

Variación espacial de la composición y diversidad de géneros de Ephemeroptera (Insecta) en un río tropical altiandino

Belkys Pérez¹ y Samuel Segnini²

¹Dept. de Biología. Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología. Universidad de Carabobo. Arco de Bárbula, Valencia. E-mail: belperez@uc.edu.ve

²Lab. de Ecología de Insectos. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. La Hechicera. Mérida. Estado Mérida. Venezuela. E-mail: segnini@ula.ve

Resumen

PÉREZ B, SEGNINI S. 2005. Variación espacial de la composición y diversidad de géneros de Ephemeroptera (Insecta) en un río tropical altiandino. Entomotropica 20(1): 49-57.

La composición de los macroinvertebrados bentónicos en hábitats de río, está influenciada principalmente por la calidad del sustrato y la velocidad de la corriente. Los rápidos son hábitats lóticos estables, con sustratos heterogéneos y acumulación de detritus, que deben albergar comunidades más abundantes y diversas. Sin embargo en los ríos de montaña la diversidad no parece diferir entre hábitats dada la predominancia de los sustratos rocosos de variado tamaño. Con el fin de probar estas hipótesis se analizó comparativamente, la composición y la diversidad de las ninfas del orden Ephemeroptera en rápidos y remansos del Río La Picón, Estado Mérida, ubicado a 2274 msnm en el PN Sierra Nevada. Durante un año, con una frecuencia quincenal se recolectaron, mediante una red de Surber, tres muestras del bentos por cada hábitat. Conjuntamente se midió la velocidad de la corriente y se tomaron muestras de materia orgánica fina. Estas dos variables fueron significativamente diferentes a nivel de los hábitats (Mann-Whitney $P \leq 0,01$). En cuanto a los efemerópteros, en el Análisis de Componentes Principales se evidenció que la composición de géneros difirió entre rápidos y remansos, predominado en los primeros los géneros *Baetodes*, *Leptohyphes*, *Prebaetodes*, *Thraulodes* y *Andesiops*, y en los segundos *Haplohyphes*, *Farrodes*, *Trichorythodes* y *Americabaetis*. En los rápidos se observó la mayor densidad de efemerópteros (Mann-Whitney $p \leq 0,05$). La diversidad basada en números de Hill no evidenció diferencias entre ambos hábitats (Mann-Whitney: $p \geq 0,05$). En cuanto a toda la comunidad de macroinvertebrados el TWINSPLAN reveló asociaciones particulares entre taxa, para cada hábitat y para cada época de muestreo.

Palabras clave adicionales: Ephemeroptera, macroinvertebrados bentónicos, variación espacial, diversidad, composición, río de montaña, insectos acuáticos.

Abstract

PÉREZ B, SEGNINI S. 2004. Spatial variations of composition and diversity of Ephemeroptera genera in a high Andean tropical stream. Entomotropica 20(1): 49-57.

The composition of the benthic macroinvertebrates in stream habitats is influenced mainly by the quality of the substrate and the current. The riffles are stable lotic habitats, with heterogeneous substrates and detritus accumulation that should maintain abundant and diverse communities. However, in mountain streams diversity doesn't seem to differ among given habitats, by the predominance of the gravels, boulders and cobbles of varied size. With the purpose of proving these hypotheses, composition and the diversity of the nymphs of the Orden Ephemeroptera in rapids and pools of the stream La Picón, Merida State, located 2274 m above sea level into Sierra Nevada NP were analyzed comparatively. During one year, with a biweekly frequency, three samples of the benthos for each habitat were collected using Surber Net. Jointly with the sampling of the fauna, the current was measured and samples of fine organic matter were collected. Current and fine organic matter differed significantly between habitats (Mann-Whitney $P \leq 0.01$). According to PCA, for the Orden Ephemeroptera, the composition differed between riffles and pools, prevailing in the first: *Baetodes*, *Leptohyphes*, *Prebaetodes*, *Thraulodes* and *Andesiops*, and in the second *Haplohyphes*, *Farrodes*, *Trichorythodes*, and *Americabaetis*. The largest mayfly density was observed in the riffles (Mann-Whitney $p \leq 0.05$). Diversity based on numbers of Hill didn't evidence differences between both habitats (Mann-Whitney: $p > 0.05$). As for the whole macroinvertebrates community the TWINSPLAN revealed particular associations among taxa, for each habitat and for each sampling date.

Additional key words: Ephemeroptera, benthic macroinvertebrates, spatial changes, diversity, composition, mountain stream, aquatic insects.

Introducción

En los ríos, los hábitats o biotopos son las unidades homogéneas que conforman el lecho (Palmer et al. 1991).

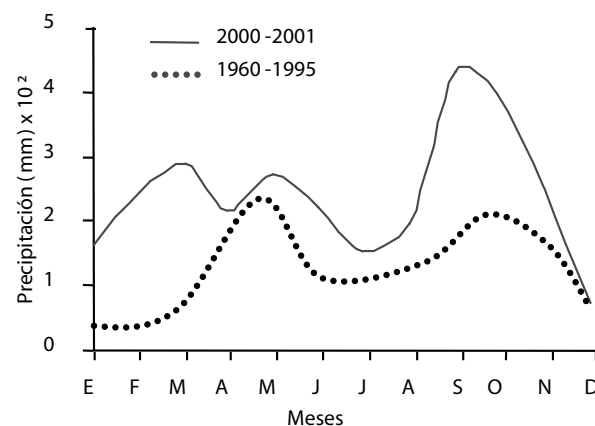
Pueden ser clasificados en rápidos, corrientes y remansos sobre la base de la composición de sustrato, la velocidad de la corriente (Pringle et al. 1988, Statzner et al. 1988,

