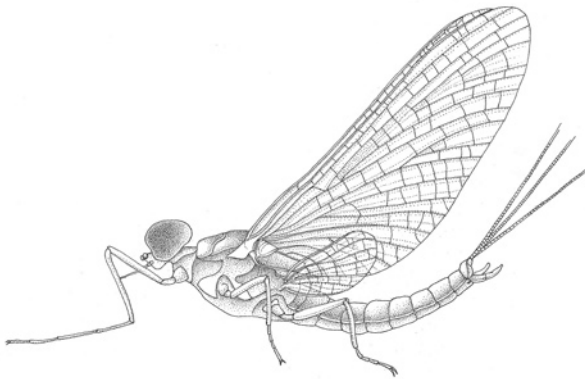


FIGURA 2. Morfología externa de un Ephemeroptera en vista lateral (DOMÍNGUEZ *et al.* 1992).



⁶ *Adultos*: los individuos maduros se pueden diferenciar por la presencia de dos o tres filamentos caudales mucho más largos que en la ninfa; un aparato bucal vestigial; ojos compuestos muy desarrollados especialmente en el macho; dos pares de alas membranosas y traslúcidas con un sistema de venación primitivo característico (FIGURA 2). El par de alas del mesotórax está mucho más desarrollado que las alas del metatórax, las cuales a su vez pueden estar bastante reducidas o ausentes en algunas familias. Las patas en el adulto son más largas y delgadas que en las ninfas, mostrando también dimorfismo sexual en algunos grupos, en donde la tibia y el tarso de las patas pro-torácicas están mucho más desarrolladas que en las patas medias y posteriores, modificadas para tomar a la hembra durante la cópula. También, encontramos algunos grupos donde las patas medias y posteriores del macho y todas las patas en la hembra están poco desarrolladas o han perdido algunos de sus segmentos, y posiblemente no son funcionales. El abdomen está compuesto por diez segmentos, observándose diez placas esclerosadas en vista dorsal (tergitos) y nueve en vista ventral (esternitos), llevando apicalmente los tres filamentos caudales. En el caso del macho, la genitalia puede ser fácilmente reconocible por la presencia de dos apéndices, por lo general segmentados llamados fórceps o gonostilos, los cuales utiliza el macho como pinzas para sujetar a la hembra durante la cópula. Unidos basalmente a estos fórceps, se encuentra un par de penes (la genitalia doble, es considerada una condición primitiva en el orden), los cuales en algunos grupos pueden estar fusionados. Para la determinación taxonómica de familias y géneros, los caracteres más importantes en el adulto se encuentran principalmente en las alas, genitalia y patas. En lo referente a especies, el estudio de la genitalia y el patrón de coloración del cuerpo son fundamentales.

Estudios taxonómicos

⁷ La primera contribución importante al conocimiento taxonómico del Orden Ephemeroptera en Venezuela fue hecha por Traver (1943), quien describió ocho especies; sin embargo, la ubicación de algunas de ellas cambió desde entonces. En los años siguientes, han aparecido muy pocas publicaciones relacionadas con el tema y muy distanciadas en el tiempo. Así, tenemos que Hubbard y Peters (1981) y Hubbard (1982) presentan una lista de las especies de efemerópteros de Sudamérica, como resultado de una amplia revisión bibliográfica, que incluye referencias de comienzos del siglo XIX. Aquí se registra la presencia en Venezuela de otras cinco especies de efemerópteros pertenecientes a los géneros *Bætodes*, *Campylocia*, *Euthyplocia*, *Thraulodes* y *Asthenopus*. Savage y Peters (1983) agregan dos nuevas especies de los géneros *Miroculis* y *Microphlebia*, respectivamente y, posteriormente, Savage (1987) añade al mismo género *Miroculis* dos nuevas especies provenientes del Cerro de La Neblina, en el estado Bolívar; Marrero *et al.* (1987) citan por primera vez al género *Traverella* para el país, dando, además, algunas características morfológicas de las ninfas. Pescador y Peters (1990), en su revisión de la biosistemática del género *Massartella* para Suramérica, señalan una nueva especie para Venezuela, y Pescador y Edmunds (1994) describen dos nuevas especies del género *Fittkauneturia* con distribución en el país. Domínguez *et al.* (1996) encuentran dos nuevas especies del género *Farrodes* para Venezuela. Chacón y Segnini (1996) publican una clave con ilustraciones para separar las familias y géneros de las ninfas de los efemerópteros colectados en dos ríos del estado Mérida y, recientemente, Chacón *et al.* (en prensa) describieron tres nuevas especies del género *Thraulodes*, basadas en imagos machos colectados en ríos de la región andina.

