

Temperatura y emergencia diaria de siete géneros de Ephemeroptera (Insecta) en un río de la Selva Nublada de los Andes Tropicales

María M. Chacón, Samuel Segnini & Daniela Briceño

Laboratorio de Ecología de Insectos, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Núcleo “Pedro Rincón Gutiérrez”, La Hechicera, Mérida 5101, Venezuela; machacon@ula.ve, segninis@ula.ve, danielatin@gmail.com

Recibido 26-I-2015. Corregido 23-VII-2015. Aceptado 25-VIII-2015.

Abstract: Temperature and daily emergence of seven genera of Ephemeroptera (Insecta) in a cloud forest stream of tropical Andes. Daily emergence of mayflies in Neotropical rivers and their causes have been poorly studied. In temperate zones, this process is better known and attributed to several factors. In this work, we studied the daily emergence of subimagines of several Ephemeroptera genera in La Picón River of a Venezuelan Andean cloud forest and its relation with changes of environmental temperature. Four emergence traps were placed along a reach of 50 m of the stream, each one was examined each two hours in a 24 hr cycle to capture the newly emerged subimagos. This procedure was repeated for eight dates between November-2007 and February-2008 for a total of 32 observations in each sampling hour. The subimagos were reared to adults and identified to genus. The relative density of emergence per trap was calculated for each genus and sampling hour. Water and air temperature were measured each hour during the daily cycle of observation, and the averages of temperature and hour-degrees of air and water were calculated for each hour from the eight dates studied. Seven genera were identified: *Leptohyphes* Eaton, 1882 and *Haplohyphes* Allen 1966 (Leptohiphidae); *Prebaetodes* Lugo-Ortiz and McCafferty, 1996, *Andesiops* Lugo-Ortiz and McCafferty, 1999, *Baetodes* Needham and Murphy, 1924 and *Americabaetis* Kluge, 1992 (Baetidae); and *Thraulodes* Ulmer, 1920 (Leptophlebiidae); being the more abundant *Leptohyphes* (38.4 %) and *Thraulodes* (20.5 %). The emergence occurred between 11:00 am and 23:00 pm showing the following: a) an emergence initiated during daylight hours by organisms of *Leptohyphes*, *Prebaetodes* and *Haplohyphes*; b) a nocturnal emergence, in *Thraulodes*, *Andesiops*, *Baetodes* and *Americabaetis*; and c) two peaks: one diurnal produced by *Leptohyphes* and other nocturnal with predominance of *Thraulodes*. These results are the first records on the diurnal daily emergence in *Andesiops*, *Prebaetodes*, *Americabaetis*, *Haplohyphes*, and *Leptohyphes*, as well as the nocturnal emergence in *Thraulodes*. It was evidenced that *Leptohyphes*, with small nymphs (average head width = 1.05 mm) needed to accumulate less hour-degrees to initiate the emergence than those required by *Thraulodes* whose nymphs are larger (average head width = 2.01 mm). This disparity in the emergence energy requirements must be consequence of differences between the sizes of mature nymphs of both genera; facts which rely on the constancy of sizes shown by these taxa along an altitudinal-thermal gradient and the little daily and seasonal variability of water temperature in La Picón River. In the daily lapse when the emergence occurred, the air and water average temperatures were higher than those registered in the no-emergence lapse; therefore; it is suggested that during the daily lapse, when this process occurs, the environment is thermally favorable for the emergence of subimagos and their survival out of water. Rev. Biol. Trop. 64 (1): 117-130. Epub 2016 March 01.

Key words: mayflies, daily emergence, air and water temperature, tropical stream, Venezuela.