Brown y Brussock 1991) y la materia orgánica acumulada (Allan 1995, Yule 1996a). Los hábitats que contienen sustratos de tamaño variado y que permiten la retención de detritus en los espacios intersticiales, como es el caso de los rápidos, presentan una mayor heterogeneidad (Minshall 1984) y pueden ser más resistentes al barrido producto de aumentos repentinos de la descarga o caudal, resultando así más estables (Resh et al. 1988). Por lo tanto la diversidad, la densidad y la coexistencia de los organismos deben ser altas en estos hábitats si se comparan con aquellos cuyas características físicas resulten menos heterogéneas y sean más susceptibles al barrido por efecto de la descarga, como es el caso de los remansos (Minshall 1984, Brown y Brussock 1991). Sin embargo, Allan (1995) sostiene que en los ríos de montaña la diversidad no parece diferir entre hábitats dada la predominancia de los sustratos rocosos de variado tamaño, tanto en los hábitats de rápidos como en los remansos. En este sentido, se presume que en un río de montaña la fauna bentónica presente en los hábitats de rápidos y remansos, debe diferenciarse en cuanto a la composición y la densidad, mientras que la diversidad, según Allan (1995), no debe ser diferente. Con el propósito de someter a prueba estas hipótesis nos propusimos determinar, para un grupo de organismos de la comunidad bentónica como son las ninfas de insectos del orden Ephemeroptera, los cambios espaciales en la composición, densidad y diversidad de los géneros que habitan los rápidos y los remansos de un río de montaña de los andes venezolanos. Para ello, se comparó, a lo largo de un año, la composición, densidad y diversidad de los géneros de efemerópteros entre rápidos y remansos, conjuntamente con la medición de la velocidad de la corriente y la materia orgánica entre ambos hábitats. Por último, se establecieron las relaciones entre la densidad de los géneros de efemerópteros y la densidad de los taxa más importantes del resto de la comunidad.

Materiales y Métodos

Localidad de estudio: El estudio se llevó a cabo en el Río La Picón. Este es un río de primer orden que nace en la vertiente norte de la Sierra Nevada, en la Cordillera de Mérida, en los Andes Venezolanos, localizado a lat $8^{\circ} 38'$ y long $-71^{\circ} 3'$, dentro del Parque Nacional Sierra Nevada. El sitio de muestreo fue un trecho de unos 50 m de largo ubicado a una altitud de 2274 m con un 12.5% de inclinación y un fondo formado con rocas, grava y arena. El régimen de lluvias (Figura 1) se ajustó al patrón bimodal de la zona (Chacón y Segnini 1996). Se registraron dos períodos de precipitaciones altas. El primero ocurrió entre marzo y junio y el segundo entre septiembre y noviembre. Igualmente hubo dos períodos de precipitaciones bajas, el primero, que presentó los menores valores de lluvia, se extendió entre diciembre y febrero. El segundo, con un

Figura 1. Precipitación mensual promedio para los períodos: enero 2000 a febrero 2001 y enero a diciembre 1960-1995.



volumen de precipitación mayor al del primer período, se ubicó entre julio y agosto.

Organismos: Entre marzo del 2000 y febrero del 2001, con una frecuencia quincenal, se colectaron tres muestras de macroinvertebrados con una red de Surber (área: 0.0961 m² y porosidad: 300 μ m) en cada tipo de hábitat: rápido y remanso. En total fueron 25 las fechas de muestreo. Las tres muestras colectadas para cada hábitat se consolidaron en una sola. La fauna se cuantificó en términos de densidad expresándose como número de organismos por metro cuadrado. La identificación de las ninfas de efemerópteros se efectuó hasta el nivel de género utilizando la clave de Domínguez et al (1992) y Domínguez et al. (2001), los restantes órdenes de insectos fueron identificados hasta familia o el nivel más bajo posible con ayuda de las claves de Merritt y Cummins (1996) y de Wiggins (1998) para los tricópteros.

Velocidad y Materia Orgánica: A partir del segundo muestreo de junio se midió la velocidad tanto en los rápidos como en los remansos. Con el fin de comparar si existían diferencias entre rápidos y remansos en función del tamaño de la materia orgánica, a partir de la segunda fecha de muestreo de agosto, el material colectado (hojarasca, ramitas, detritus, etc.) en ambos hábitats, se separó en dos fracciones: una *ultra gruesa* conformado por la materia orgánica retenida en un tamiz con un diámetro de abertura de 1,68 cm y otra fracción *fin* conformada por la materia orgánica retenida en un tamiz con un diámetro de abertura de 300 μ m. En el laboratorio se procedió a secar las fracciones usando una estufa a 60°C por 48 horas, determinándose posteriormente su peso seco. Luego fueron incineradas a 550 °C y se obtuvo el peso libre de cenizas (Yule 1996b).

Análisis de Datos: Para evaluar los cambios espaciales en la densidad de los géneros de efemerópteros a lo largo del ciclo anual se efectuó un Análisis de Componentes Principales (ACP) (Jongman et al 1995). Los valores de densidad se estandarizaron mediante la transformación $\log(X+1)$. Por otro parte, la diversidad en rápidos y remansos fue estimada mediante los números de Hill N_1 y N_2 (Segnini, 1995). Para la comparación estadística de éste atributo entre ambos hábitats se aplicó la prueba no paramétrica de rangos de Mann-Whitney. Por último, los cambios espaciales conjuntos de los géneros de efemerópteros y los otros grupos de macroinvertebrados se evaluaron mediante el TWINSPLAN (Two Indicator Species Analysis, Hill 1979) el cual clasifica y ordena un conjunto de sitios de acuerdo a su composición de taxa. Este método también se empleó para evaluar la asociación entre los taxa de la comunidad de macroinvertebrados a través del tiempo y el espacio.

Resultados

Para el orden Ephemeroptera se encontraron a lo largo del año de estudio, tres familias y nueve géneros, siendo el género *Baetodes* el de mayor abundancia relativa (Figura 2).