ESTUDIOS BIOECOLÓGICOS

- ⁸ En el caso de los estudios de biología y ecología de los efemerópteros en Venezuela, la situación de la literatura documental no es mejor a la de los estudios taxonómicos. Las primeras investigaciones relacionadas directamente con alguno de los grupos de efemerópteros, fueron las realizadas por Kessler (1980) y Cressa (1986 a, b) quienes estudiaron algunas características de las poblaciones de *Campsurus* sp. (Polymitarcyidae) en el Lago de Valencia.
- ⁹ En el caso de los ambientes lóticos, la mayoría de los trabajos de investigación son estudios generales sobre los invertebrados acuáticos, sólo Chacón (1995) trata exclusivamente de los efemerópteros. Esta autora analizó la periodicidad del proceso de deriva de las ninfas de varios géneros, como una respuesta adaptativa de escape a la acción de depredadores diurnos.
- ¹⁰ En el grupo de investigaciones generales hay dos líneas claramente definidas, la primera ha estado orientada a analizar la estructuración y funcionamiento de la comunidad béntica en distintos cuerpos de agua, y cuyos resultados han mostrado la importancia de los efemerópteros en dichos procesos (MARCANO 1976, PANTCHENKO 1978, GODOY 1988, RINCÓN 1996, FLECKER 1990, 1992a, 1996, FLECKER y FEIFARECK 1994). La otra línea de investigación, que ha presentado un desarrollo relativo, ha tenido como objetivo el análisis de las relaciones entre los invertebrados acuáticos y algunas especies de peces depredadores. Algunos resultados en esta línea evidencian el papel preponderante que tienen los distintos grupos de efemerópteros como alimento de diferentes especies de peces (MARRERO *et al.* 1987, ORTAZ 1992, FLECKER 1992b, BASTARDO *et al.* 1994, SEGNINI y BASTARDO 1995).

Diversidad taxonómica

- ¹¹ De acuerdo a las listas de taxa presentadas por Domínguez *et al.* (1992, 1997), para Suramérica se tienen registradas 14 familias con 78 géneros y 363 especies, y se estima que este número representa sólo un tercio de lo que realmente existe.
- ¹² Según los mismos autores, la situación para Suramérica, en cuanto al conocimiento de los géneros y especies para los distintos estados de desarrollo, es la siguiente: un 22 por ciento de los géneros se conoce sólo por los adultos, un 11 por ciento se conoce sólo por las ninfas y el 67 por ciento de los géneros se conoce por ambos estadios. Para las especies la situación se invierte un poco, teniendo que sólo en un 25 por ciento de las especies se conocen ambos estadios, más del 50 por ciento se conocen por los adultos, y cerca de un 20 por ciento se ha identificado por las ninfas. Este, relativamente, bajo porcentaje de especies conocidas de ambos estadios, refleja la dificultad para hacer asociaciones entre la ninfa y el adulto en determinaciones taxonómicas.
- ¹³ Para Venezuela se han registrado un total de 26 especies, distribuidas en 17 géneros y 6 familias, siendo Leptophlebiidae la familia con el mayor número de géneros (7) y especies (13) (TABLA 1). También, es importante mencionar que, de acuerdo a la información proveniente de investigaciones no estrictamente taxonómicas efectuadas tanto en ambientes lóticos como lénticos, es necesario anexar a la lista de efemerópteros, presentes en nuestro país, a la familia Caenidae con el género *Caenis* e incrementar el número de géneros en las familias Leptophlebiidae, Polymitarcyidae y Oligoneuriidae (TABLA 2, PÁG. 333).

TABLA 1. Efemerópteros registrados para Venezuela.