Los adultos de los insectos acuáticos tienen gran importancia en la transferencia de energía en los ambientes terrestres. Al actuar como presas, depredadores o por sólo reproducirse, subsidian energéticamente las cadenas

alimenticias terrestres (Wesner, 2012). Gran parte de la transferencia de biomasa hacia los ecosistemas terrestres lo hacen los adultos de los insectos acuáticos después que emergen del agua. Por ejemplo, una revisión de los datos de

producción secundaria de 18 poblaciones de insectos acuáticos demostró que la biomasa de los adultos emergentes representa aproximadamente el 24 % de la producción secundaria anual de toda la población (Statzner & Resh, 1993). Por tanto, el traslado de esta fracción de biomasa hacia el medio terrestre depende de una emergencia exitosa de los adultos. Sin embargo, es en la etapa adulta, cuando los individuos quedan más expuestos a la acción de depredadores o a la inclemencia de determinados factores ambientales (Brittain, 1982), cuyos efectos pueden reflejarse negativamente en el potencial reproductivo de la población y su posterior incorporación a la dinámica ecológica de los ecosistemas terrestres. En consecuencia, el conocimiento de la emergencia de los insectos acuáticos y de los factores que lo regulan es importante para comprender parte de los mecanismos de transferencia de energía que determinan y condicionan la estructura y funcionamiento de los ecosistemas terrestres y acuáticos. El presente trabajo tiene como objetivo general contribuir a ampliar el conocimiento sobre el proceso de emergencia de los insectos del orden Ephemeroptera en ríos tropicales de alta montaña.

La emergencia de adultos en las especies de Ephemeroptera se presenta en periodos bien definidos a lo largo del ciclo diario. Algunas especies emergen en la noche y otras emergen durante el día (Edmunds & Edmunds, 1980; Brittain, 1982). Esta periodicidad en la emergencia diaria de los efemerópteros ha sido atribuida, entre otros, a factores como la temperatura ambiente, la depredación, el fotoperiodo, las fases lunares y la hidrología, siendo la temperatura el factor que más atención ha recibido por su efecto sobre el crecimiento y desarrollo de los insectos acuáticos (Brittain, 1979; Sweeney & Vannote, 1981; Ward & Stanford, 1982; Sweeney, 1984; Wright & Matice, 1985; Anderson & Wallace, 1996; Watanabe, Hata, Hisaeda, Hoshi, & Ishiwata, 1998; Gregory, Beesley, & Van Kirk, 2000; Chadwick & Feminella, 2001; Harper & Peckarsky, 2006; Li, Johnson, & Sobota, 2011; Ivković, Miliša, Previšić, Popijač, & Mihaljević, 2013). Todos

estos estudios corresponden a la zona templada donde los ambientes acuáticos están sometidos a variaciones pronunciadas de temperatura a lo largo del ciclo diario y del año. Contrariamente para el neotrópico, donde son escasos los estudios sobre la emergencia de efemerópteros, los cuerpos de agua mantienen una relativa estabilidad térmica, diaria y estacional, con excepción de los que están a gran altitud, donde la temperatura ambiente puede tener un amplio rango de variación diaria (Jacobsen, 2008). En este sentido, nuestro estudio tuvo como propósito específico, describir la secuencia diaria de emergencia de varios géneros de Ephemeroptera en un río de una selva nublada montana alta tropical en los Andes venezolanos, y evaluar sus posibles relaciones con los cambios diarios de la temperatura ambiente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio se realizó en el Río La Picón, un río de primer orden de aproximadamente 3.3 km de longitud, con una pendiente promedio de 35 %, entre su nacimiento a 3 300 m de altitud en la vertiente norte del Pico Humboldt y su confluencia con el Río El Oro a 2 200 m. Presenta un fondo de rocas, piedras y arena, con aguas claras y oxigenadas. La mayor parte de su recorrido está dentro del Parque Nacional Sierra Nevada (Mérida, Venezuela) en una selva nublada, por lo cual presenta un excelente estado de conservación. Para estudiar la emergencia de los Ephemeroptera, seleccionamos un tramo del río de 50 m, a una altitud de 2 250 m (8°37'00" N - 71°1'00" W), con 4 % de pendiente. El régimen de precipitación de la zona es bimodal, con un máximo en mayo y otro en octubre. La temperatura ambiente, en promedio varía anualmente entre 9.7 y 14.1 °C (Aranguren, Andressen, & Henao, 2012); y la temperatura del agua en el Río La Picón, en horas diurnas varía entre 11-13.5 °C (Segnini & Chacón, 2005) y su variación anual es de 10.0-12.6 °C (Pérez & Segnini, 2010).