La comparación de la velocidad de la corriente (Figura 3) y la fracción fina de la materia orgánica (MOF) (Figura 4) entre los rápidos y los remansos, mostró que estas variables resultaron significativamente diferentes ($p \leq 0,05$) (Mann-Whitney: $U_{obs} = -34$ y $U_{obs} = 11$ respectivamente). Al comparar la materia orgánica total (MOT) sin fraccionar y la materia orgánica ultragruesa (MOUG), no se encontraron diferencias significativas entre ambos hábitats (Figura 4) (Mann-Whitney: $Z_{obs} = 0,3$ y $U_{obs} = 83$; $p \geq 0,05$, respectivamente). Por el contrario, el cociente materia orgánica fina sobre materia orgánica ultra gruesa (MOF/MOUG) sí resultó diferente ($U_{obs} = 21$; $p \leq 0,05$) (Figura 5). De acuerdo a los resultados, los hábitats de rápidos del río La Picón se caracterizaron por poseer velocidades de la corriente del agua relativamente altas y una menor cantidad de materia orgánica fina. En contraste, en los remansos la velocidad de la corriente es menor, pero con una mayor acumulación de materia orgánica fina. La materia orgánica ultra gruesa no pareció diferir entre ambos hábitats.

Los resultados del ACP (Figura 6) muestran que los hábitats de rápidos y remansos se separan claramente. La casi totalidad de los puntos de muestreo que corresponden a los remansos se encuentran en la mitad izquierda del gráfico, mientras que los puntos correspondientes a los rápidos se ubican en el lado derecho. El primer eje de ordenamiento absorbió cerca del 43% de la varianza total y se correlacionó positivamente con la densidad de los géneros *Baetodes* Needham y Murphy 1924, *Leptohyphes* Eaton, 1892,

Figura 2. Distribución porcentual de las ninfas de los géneros de Ephemeroptera presentes en el río La Picón.

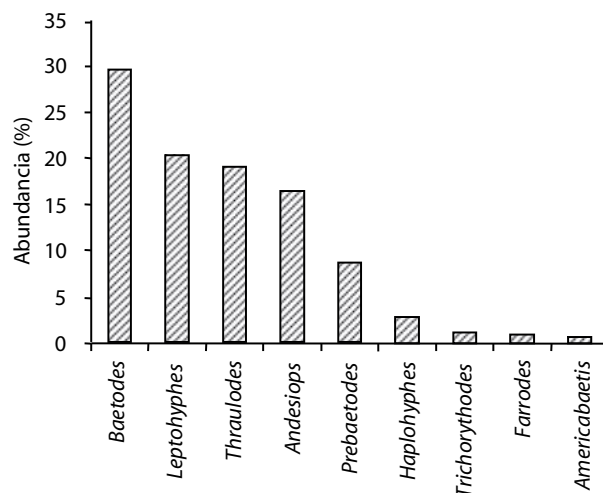
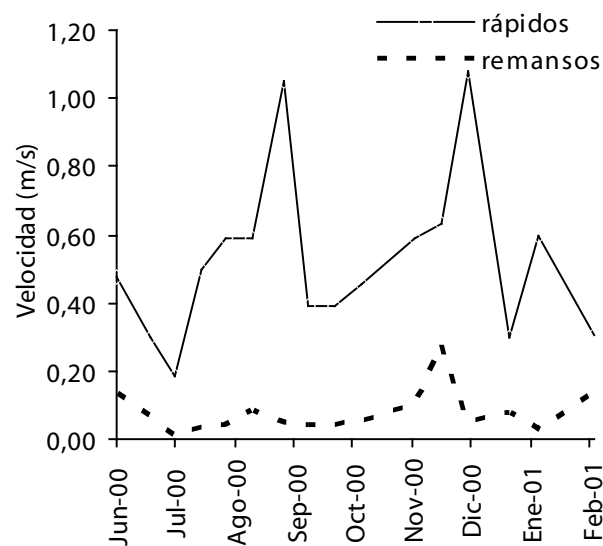


Figura 3. Valores de velocidad de la corriente en hábitats de rápidos y de remansos en el Río La Picón, durante el periodo de muestreo de agosto 2000 a febrero 2001.



Prebaetodes Lugo-Ortiz y McCafferty 1996, *Thraulodes* Traver 1946 y *Andesiops* Lugo-Ortiz y McCafferty 1999 (Tabla 1). Tales resultados muestran que la densidad de estos géneros fue mucho mayor en los rápidos que en los remansos. El segundo eje de ordenamiento extrajo cerca de un 30% de la variación total y se correlacionó negativamente con la densidad de los géneros *Haplohyphes* Allen 1966, *Farrodes* Peters 1971 y *Trichorythodes* Ulmer, determinando la separación de la mayoría de los puntos de muestreo asociados con los remansos. También se evidencia de los resultados del ACP que estos últimos géneros

Figura 4. Valores de materia orgánica en hábitats de rápidos y remansos del Río La Picón durante el período de muestreo de agosto 2000 a febrero 2001. MOT= Materia Orgánica Total, MOUG= Materia Orgánica Ultra Gruesa y MOF= Materia Orgánica Fina.

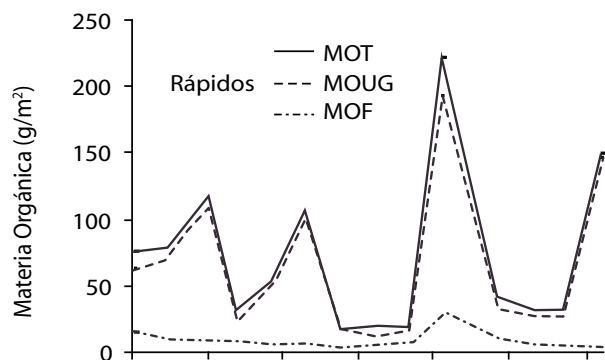
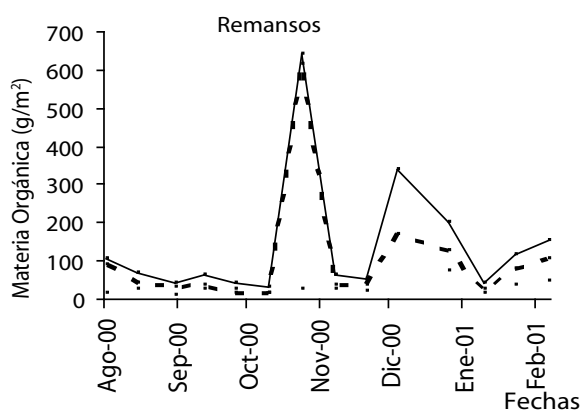


Figura 5. Coeficiente de materia orgánica fina (MOF) sobre materia orgánica ultra gruesa (MOUG), para cada hábitat (rápidos y remansos) del Río La Picón. Barras blancas= remansos, barras negras= rápidos



alcanzan densidades relativamente altas en los remansos sólo en ciertas fechas. En cuanto al género *Americabaetis* Kluge 1992, este presentó muy baja densidad únicamente en los remansos y en unas pocas fechas, por lo que no se incluyó en el análisis.