<i>familia</i>		
<i>género</i>		
<i>especie</i>		<i>localidad y altitud</i>
Bætidæ		
<i>Bætis</i>		
<i>alcyoneus</i> TRAVER 1943		Antímamo, Dtto. Federal (900 m)
<i>Bætodes</i>		
<i>arawak</i> TRAVER 1943		Antímamo, Dtto. Federal (900 m)
<i>Bætodes</i>		
<i>peniculus</i> MAYO 1973		Apartaderos, Edo. Mérida (3.000 m)
<i>Bætodes</i>		
<i>spiniferum</i> TRAVER 1943		Antímamo, Dtto. Federal (900 m)
<i>Cloeodes</i>		
<i>anduzei</i> TRAVER 1943		Antímamo, Dtto. Federal (900 m)
<i>Pseudocloeon</i>		
<i>venezuelensis</i> TRAVER 1943		Antímamo, Dtto. Federal (900 m)
Euthyplociidae		
<i>Campylocia</i>		
<i>anceps</i> EATON 1883		Cerro Duída, Edo. Amazonas
<i>Euthyplocia</i>		
<i>hecuba</i> HAGEN 1861		Cerro Duída, Edo. Amazonas
Leptohyphidae		
<i>Leptohyphes</i>		
<i>nigripunctum</i> TRAVER 1943		Antímamo, Dtto. Federal (900 m)
<i>Tricorythodes</i>		
<i>lichyi</i> TRAVER 1943		Antímamo, Dtto. Federal (900 m)
Leptophlebiidae		
<i>Massartella</i>		
<i>venezuelensis</i> PESCADOR y PETERS 1990		Río Cuyuní, La Escalera, Edo. Bolívar
<i>Microphlebia</i>		
<i>surinamensis</i> SAVAGE y PETERS 1983		Agua Blanca, Cerro La Neblina, Edo. Amazonas
<i>Miroculis</i>		
(Atroari) <i>nebulosus</i> SAVAGE 1987		Río Baria, Cerro La Neblina, Pico Phelps, Edo. Amazonas

(cont...)

<i>familia</i>	
<i>género</i>	
<i>especie</i>	<i>localidad y altitud</i>
<i>Miroculis</i>	
(<i>Miroculis</i>) <i>bicoloratus</i> SAVAGE 1987	Cerro La Neblina, Edo. Amazonas
<i>Miroculis</i>	
(<i>Miroculis</i>) <i>fittkaui</i> SAVAGE y PETERS 1983	Río Baria, Cerro La Neblina, Pico Phelps, Edo. Amazonas
<i>Simothraulopsis</i>	
<i>demerara</i> TRAVER 1947	Morichal Tauca, Edo. Bolívar
<i>Thraulus</i>	
<i>caribbeanus</i> TRAVER 1943	Antímano, Dtto. Federal (900 m)
<i>Thraulodes</i>	
<i>guanare</i> CHACÓN, SEGNINI y DOMÍNGUEZ 1998	Río Guanare, Edo. Portuguesa (200 m)
<i>Thraulodes</i>	
<i>marrerói</i> CHACÓN, SEGNINI y DOMÍNGUEZ 1998	Río Guanare, Edo. Portuguesa (200 m)
<i>Thraulodes</i>	
<i>mucuy</i> CHACÓN, SEGNINI y DOMÍNGUEZ 1998	Río La Mucuy, Edo. Mérida (2.000 m)
<i>Thraulodes</i>	
<i>venezuelana</i> ULMER 1943	Venezuela (sin más datos)
<i>Farrodes</i>	
<i>longispinus</i> DOMÍNGUEZ, MOLINERI y PETERS 1996	Cerro La Neblina, Edo. Amazonas (140 m)
<i>Farrodes</i>	
<i>tepui</i> DOMÍNGUEZ, MOLINERI y PETERS 1996	Cerro La Neblina, Edo. Amazonas (140 m)
Oligoneuriidæ	
<i>Fittkauneuria</i>	
<i>carina</i> PESCADOR y EDMUNDS 1994	Cerro La Neblina 1.250 m, Río Negro, Edo. Amazonas
<i>Fittkauneuria</i>	
<i>adusta</i> PESCADOR y EDMUNDS 1994	Río Cuyuní, La Escalera, Edo. Bolívar
Polymitarcyidæ	
<i>Asthenopus</i>	
<i>curtus</i> HAGEN 1861	Río Casiquiare, Edo. Amazonas

Distribución geográfica

Aunque el Orden Ephemeroptera es uno de los órdenes más primitivos entre los insectos alados, los individuos de este grupo presentan, en cada una de las fases de su ciclo de vida (huevo, ninfa, subimago e imago), un variado conjunto de características (morfológicas, fisiológicas, reproductivas y de comportamiento), que le han permitido establecerse con éxito en una amplia variedad de ambientes acuáticos lénticos o lóticos. Dicha capacidad ha determinado que los efemerópteros estén ampliamente distribuidos en los distintos continentes y según Domínguez *et al.* (1994), esto ha sido un factor clave para la distribución de los distintos grupos, de modo que uno de los mejores elementos para separar los taxa es su ubicación geográfica.

TABLA 2. Otras familias y géneros de efemerópteros encontrados para Venezuela.
(?) Determinación dudosa.