Muestreo y registro de la temperatura ambiente: Para capturar los subimagos recién

emergidos usamos trampas de emergencia piramidales, cuyo diseño y procedimiento de muestreo fue adaptado de Smock (1996). Cada trampa abarcó una superficie de muestreo de 1.0 m² y una altura hasta el vértice de 1.30 m; las caras laterales estaban cubiertas con una malla de tela (poro = 1 mm de diámetro), y la parte central de una de estas caras llevaba una cremallera que se extendía desde la base al vértice para facilitar la recolección de los insectos en el interior de la misma. Cada trampa se sostenía sobre tres flotadores construidos con bolas de poliestireno ($\Phi = 10$ cm), que la mantenía suspendida en la superficie del agua. Cuatro trampas eran colocadas a lo largo del tramo del río seleccionado, manteniendo una distancia de 10 m entre ellas. Este procedimiento se repitió en ocho fechas, entre noviembre-2007 y febrero-2008. En cada fecha, las trampas se colocaron por 24 hr, instalándolas a las 05:00 am de un día y retirándolas a la 05:00 am del día siguiente inmediatamente después del último muestreo. El primer registro de la emergencia diaria se hacía dos horas después de haber instalado las trampas; así, cada trampa era examinada cada dos horas, entre las 07:00 am de un día y las 05:00 am del día siguiente; de esta manera, en un día de trabajo, las trampas fueron examinadas en 12 ocasiones: 07:00 am, 09:00 am, 11:00 am, 13:00 pm, 15:00 pm, 17:00 pm, 19:00 pm, 21:00 pm, 23:00 pm, 01:00am, 03:00 am y 05:00 am. En cada hora de muestreo recolectamos y registramos el número de subimagos recién emergidos en cada trampa. Para ello, ingresábamos al interior de la misma y procedíamos a la captura de los individuos usando directamente los envases de cría y sin tocar las alas. Los subimagos fueron criados hasta adulto en el laboratorio. En total se hicieron 384 observaciones (4 trampas x 12 horas x 8 fechas).

En cada fecha en que se registró la emergencia de subimagos, también fue medida en el sitio la temperatura del agua y del aire, de manera puntual con un termómetro digital (± 0.1 °C), cada hora durante las 24 horas que las trampas estuvieron funcionando.

Identificación de ninfas, subimagos y adultos: Los adultos de Ephemeroptera criados en el laboratorio desde los subimagos los identificamos hasta género usando la clave de Domínguez, Molineri, Pescador, Hubbard y Nieto (2006). Cuando los subimagos no completaron su desarrollo hasta adulto, o los adultos, especialmente las hembras, no pudieron ser identificados con las claves existentes, la identificación la efectuamos por comparación con subimagos o adultos criados en el laboratorio desde ninfas maduras recolectadas en el mismo sitio de muestreo de la emergencia. Estos subimagos o adultos fueron identificados con la clave de Domínguez et al. (2006).

Cría de ninfas: En el laboratorio, cada ninfa madura era colocada en un pequeño vaso plástico (10.7 cm de altura, 5.5 cm de diámetro en la base y 7 cm de diámetro en la boca). En la mitad inferior de cada vaso abrimos dos pequeñas ventanas rectangulares y opuestas, protegidas con una red (poro = 1 mm de diámetro), que permitía el flujo de agua, sin el escape de la ninfa. En cada vaso, junto con la ninfa, colocamos una pequeña piedra con perifiton, como alimento; luego se le ponía una tapa semicónica con un orificio central ($\Phi = 2$ cm) y una pequeña rama que atravesaba este orificio y sobresalía del vaso para ayudar a la emergencia del subimago. Para evitar el escape de éste cubrimos la tapa con una bolsa hecha con la misma red antes descrita. Los vasos una vez preparados eran sumergidos hasta la mitad de su altura en una corriente de agua en canales artificiales (180 x 15 x 15 cm) construidos con láminas de plástico acrílico. La corriente de agua la generaba una bomba de agua de acuario. Los canales estaban dentro de un cuarto de refrigeración a temperatura ambiente de 12 °C, y sometidos a períodos alternos de luz y oscuridad (12:12 hr). Cada envase se examinaba dos veces al día y los subimagos emergidos eran trasladados a otro envase plástico, que se mantenía bajo un ambiente oscuro, seco y a 17 °C, hasta la completa transformación del subimago en adulto. El cuerpo del adulto y las correspondientes exuvias de la ninfa y del subimago

fueron preservados en un mismo vial con alcohol al 75 % para su posterior identificación.