En vista de los resultados arrojados por el análisis de componentes principales, se compararon mediante la prueba de rangos de Mann-Whitney, la densidad total de efemerópteros entre los dos tipos de hábitats, la cual fue significativamente superior en los rápidos ($Z_{obs} = -4.49, p \leq 0.05$), según se aprecia en la Figura 7, donde se observa que este hábitat es el que más contribuyó a la densidad total de efemerópteros.

No se observaron diferencias significativas entre rápidos y remansos en función de la diversidad de los géneros,

Tabla 1. Valores de Correlación (Pearson) para los géneros de Ephemeroptera con los dos primeros componentes del Análisis de Componentes Principales (ACP)

Géneros	1er. Componente	2do. Componente
<i>Prebaetodes</i>	0,838*	-0,169
<i>Andesiops</i>	0,697*	-0,387
<i>Baetodes</i>	0,867*	0,188
<i>Leptohyphes</i>	0,794*	-0,109
<i>Haplohyphes</i>	-0,431	-0,726*
<i>Trichorythodes</i>	-0,136	-0,865*
<i>Thraulodes</i>	0,774*	-0,363
<i>Farrodes</i>	-0,216	-0,856*
Varianza acumulada	42,778%	29,568 %

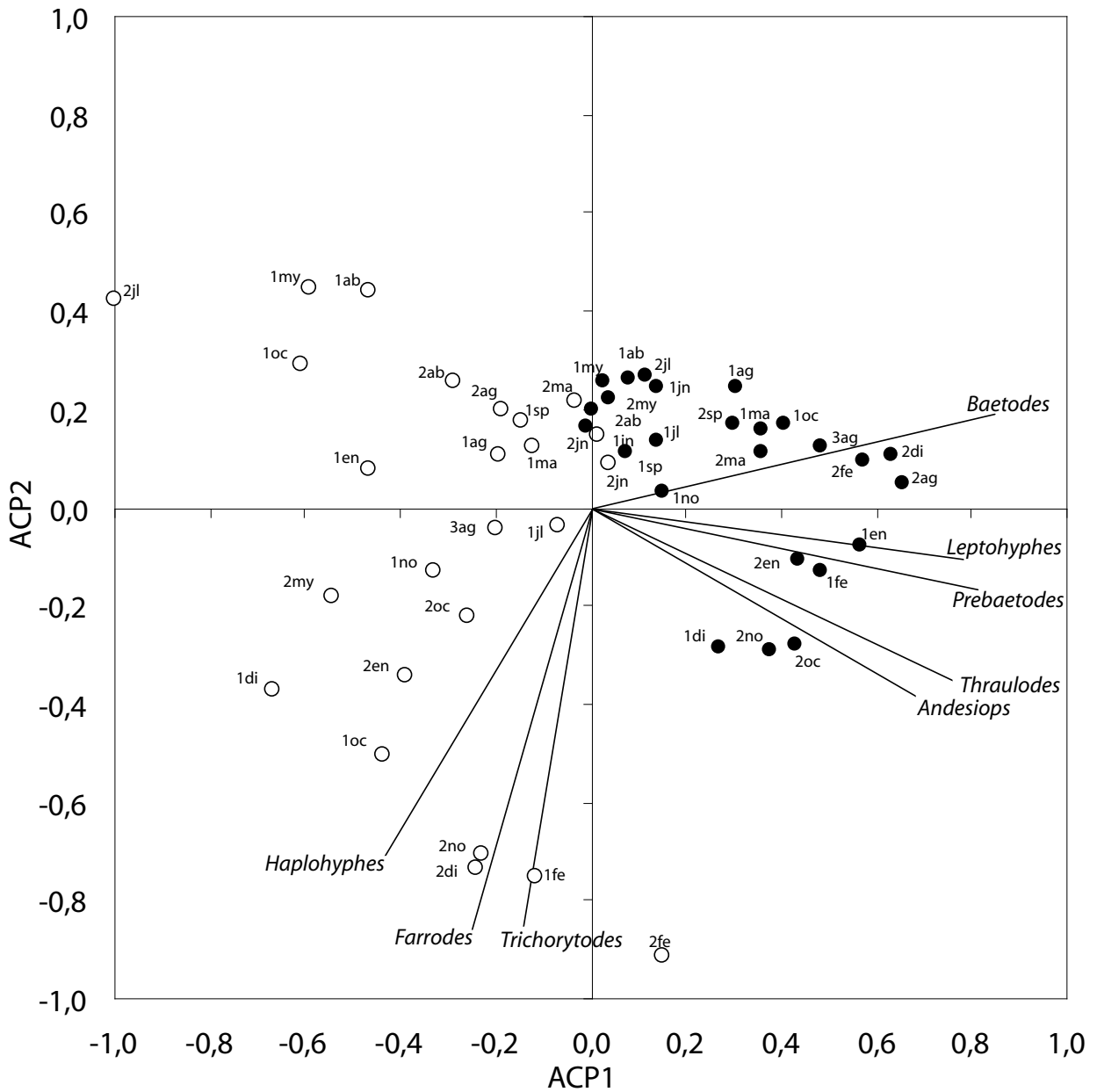
* $p \leq 0,001$

para cada fecha de muestreo, (Mann-Whitney: $Z_{obs} = -1.68, p > 0.05$). En ambos hábitats la diversidad aumentó a partir del segundo período de precipitación alta, aunque con pequeñas caídas probablemente relacionadas con aumentos de precipitación (Figura 8).