<i>familia</i>	<i>género</i>	<i>localidad y altitud</i>	<i>referencia</i>
Bætidæ	<i>Moribætis</i>	Río Albarregas (2.100 m), Edo. Mérida	CHACÓN (obs. pers.)
	<i>Camelobætidius</i>	Río La Mucuy (2.200 m), Río Alabarregas (2.100 m), Edo. Mérida	CHACÓN y SEGNINI (1996), FLECKER (1990)
	<i>Apobætis</i>	Río Las Marías (180 m), Edo. Portuguesa	FLECKER (1990)
Cænidæ	<i>Cænis</i>	Río Albarregas (2.060 m), Edo. Mérida	FLECKER (1990)
		Río Las Marías (180 m), Edo. Portuguesa	FLECKER (1990)
Leptophlebiidæ	<i>Chloroterpes</i> ?	Río Las Marías (180 m), Edo. Portuguesa	FLECKER (1990)
	<i>Leptophlebia</i> ?	Ríos Uribante y Doradas, Edo. Táchira	GODOY (1988)
	<i>Terpides</i>	Río Las Marías (180 m), Edo. Portuguesa	FLECKER (1990), CHACÓN y SEGNINI (obs. pers.)
	<i>Traverella</i>	Río Apure, Edo. Apure, Río Las Marías (180 m), Edo. Portuguesa	MARRERO <i>et al.</i> (1987): FLECKER (1990)
Oligoneuridæ	<i>Lachlania</i>	Ríos Uribante y Doradas, Edo. Táchira	
		Río Moconoque, Edo. Mérida (2.800 m)	GODOY (1988), CHACÓN y SEGNINI (obs. pers.)
Polymitarcidæ	<i>Campsurus</i>	Lago de Valencia, Edo. Carabobo	
		Río Las Marías (180 m), Edo. Portuguesa	KESSLER (1980), CRESSA (1986 a,b)
	<i>Tortopus</i>	Río Las Marías (180 m), Edo. Portuguesa	FLECKER (1990)

- ¹⁵ Dada la escasa información que existe en Venezuela sobre la taxonomía, biología y ecología de las especies de efemerópteros, resultaría infructuoso analizar su distribución en términos biogeográficos y preferimos, en cambio, señalar las características de los hábitats en los cuales se pueden desarrollar las ninfas de los diferentes géneros encontrados en el país, de acuerdo a la información obtenida de la bibliografía especializada y a nuestras propias observaciones (TABLA 3).

Conservación

- ¹⁶ La escasez de conocimientos taxonómicos, biológicos, ecológicos y de comportamiento que existe en Venezuela sobre los efemerópteros impide evaluar objetivamente su situación, ante las perturbaciones ambientales que continuamente han estado afectando los ecosistemas naturales. Sin embargo, podemos asegurar, sin temor a equivocarnos, que la existencia de muchas de sus especies, conocidas o no, están en grave peligro de desaparecer debido a la limitada distribución geográfica de algunas de ellas y por su gran sensibilidad a los cambios en el medio acuático, los cuales están ocurriendo en forma extensa y acelerada en Venezuela por el efecto de diferentes factores de perturbación, tal y como lo señalan Péfaur y Durant (1983) y más recientemente Winemiller *et al.* (1996), quienes evaluaron de manera global los efectos que las modificaciones antropogénicas están produciendo sobre los cuerpos de agua corriente en los andes y llanos venezolanos, respectivamente.

Prioridades de investigación

- ¹⁷ De la revisión bibliográfica presentada, queda claro que en Venezuela existe muy poca información sistemática y biológica sobre el Orden Ephemeroptera, es decir, queda mucho por investigar. En este sentido, creemos que los futuros estudios que deben hacerse en Venezuela sobre los efemerópteros deben estar dirigidos, prioritariamente, hacia el conocimiento de la biodiversidad de especies, por las razones siguientes: el desconocimiento específico de cualquier grupo de organismos dificulta el desarrollo de otros estudios, debido a la imposibilidad, por un lado, de hacer generalizaciones sobre las propiedades que caracterizan o determinan la existencia de sus poblaciones y, por otro, de referir con certeza a un determinado taxón los resultados de los estudios encarados.

TABLA 3. Hábitat y grupos funcionales de los géneros de Ephemeroptera encontrados en Venezuela.