Para el orden y las familias, estimamos la emergencia de subimagos calculando la densidad relativa de emergencia para cada trampa en cada hora de muestreo (n° subimagos/m²/hr). Debido al bajo número de subimagos capturados por trampa, el análisis de la distribución diaria de emergencia, tanto para el orden Ephemeroptera como para las familias, se efectuó usando como variable el promedio de la densidad relativa de emergencia de cada hora de muestreo de las ocho fechas de trabajo. Por consiguiente, el promedio de densidad relativa de emergencia de cada hora de muestreo integró 32 valores de emergencia (4 trampas x 8 fechas). Estos promedios se compararon estadísticamente con la prueba de Kruskal-Wallis (Siegel & Castellan, 1995).

A nivel de género, en muchas ocasiones registramos emergencia en un sólo momento del día y/o capturamos muy pocos individuos, de modo que no fue posible calcular valores promedios representativos de la densidad de emergencia para todas las horas ni para todos los géneros, excepto para *Leptohyphes* y *Thraulodes*. Sin embargo, como estos registros constituyen el primer aporte sobre la emergencia diaria para los géneros de Ephemeroptera en Los Andes venezolanos, analizamos su frecuencia de emergencia con la limitación estadística señalada.

Para la temperatura ambiente, evaluamos los cambios diarios de dos formas: a) estimando para cada hora de muestreo el valor promedio de la temperatura del aire y del agua, a partir de los valores obtenidos en las ocho fechas de trabajo; y b) calculando los grados-hora para la temperatura del aire y del agua. Un grado-hora ($^\circ\text{H}$) es una hora durante la cual la temperatura está un grado por encima de la temperatura mínima sobre la cual se inicia el desarrollo de un organismo (Young & Young, 1998). Los grados-horas se calculan como la diferencia entre el valor promedio de la temperatura en cada lapso de una hora (\bar{T}_h) y el valor promedio de la temperatura mínima por debajo de la cual no hay desarrollo (\bar{T}_m), de acuerdo a

la expresión siguiente: $^\circ\text{H} = \bar{T}_h - \bar{T}_m$. El valor promedio de la temperatura en cada hora (\bar{T}_h) se obtuvo como la semisuma de los valores de la temperatura mínima y máxima registrados para cada hora entre las ocho fechas de muestreo. La temperatura mínima de desarrollo se obtuvo como el promedio de las temperaturas registradas a las 7:00 am, momento que coincidió con los hechos siguientes: i) iniciamos el ciclo de mediciones de 24 horas para el registro de la emergencia y la temperatura; ii) se registraron los valores mínimos diarios de temperatura; iii) no había emergencia; y iv) fue el comienzo del período de incremento diurno de la temperatura. Usamos la prueba de Mann-Whitney (Siegel & Castellan, 1995) para comparar los promedios de pares de muestras de los grados horas del agua y del aire.

La relación de la distribución diaria de la emergencia del orden Ephemeroptera con la variación diaria de la temperatura del agua y del aire se evaluó con la prueba de correlación de Spearman (Siegel & Castellan, 1995). Con una prueba de Kruskal-Wallis comparamos simultáneamente los valores promedios de la temperatura del agua y del aire dentro y entre los lapsos de emergencia y de no emergencia de los subimagos. Los valores promedios de la temperatura del agua y del aire en las horas de máxima emergencia fueron comparados mediante una prueba de Mann-Whitney. En el caso de *Leptohyphes* y *Thraulodes*, por ser los géneros más abundantes, relacionamos sus patrones de emergencia con los cambios térmicos del agua, mediante el cálculo para el ciclo diario del número de grados-hora acumulados desde el inicio del ciclo de observación (7:00 am) hasta el momento de inicio de la emergencia.