Con el propósito de comparar la composición de toda la comunidad de macroinvertebrados, tanto en los rápidos como en los remansos, se aplicó un TWINSpan (Figura 9). Se obtuvo una clara separación entre rápidos y remansos, con la excepción de tres fechas correspondientes a remansos que fueron agrupadas con los rápidos en la primera división. Este grupo resultó ser más heterogéneo, pues nunca se logró una separación de los tres remansos antes señalados del resto de los rápidos en las siguientes divisiones. Tal resultado indica que estos remansos presentaron una composición similar a la de algunos rápidos, probablemente por efecto de las precipitaciones. Los taxa indicadores que mostraron preferencias por los rápidos en la primera división (grupo a la izquierda) fueron *Baetodes*, *Prebaetodes* (Ephemeroptera), Simuliidae (Diptera), *Smicridea* y Glossosomatidae (Trichoptera). Mientras que los taxa indicadores que mostraron preferencia por los remansos fueron *Haplohyphes* (Ephemeroptera) y Chironomiini (Diptera, Chironomidae).

Con el fin de encontrar las posibles asociaciones entre los efemerópteros y el resto de taxa que componen a la comunidad de macroinvertebrados del río La Picón, se usó el TWINSpan. En primer lugar, se obtuvieron dos grandes grupos, uno de ellos ubicado en la mitad superior de la Figura 10 (por encima de la línea punteada), el cual está constituido por taxa que mostraron mayores

Figura 6. Análisis de Componentes Principales. Ordenamiento de las fechas de muestreo que corresponde a los hábitats de rápidos (círculos negros) y remansos (círculos blancos). En la nube de puntos los números 1 y 2 corresponden al primer y segundo muestreo respectivamente y las letras corresponden al mes de muestreo



densidades en los hábitats de rápidos. El otro gran grupo ubicado en la mitad inferior, concentró a aquellos taxa que mostraron preferencias por los remansos.

Las divisiones posteriores de ambos grupos, dieron origen a grupos más pequeños los cuales evidenciaron asociaciones específicas entre determinados taxa. Por lo tanto se presume una estrecha relación en cuanto a presencia y

densidad entre los efemerópteros y aquellos taxa con los que se encuentran estrechamente asociados.

Discusión

De acuerdo a los resultados encontrados, la comparación entre los rápidos y los remansos del río La Picón, mostró que los primeros se caracterizaron por presentar corrientes

Figura 7. Densidad de efemerópteros en rápidos y remansos del río La Picón, durante el período de muestreo.^{oo}

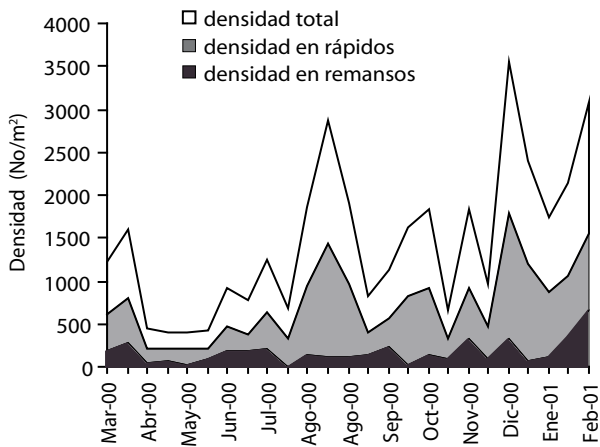
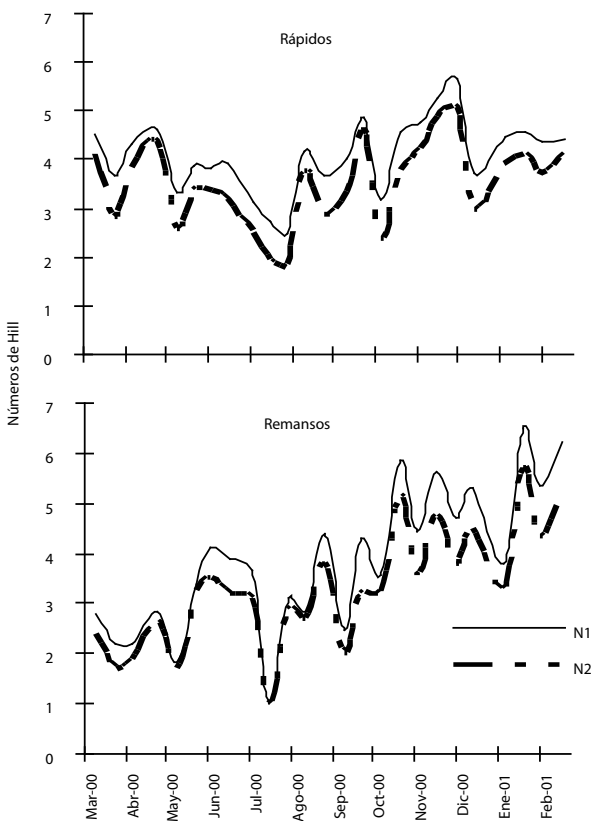


Figura 8. Diversidad en rápidos y remansos del Río La Picón (Números de Hill N_1 y N_2).