<i>familia</i>	<i>género</i>	<i>hábitat y grupo funcional</i>
Bætidæ	<i>Apobætis</i>	Aguas corrientes y cálidas. Fondo arenoso.
	<i>Bætis</i>	Aguas corrientes limpias, frías a cálidas.
		Fondo rocoso o arenoso.
		Litoral de agua lénticas. Vegetación. Colectores.
	<i>Bætodes</i>	Aguas corrientes limpias, frías a cálidas.
		Fondo rocoso. Vegetación. Raspadores.
	<i>Camelobætidius</i>	Aguas corrientes limpias, frías a cálidas.
		Fondo rocoso o arenoso. Vegetación.
		Colectores y raspadores.
	<i>Cloeodes</i>	Aguas corrientes o estancadas.
Fondo fangoso. Colectores.		

(cont...)

<i>familia</i>	<i>género</i>	<i>hábitat y grupo funcional</i>	
Bætidæ (cont...)	<i>Moribætis</i>	Aguas corrientes rápidas, limpias y frías. Fondo rocoso. Raspadores.	
	<i>Pseudocloeon</i>	Aguas corrientes y estancadas. Fondo rocoso. Desmenuzadores.	
Cænidæ	<i>Cænis</i>	Aguas corrientes o estancadas, frías. Fondo sedimentoso. Vegetación. Colectores y raspadores.	
Euthyplociidaë	<i>Campylocia</i>	Aguas corrientes limpias y cálidas. Fondo arenoso. Colectores.	
	<i>Euthyplocia</i>	Aguas corrientes, limpias y frías. Fondo rocoso o arenoso. Colectores.	
Leptohyphidæ	<i>Leptohyphes</i>	Aguas corrientes limpias, frías a cálidas. Fondo rocoso o arenoso. Vegetación. Colectores.	
	<i>Tricorythodes</i>	Aguas corrientes limpias, estancadas, frías a cálidas. Fondo rocoso, arenoso o fangoso. Colectores.	
Leptophlebiidæ	<i>Choroterpes</i>	Aguas corrientes o estancadas. Fondo rocoso, arenoso o fangoso. Colectores.	
	<i>Farrodes</i>	Aguas corrientes bien oxigenadas, con fondos arenosos. o pedregosos, entre paquetes de hojas o bajo piedras.	
	<i>Leptophlebia</i>	Aguas corrientes tranquilas o estancadas. Vegetación. Colectores.	
	<i>Massartella</i>	Aguas corrientes frías. Fondo rocoso.	
	<i>Microphlebia</i>	Aguas corrientes con poca velocidad, entre detritos.	
	<i>Miroculis</i>	En aguas corrientes, con velocidad y fondos variables. según las especies. Entre detritos.	
	<i>Simothraulopsis</i>	Sin información.	
	<i>Terpides</i>	Aguas corrientes limpias y bien oxigenadas.	
	<i>Thraulodes</i>	Aguas corrientes limpias, frías a cálidas. Fondo rocoso o arenoso. Desmenuzadores.	
	<i>Traverella</i>	Aguas corrientes frías a cálidas. Medianos y grandes ríos. Fondo fangoso. Filtradores.	
	Oligoneuriidæ	<i>Fittkauneria</i>	Aguas corrientes frías y limpias. Fondo rocoso a arenoso.
		<i>Lachlania</i>	Aguas corrientes limpias y frías. Fondo rocoso o arenoso. Vegetación. Filtradores.
	Polymitarcyidæ	<i>Asthenopus</i>	Minadores, en fondos arcillosos o vegetación. Filtradores.
<i>Campsurus</i>		Aguas corrientes, estancadas y cálidas. Minadores. Fondo fangoso o arenoso. Filtradores.	
<i>Tortopus</i>		Aguas corrientes y cálidas. Grandes ríos. Fondo arenoso o fangoso. Minadores. Filtradores.	