Adicionalmente, consideramos la emergencia de *Leptohyphes* y *Thraulodes* en relación al ancho cefálico de las ninfas maduras; éste como un indicador de su tamaño, cuyos valores fueron obtenidos en el desarrollo de una tesis de doctorado sobre la comunidad de Ephemeroptera de la cuenca alta del río Chama, que realizó uno de los autores de esta investigación (Chacón, 2003). El río La Picón forma

parte de esta cuenca. Para efectos de nuestro estudio, analizamos 17 de los sitios muestreados por este autor, donde aparecían simultáneamente *Leptohyphes* y *Thraulodes*. Los sitios se agruparon en cuatro franjas de altitud y para cada grupo obtuvimos el promedio del ancho cefálico de las ninfas maduras de cada género, y de la temperatura promedio del agua registrada en cada sitio (Chacón, 2003). Para comparar los tamaños promedios de las ninfas maduras de *Leptohyphes* y *Thraulodes* utilizamos la prueba de Mann-Whitney; y para comparar los tamaños promedios de las ninfas de un mismo género entre los rangos de altitud, la prueba de Kruskal-Wallis (Siegel & Castellan, 1995).

RESULTADOS

Composición de la emergencia de Ephemeroptera: Durante el periodo de estudio registramos la emergencia de tres familias de efemerópteros (Cuadro 1): Leptohyphidae (45.2 %), Baetidae (34.2 %), y Leptophlebiidae

(20.5 %). Para Leptohyphidae, capturamos subimagos de los géneros *Leptohyphes* Eaton, 1882, *Haplohyphes* Allen, 1966 y tres hembras cuyo género no fue posible identificar. En Baetidae, recolectamos subimagos de los géneros *Prebaetodes* Lugo-Ortiz y McCafferty, 1996, *Andesiops* Lugo-Ortiz y McCafferty, 1999, *Baetodes* Needham y Murphy, 1924 y *Americabaetis* Kluge, 1992; y siete hembras de géneros no identificados. En Leptophlebiidae, únicamente capturamos subimagos del género *Thraulodes* Ulmer, 1920. Los subimagos de *Leptohyphes* fueron los más abundantes (38.4 %), seguidos de *Thraulodes* (20.5 %), *Prebaetodes* (11.0 %) y *Andesiops* (8.2 %); mientras que *Baetodes*, *Haplohyphes* y *Americabaetis* aparecieron con abundancias menores al 5 %.

Emergencia diaria de Ephemeroptera: Los subimagos emergieron diariamente sólo en el lapso de 11:00 am-23:00 pm, y dentro del cual ocurrieron dos máximos, uno a las 11:00 am, y el otro a las 19:00 pm (Fig. 1), cuyos

CUADRO 1

Número y porcentaje de efemerópteros por familia, género y sexo capturados en trampas de emergencia, entre noviembre 2007 y febrero 2008, en el Río La Picón, Estado Mérida, Venezuela

TABLE 1

Number and percentage of mayflies per family, genus and sex collected in emergence traps between November-2007 and February-2008 at La Picón River, Mérida, Venezuela

Familia/Género	Machos		Hembras		Total	
	(n)	(%) ⁽¹⁾	(n)	(%) ⁽¹⁾	(n)	(%) ⁽²⁾
Leptohyphidae	17	51.5	16	48.5	33	45.2
<i>Leptohyphes</i>	15	53.6	13	46.4	28	38.4
<i>Haplohyphes</i>	2	100.0	-	-	2	2.7
No identificado	-	-	3	100.0	3	4.1
Baetidae	15	60.0	10	40.0	25	34.2
<i>Prebaetodes</i>	5	62.5	3	37.5	8	11.0
<i>Andesiops</i>	6	100.0	-	-	6	8.2
<i>Baetodes</i>	3	100.0	-	-	3	4.1
<i>Americabaetis</i>	1	100.0	-	-	1	1.4
No identificado	-	-	7	100.0	7	9.6
Leptophlebiidae	9	60.0	6	40.0	15	20.5
<i>Thraulodes</i>	9	60.0	6	40.0	15	20.5
Total Ephemeroptera	41	56.23 ⁽¹⁾	32	43.8 ⁽¹⁾	73	100.0

(1) = porcentaje con relación al total de individuos de cada familia/género de Ephemeroptera.