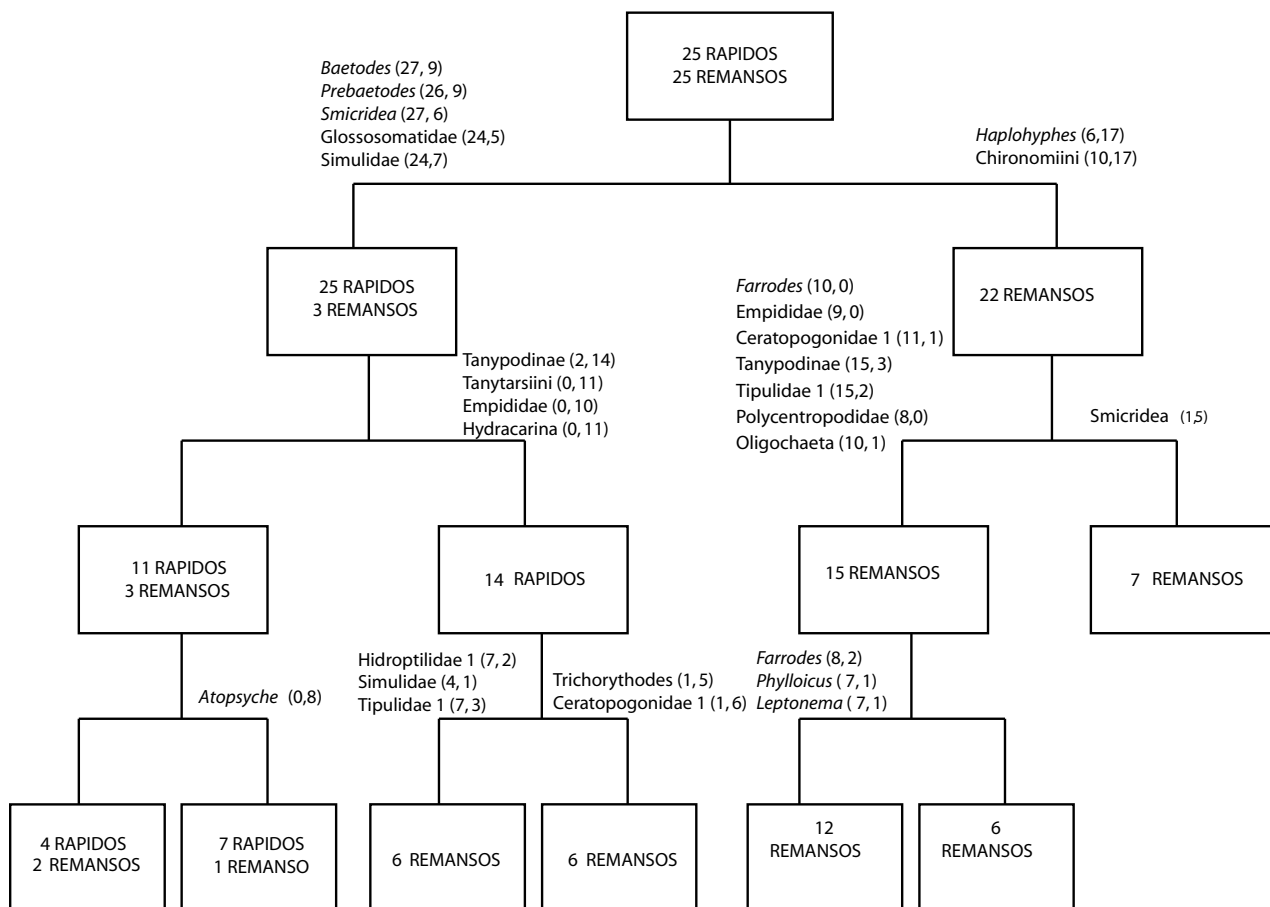


con mayor velocidad y una mayor acumulación de materia orgánica gruesa, proveniente en su mayoría de tejidos vegetales. Por su parte, los remansos acumularon mayor cantidad de materia orgánica fina. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Arunachalam (1991), Scarsbrook y Twonsend (1993), Brewin et al. (1995), Yule (1996a) para ríos tropicales.

En cuanto a las ninfas de efemerópteros, éstas son más abundantes en los rápidos, tanto en las épocas de precipitaciones altas como las épocas de precipitaciones bajas, siendo predominantes los géneros *Baetodes*, *Thraulodes*, *Leptohyphes*, *Andesiops* y *Prebaetodes*. Mientras que, en los remansos es mayor la densidad de los géneros *Trichorythodes*, *Haplohyphes*, *Farrodes* y *Americabaetis*. En los ecosistemas lóticos los géneros de efemerópteros pueden encontrarse en hábitats con una variedad de condiciones, en cuanto a sustrato, materia orgánica y velocidad de la corriente. En este sentido, *Baetodes* es comúnmente encontrado en hábitats con fondos rocosos, abundante hojarasca, y aguas rápidas; *Thraulodes*, por ser buen nadador, habita tanto en zonas de aguas rápidas como lentas, con fondos rocosos o arenosos; *Leptohyphes* se encuentra en hábitats con fondos rocosos o arenosos, que contienen hojarasca y demás restos de materia orgánica ultra gruesa, y con poca velocidad de la corriente del agua; *Trichorythodes* habita fondos rocosos, arenosos o fangosos y el agua debe ser de buena calidad (Zúñiga et al. 1997, Segnini et al. 2003). Por su parte, *Haplohyphes* se encuentra en hábitats con abundante hojarasca y presencia de cantos rodados (Zúñiga et al. 1997). *Farrodes* se encuentra en ríos con aguas bien oxigenadas, con fondos arenosos o con presencia de cantos rodados de variado tamaño que permiten la formación de paquetes de hojarasca (Segnini et al. 2003). *Andesiops* es característico de ríos y arroyos fríos de los Andes y *Americabaetis* se encuentra en diferentes tipos de ríos y generalmente asociado a vegetación (Domínguez et al. 2001)

No obstante haber observado diferencias entre los rápidos y los remansos en cuanto a la densidad de las ninfas de efemerópteros, la diversidad de géneros no mostró diferencias entre los dos hábitats. Allan (1995) expuso que los hábitats con predominancia de sustratos rocosos (rápidos) de variado tamaño, deben tener mayor diversidad de especies que los hábitats con sustratos arenosos (remansos), pero si ambos contienen grava, las diferencias en la diversidad son realmente muy bajas. Según Statzner et al. (1988) es común que en los ríos de montaña los remansos presenten además de arena y grava, cantos rodados de variados tamaño, lo cual los hace hábitats más heterogéneos. Además, tal sustrato a su vez puede permitir la retención del detritus ante ciertos aumentos en la descarga. Todas estas características hacen de los remansos áreas disponibles para todos los géneros, a excepción de

Figura 9. TWINSPLAN. Clasificación de rápidos y remansos del Río La Picón, basada en la densidad de los taxa presentes en la comunidad bentónica.