- ¹⁸ Las investigaciones que utilizan niveles superiores de clasificación como géneros y familias no dejan de ser sino una aproximación que produce conclusiones homogeneizantes sobre un conjunto heterogéneo de individuos o poblaciones. Estas unidades pueden tener respuestas que contradicen las predicciones que se derivan de tales generalizaciones, pues esas categorías supra-específicas, cuya identificación está basada, por lo general, en características morfológicas, no necesariamente agrupan entidades homogéneas, desde el punto de vista biológico. La consecuencia más importante de esto último es que muchas veces se hacen afirmaciones equivocadas sobre el papel que juegan las especies dentro de los ecosistemas.
- ¹⁹ Obviamente, no basta con conocer la ubicación taxonómica de los individuos. Si el objetivo es lograr manejar racionalmente las poblaciones como un recurso sustentable, entonces es necesario, una vez resuelto el problema de la identificación, estudiar los procesos biológicos de los cuales depende la existencia de las poblaciones y por consiguiente la diversidad biológica. Sin querer establecer un orden de prioridades, pensamos que las futuras investigaciones sobre los efemerópteros, distintas a la taxonómica, deben estar relacionadas con: 1) la biología de los individuos, mediante el estudio de ciclos de vida, dietas, tasas de crecimiento, requerimientos ambientales, reproducción, dispersión y distribución; 2) la dinámica poblacional, a través de la evaluación de los cambios en la abundancia, la estructura de sexo y de edades, la frecuencia génica, las interacciones, etc. 3) la función dentro de los ecosistemas, mediante la ubicación de las especies, en la estructura trófica y el ciclaje de nutrientes, así como la cuantificación de su contribución a la biomasa de la comunidad.
- ²⁰ Otra línea de investigación a desarrollar y que merece especial atención, debido al carácter utilitario que tiene para el hombre, es el uso de los efemerópteros como bioindicadores de los cambios que ocurren en los ecosistemas acuáticos. Estos insectos se caracterizan por tener, como grupo, una amplia capacidad de respuesta a los cambios que se producen en el medio hídrico. De modo que, es posible encontrar especies con una gran tolerancia a varios contaminantes y especies muy sensibles a diferentes tipos de perturbación, especialmente, a la contaminación orgánica (HILSENHOFF 1987, 1988, LENAT 1993, ALBA-TERCEDOR *et al.* 1995, PESCADOR y RASMUSSEN 1995). Esta última característica, que es compartida por la mayoría de las especies del Orden, ha permitido que estos organismos sean muy utilizados como indicadores de la calidad del agua (BRITAIN 1982) y, consecuentemente, la mayoría de los métodos de bioevaluación de las aguas, usando macroinvertebrados bénticos, incorporan de una u otra manera valores, medidas o índices obtenidos de cuantificar la presencia, tolerancia, riqueza y/o abundancia de los efemerópteros (HILSENHOFF 1987, 1988, LENAT 1988, ALBA-TERCEDOR y SANCHEZ-ORTEGA 1988, ZAMORA-MUÑOZ y ALBA-TERCEDOR 1996, PLAFKIN *et al.* 1989, BARBOUR *et al.* 1996, US. EPA 1996). De modo que, es necesario que, a la par de los estudios básicos de taxonomía y biología, se evalúen y establezcan las características que, como bioindicadores, tienen las distintas especies, géneros y familias del Orden Ephemeroptera y su posible uso en programas de evaluación y control de la calidad de las aguas.

REFERENCIAS

- ALBA-TERCEDOR, J. y SÁNCHEZ-ORTEGA, A. 1988. Un método rápido y simple para evaluar la calidad biológica de las aguas basado en el de Hellawell (1978). *Limnética* 4:51-56.
- ALBA-TERCEDOR, J., PICAZO-MUÑOZ, J. y ZAMORA-MUÑOZ, C. 1995. Relationships between the distribution of mayfly nymphs and water quality in the Guadalquivir River Basin (southern Spain), en *Current Directions in Research on Ephemeroptera* (eds. L.D. Corkum y J.J.H. Ciborowski), pp. 41-54. Canadian Scholar's Press Inc.
- BARBOUR, M.T., GERRITSEN, J., GRIFFITH, G.E., FRYDENBORG, R., MCARRON, E., WHITE, J.S. y BASTIAN, M.L. 1996. A framework for biological criteria for Florida streams using benthic macroinvertebrates. *J. N. Am Benthol. Soc.* 15 (2):185-211.
- BASTARDO, H., INFANTE, O., y SEGNINI, S. 1994. Hábitos alimenticios de la trucha arcoiris, *Oncorhynchus mykiss* (Salmoniformes: Salmonidae), en una quebrada altiandina Venezolana. *Rev. Biol. Trop.* 42 (3):687-695.
- BRITAIN, J.E. 1982. Biology of mayflies. *Annual Review of Entomology* 27:119-147.
- CHACÓN, M.M. 1995. *Composición y Distribución en tamaños de las náyades de Ephemeroptera que derivan en la Corriente de dos ríos de alta montaña en el estado Mérida, Venezuela*. Tesis de Maestría. Universidad Central de Venezuela.
- CHACÓN, M. y SEGNINI, S. 1996. Reconocimiento taxonómico de las Nayades del Orden Ephemeroptera en la deriva de dos ríos de alta montaña en el estado Mérida, Venezuela. *Boletín de Entomología Venezolana, Nueva Serie* 11 (2):103-122.
- CHACÓN, M.M., SEGNINI, S. y DOMÍNGUEZ, E. (En prensa). Three new species of *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Venezuela. *Aquatic Insects*.
- CRESSA, C. 1986a. Variación estacional, distribución espacial y balance energético de *Campsurus* sp. (Ephemeroptera: Polymitarcidae) en el Lago de Valencia, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 37:572-579.
- CRESSA, C. 1986b. Estimaciones de peso seco en función de la longitud cefálica y clases de tamaño en *Campsurus* sp. (Ephemeroptera, Polymitarcidae). *Acta Científica Venezolana* 37:170-173.
- DOMÍNGUEZ, E., HUBBARD, M.D. y PETERS, W.L. 1992. *Clave para ninfas y adultos de las familias y géneros de Ephemeroptera (Insecta) sudamericanos*. Instituto de Limnología Dr. Raúl A. Ringuelet, La Plata. Argentina. *Biología Acuática* 16.
- DOMÍNGUEZ, E., HUBBARD, M.D. y PESCADOR, M.L. 1994. Los Ephemeroptera en Argentina, en *Fauna de agua dulce de la República Argentina* (eds. Z. De Castellanos, S. Coscarón y S. Miguel), vol. 33 (1). Museo de La Plata. Argentina.
- DOMÍNGUEZ, E., HUBBARD, M.D. y PETERS, W.L. 1995. Insecta Ephemeroptera, en *Ecosistemas de Aguas Continentales: Metodologías para su estudio* (eds. E.C. Lopretto y G. Tell), pp:1069-1089. Ediciones Sur, La Plata.
- DOMÍNGUEZ, E., MOLINERI, C. y PETERS, W.L. 1996. Ephemeroptera from Central and South America: New species of the *Farrodes bimaculatus* group with a key for the males. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31:87-101.
- DOMÍNGUEZ, E., HUBBARD, M.D., y PESCADOR, M. 1997. Checklist of the Ephemeroptera of South America. En *Ephemeroptera Galactica*. Laboratory of Aquatic Entomology of the Florida A&M University. On Line. Disponible: <http://www.famu.org/mayfly/scat.htm>.
- EDMUNDS, G.F. 1984. Ephemeroptera, en *An introduction to the aquatic insects of North America* (eds. R.W. Merritt y K.W. Cummins), pp: 94 -125. Second edition. Kendall /Hunt Publishing Company. Iowa.
- FLECKER, A. 1990. *Community structure in neotropical streams fish feeding guilds, disturbance and the influence of direct and indirect effects of predators on their prey*. Dissertation doctoral tesis. University of Maryland.