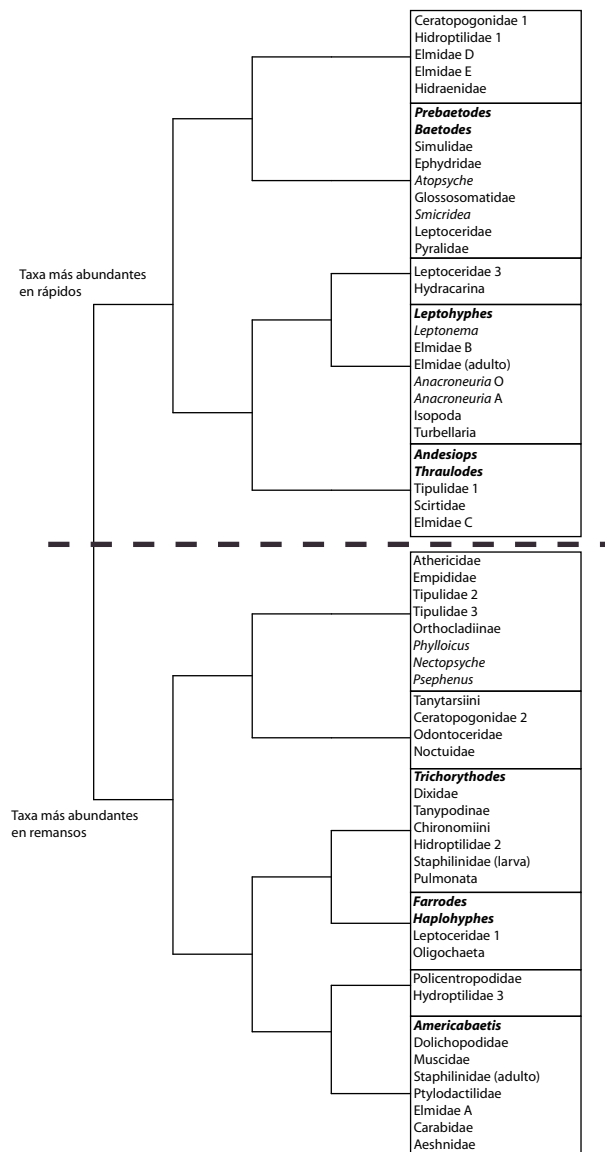
Baetodes cuya presencia en este hábitat pudo ser accidental dada su baja frecuencia de aparición. Aun cuando la densidad de los efemerópteros disminuye marcadamente en las épocas de mayor precipitación, tanto en los hábitats de remansos como en los hábitats de rápidos, la proporción de individuos por géneros parece permanecer más o menos invariable a lo largo del ciclo anual, lo que explicaría por qué la diversidad basada en los géneros no muestra diferencias significativas ni en el tiempo, ni en el espacio.

La situación antes descrita se mantuvo también para toda la comunidad de macroinvertebrados bentónicos. Los rápidos y los remansos se diferencian en cuanto a composición y densidad de los taxa que los habitan. Se puede pensar que esta situación deriva de la poca resistencia de los remansos a los aumentos considerables en la descarga, producto de las altas precipitaciones. Contrariamente los rápidos mantienen durante mucho más tiempo la composición faunística a pesar de las altas descargas. Esta propiedad de los rápidos de mantener una fauna más estable en términos de su composición y densidad, debe resultar de la mayor

resistencia de su sustrato a las alteraciones ocasionadas por ciertos aumentos del caudal.

En cuanto a la composición faunística, los remansos están caracterizados por una mayor densidad de los géneros *Leptohyphes*, *Trichorythodes*, *Farrodes* y *Haplohyphes* del orden Ephemeroptera; las familias Empididae, Tipulidae (morfo tipos 1 y 2), Chironomidae (Tanypodinae, Chironominae, Orthocladiinae, Tanytarsiini), Ceratopogonidae (morfo tipo 2) del orden Diptera; la familia Polycentropodidae del orden Trichoptera, y otros macroinvertebrados bentónicos como Oligochaeta (Annelida) e Hydracarina (Arcanida). Todos estos taxa característicos de remansos tienen en común que aparentemente pertenecen al grupo funcional filtradores-colectores (Wallace y Merritt 1980, Cummins y Merritt 1996), cuya principal fuente de alimento es la materia orgánica particulada fina y/o el detritus que abunda en los remansos. Sin embargo, Tanypodinae es una excepción dentro del grupo, pues esta subfamilia de Chironomidae puede actuar como depredador de pequeños dípteros y/o quironómidos (Cummins y Merritt 1996), por lo

Figura 10. Asociación de los macroinvertebrados presentes en el Río La Picón durante el muestreo, utilizando el TWINSpan.



que necesariamente su alimento debe abundar en estos hábitats.

Los rápidos están caracterizados por los géneros del orden Ephemeroptera: *Prebaetodes*, *Baetodes*, *Leptohyphes*; la familia Simuliidae del orden Díptera; los géneros *Atopsyche*, *Leptonema*, *Smicridea* y la familia Glossosomatidae del orden Trichoptera; y por último el género *Anacroneuria* (morfotipos A y O) del orden Plecoptera. La mayoría de estos taxa pertenecen al grupo funcional de los colectores-filtradores, a excepción de *Anacroneuria* el cual es un depredador (Cummins y Merritt 1996). Las observaciones de campo y las referencias bibliográficas permiten

establecer que *Anacroneuria* sólo sobrevive en hábitats de corrientes muy rápidas y con aguas muy limpias. Este plecópetera, al igual que la mayoría de efemerópteros, es un buen indicador de la calidad del agua. También las observaciones de laboratorio demuestran que *Anacroneuria* puede ser alimentado con efemerópteros, por lo que estos últimos deben ser uno de los alimentos más consumidos dentro del ecosistema natural (Dudgeon 1996, Peckarsky et al. 2001).