- FLECKER, A. 1992a.
Fish trophic guilds and organization of a neotropical stream weak direct versus strong indirect effects. *Ecology* 73:438-448.
- FLECKER, A. 1992b.
Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: Evidence from neotropical streams. *Ecology* 73 (2):438-448.
- FLECKER, A. 1996.
Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology* 77 (6):1845-1854.
- FLECKER, A. y FEIFARECK, B. 1994.
Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology* 31:131-142.
- GODOY, F. 1988.
Composición y estructura de la mesofauna Béntica de la Cuenca Alta del Río Uribante y Dorada. Táchira, Venezuela. Trabajo de Grado, Lic. Biología. Universidad de Los Andes.
 - HILSENHOFF, W.L. 1987.
An improved biotic index of organic stream pollution. *Great Lakes Entomol.* 20:31-39.
- HILSENHOFF, W.L. 1988.
Rapid field Assessment of organic pollution with a family-level biotic index. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 7 (1):65-68.
- HILSENHOFF, W.L. 1991.
Diversity and Classification of Insects and Collembola, en *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates.* pp. 593-663. Academic Press, Inc.
- HUBBARD, M.D. y PETERS, W.L. 1981.
Ephemeroptera, en *Aquatic Biota of Tropical South America. Part 1. Arthropoda* (eds. S.H. Hurlbert, R. Rodríguez y N. Díaz Do Santos), pp. 55-63. San Diego State University, San Diego California.
- HUBBARD, M.D. 1982.
Catálogo abreviado de Ephemeroptera da América do Sul. *Papéis Avulsos de Zoologia* 34: 257-282.
- KESSLER, M.K. 1980.
Estudio morfológico del tracto alimentario y su contenido en larvas de Campsurus sp. (Insecta: Ephemeroptera-Polymitarcyidae) del Lago de Valencia. Trabajo de Grado, Lic. Biología. Universidad Central de Venezuela.
 - LENAT, D.R. 1988.
Water quality assesment of stream using a qualitative collection method for benthic macroinvertebrates. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 7 (3):222-233.
- LENAT, D.R. 1993.
A biotic index for the southeastern United States: derivation and list of tolerance values, with criteria for assigning water-quality ratings. *J.N. Am. Benthol. Soc.* 12 (3):279-290.
- MARCANO, G. 1976.
Análisis de diversidad en comunidades bénticas del Río Limón, estado Aragua. Trabajo de Grado, Lic. Biología. Universidad Central de Venezuela.
- MARRERO, C., CASTILLO, O. y MACHADO, A. 1987. Primera cita del género *Traverella* Edmunds 1948 (Insecta Ephemeroptera, Leptophlebiidae), para Venezuela y comentarios preliminares acerca de la importancia del Bentos en la dieta de los peces Gymnotiformes del Río Apure. *Biollania* 5:123-128.
- ORTAZ, M. 1992.
Hábitos alimenticios de los peces de un río de montaña neotropical. *Biotropica* 24 (4):550-559.
 - PANTCHENKO, L. 1978.
Arrastre (drift) de insectos bénticos en el Río Limón, estado Aragua. Trabajo de Grado, Lic. Biología. Universidad Central de Venezuela.
- PÉFAUR, J. y DURANT, P. 1983.
Diagnóstico de los ríos andinos-venezolanos. *III Congreso Venezolano de Conservación.* Guanare del 12 al 16 de diciembre de 1983. Mimeografiado.
- PESCADOR, M.L. y PETERS, W.L. 1990.
Biosystematics of the Genus *Massartella* Lestage (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae) from South America. *Aquatic Insects* 12 (3):145-160.

- PESCADOR, M.L. y EDMUNDS JR., G.F. 1994. New genus of Oligoneuriidae (Ephemeroptera) from South America. *Annals of the Entomological Society of America* 87(3):263-269.
- PESCADOR, M.L. y RASMUSSEN., A.K. 1995. Nymphal abnormalities in *Stenacron interpunctatum* (Ephemeroptera: Heptageniidae) from the Fenholloway River, Florida, en *Current Directions in Research on Ephemeroptera* (eds. L.D. Corkum y J.J.H. Ciborowski), pp: 56-57. Canadian Scholar's Press Inc.
- PLAFKIN, J.L., BARBOUR, M.T., PORTER, K.D., GROSS, S.K. y HUGHES, R.M. 1989. *Rapid Bioassessment Protocols for Use in Streams and Rivers. Benthic Macroinvertebrates and Fish.* EPA/444/4-89/0001. Office of Water Regulations and Standards. United States Environmental Protection Agency, Washintong, DC.
- RINCÓN, J.E. 1996. *Análisis de la comunidad de insectos acuáticos en el caño Paso del Diablo. Guasare, estado Zulia.* Tesis de Doctorado. Universidad Central de Venezuela. Mimeografiado.
- SAVAGE, H.M. 1987. Two new species of *Miroculis* from Cerro de la Neblina, Venezuela with new distribution records for *Miroculis fittkaui* and *Microphlebia surinamensis* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Aquatic Insects* 9:97-108.
- SAVAGE, H.M. y PETERS, W.L. 1983. Systematics of *Miroculis* and related genera from northern South America (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Transactions of the American Entomological Society* 108:491-600.
- SEGNINI, S. y BASTARDO, H. 1995. Cambios ontogenéticos en la dieta de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) en un río andino neotropical. *Biotropica* 27:495-508.
- TRAYER, J.R. 1943. New Venezuelan may flies. *Boletín de Entomología Venezolana* 2(2):79-98.
- US.EPA (ENVIRONMENTAL PROTECTION AGENCY). 1996. *Revision to Rapid Bioassessment Protocols For Use In Streams and Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates, and Fish.* On Line. Disponible en: <http://www.epa.gov/owow/monitoring/AWPD/RBP/>. 02/06/98.
- WINEMILLER, K.C., MARRERO, C. y TAPHORN, D.C. 1996. Perturbaciones causadas por el hombre a las poblaciones de peces de los llanos y del piedemonte andino de Venezuela. *Biollania* 12:13-48.
- ZAMORA-MUÑOZ, C. y ALBA-TERCEDOR, J. 1996. Bioassessment of organically polluted Spanish rivers, using a biotic index and multivariate methods. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 15(3):332-352.