En el río La Picón *Anacroneuria* (Plecoptera, Perlidae) parece ser el depredador invertebrado más importante dentro de la comunidad bentónica, pues presentó densidades relativamente altas. En los períodos en los que las precipitaciones fueron mínimas, el aumento de sus densidades fue importante. Posiblemente, esto sea determinante para el eventual papel regulador que debe ejercer *Anacroneuria* sobre la distribución espacial y las densidades de las especies depredadas, durante la época de baja precipitación.

Agradecimientos

Agradecemos al FONACIT y al CDCHT (Proyectos C-562-99 y C-104-00-01-EM-CDCHT, respectivamente) quienes financiaron parcialmente esta investigación. A Ingrid Correa y José Elex Rondón, por su ayuda en el campo y a Marleny Chacón por su colaboración en la identificación de los géneros de Ephemeroptera.

Referencias

ALLAN DJ. 1995. Stream ecology. structure and function. Chapman y Hall. London.

ARUNACHALAM M, MADHUSOODANAN KC, VIJVERBERG J, KORTMULDER K, SURIYANARAYANAN H. 1991. Substrate selection and seasonal variation in density of invertebrates in stream pools of a tropical river. *Hydrobiologia* 231:141-148.

BREWIN PA, NEWMAN TM, ORMEROD SJ. 1995. Patterns of macroinvertebrate distribution in relation to altitude, habitat structure and land use in streams of the Nepalese Himalaya. *Archives fur Hydrobiologie* 135:79-100.

BROWN AV, BRUSSOCK PP. 1991. Comparisons of benthic invertebrates between riffles and pools. *Hydrobiologia* 220:99-108.

CUMMINS KW, MERRITT RW. 1996. Ecology and distribution of aquatic insects. In: Merritt R. W., y Cummins K. W. (eds). An introduction to the aquatic insect of North America. 3th edition. Publishing Company. USA, 74-95 pp.

- DOMÍNGUEZ E, HUBBARD MD, PESCADOR ML, MOLINERI C. 2001. Capítulo I: Ephemeroptera. In: Fernández HR, Domínguez E. (eds.): Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos. Serie: Investigaciones de la Universidad Nacional de Tucumán. Subserie: Ciencias Exactas y Naturales. Tucuman, Argentina, 17-54 pp.
- DUDGEON D. 1996. The life history, secondary production and microdistribution of *Ephemerella* spp. (Ephemeroptera: Ephemeridae) in a tropical forest stream. *Archivos fur Hydrobiologie* 135:473-483.
- JONGMAN RHG, TER BRAAK CJF, VAN TONGEREN OFR. 1995. *Data Analysis in Community and Land Landscape Ecology*. Cambridge University Press
- HILL MO 1979. TWINSPAN - A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University. Ithaca, New York.
- MERRITT RW, CUMMINS KW. 1996. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 3th Edition. Kendall/Hunt Publishing Company. USA.
- MINSHALL WG. 1984. Aquatic insect-substratum relationships. In: Resh VH, Rosenberg DM (eds.). *The Ecology of aquatic insects*. New York, USA: Praeger Publisher, 358-400 pp.
- PALMER CG, O'KEEFFE JH, PALMER AR. 1991. Are macroinvertebrate assemblages in the Buffalo River, southern Africa, associated with particular biotopes? *Journal of North America Benthological Society* 10:349-357.
- PECKARSKY BL, TAYLOR BW, MCINTOCH AR, MCPEEK MA, LYTLE DA. 2001. Variation in mayfly size at metamorphosis as a developmental response to risk of depredation. *Ecology* 82:740-757.
- PRINGLE CM, NAIMAN RJ, BRETSCSKO G, KARR JR, OSWOOD MW, WEBSTER JR, WELCOMME RL, WINTERBOURN MJ. 1988. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of North America Benthological Society* 7:503-524.
- RESH VH, BROWN AV, COVICH AP, GURTZ ME, LI HW, MINSHALL GW, REICE SR, SHELDON AL, WALLACE BJ, WISSMAR RC. 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of North America Benthological Society* 7:433-455.
- SCARSBROOK MR, TOWNSEND CR. 1993. Stream community structure in relation to spatial and temporal variation: a habitat templet study of two contrasting New Zealand streams. *Freshwater Biology* 29:395-410.
- SEGNI NI S. 1995 Medición de la Diversidad de Especies. En Alonso, M., ed. *La Biodiversidad Neotropical y la amenaza de las extinciones*. Cuadernos de Química Ecológica N° 4. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela. 95-118 pp.
- SEGNI NI S, CHACÓN MM, DOMINGUEZ E. (2003). Clase Insecta Orden Ephemeroptera. En: Aguilera M, Azocar A, Gonzalez E. (eds.). *Diversidad Biológica en Venezuela*. CONICIT-Fundación Polar. Caracas.
- STATZNER B, GORE JA, RESH VH. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of North America Benthological Society* 7:307-360.
- WALLACE BJ, MERRITT RW. 1980. Filter-feeding ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*. 25: 103-132.
- WIGGINS GB. 1998. *Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera)*. 2nd Edition. University of Toronto Press. USA.
- YULE CM. 1996a. Spatial distribution of the invertebrate fauna of an aseasonal tropical stream on Bougainville Island, Papua New Guinea. *Archivos fur. Hydrobiologie* 137:227-249.
- YULE CM. 1996b. Trophic relationships and food webs of the benthic invertebrate fauna of two aseasonal tropical streams on Bougainville Island, Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology* 12:517-534.
- ZUÑIGA CMC, ROJAS HAM, MOSQUERA AS. 1997. Biological aspects of Ephemeroptera in rivers of southwestern Colombia (South America). In: Landolt P. y Sartori M. (eds.). *Ephemeroptera y Plecoptera: Biology - Ecology - Systematics*. MTL. Fribourg, 261-268 pp.