(2) = porcentaje con relación al total de individuos del orden Ephemeroptera.

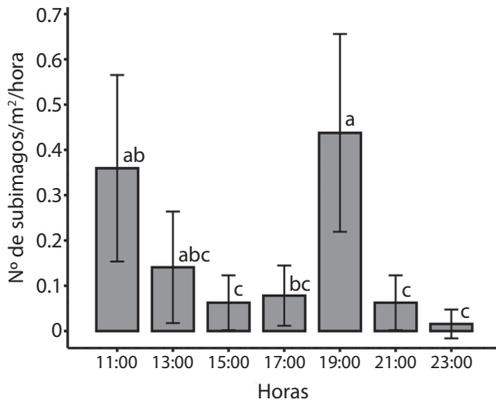


Fig. 1. Densidad relativa promedio con intervalo de confianza del 95 % para las horas de emergencia de los subimagos de Ephemeroptera, entre noviembre-2007 y febrero-2008, en el Río La Picón, Mérida, Venezuela. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las horas (Kruskall-Wallis, $P < 0.10$).

Fig. 1. Average relative density with confidence interval of 95% for the emergence hours of subimagines of Ephemeroptera between November-2007 and February-2008 at La Picón River, Mérida, Venezuela. Different letters indicate significant differences among hours (Kruskall-Wallis, $P < 0.10$).

promedios de densidad no difirieron significativamente entre sí (Kruskal-Wallis, $P = 0.65$). Igualmente, hubo dos momentos de mínima emergencia, el primero a las 15:00 pm y el segundo entre las 21:00 y 23:00 pm.

En las familias, los subimagos de Leptohiphyidae emergieron entre las 11:00 am y 19:00 pm (Fig. 2A), con un pico a las 11:00 am, que fue significativamente superior al promedio de las otras horas de emergencia (Kruskal-Wallis, $P < 0.01$); para Baetidae (Fig. 2B), la emergencia ocurrió en un lapso más amplio (11:00 am-21:00 pm), con un máximo a las 19:00 pm, que difirió de la densidad de emergencia registrada a las 11:00 am (Kruskal-Wallis, $P = 0.047$) y a las 15:00 pm (Kruskal-Wallis, $P = 0.04$); y para Leptophlebiidae, la emergencia fue sólo durante la noche (19:00-23:00 pm), aunque con una amplia heterogeneidad en los valores promedios de emergencia entre las fechas de muestreo, que

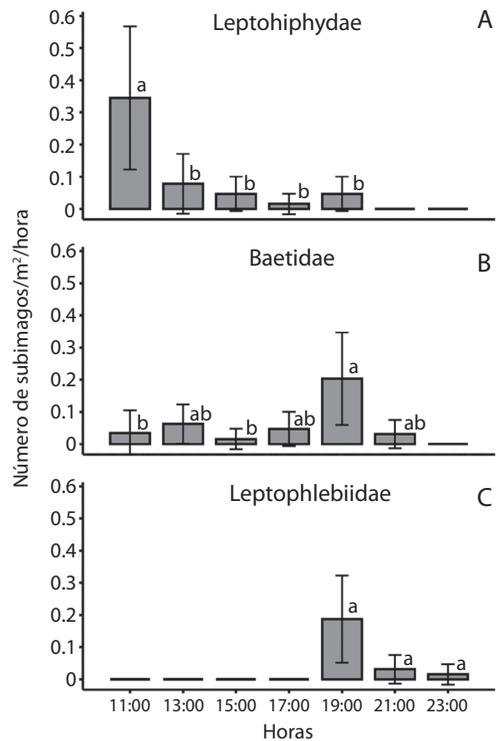


Fig. 2. Densidad relativa promedio con intervalo de confianza del 95 % para las horas de emergencia de los subimagos de tres familias de Ephemeroptera: Leptohiphyidae, Baetidae y Leptophlebiidae, en ocho fechas entre noviembre-2007 y febrero-2008, en el Río La Picón, Mérida, Venezuela. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las horas (Kruskall-Wallis, $P < 0.05$).

Fig. 2. Average relative density with confidence interval of 95 % for the emergence hours of subimagines of three Ephemeroptera families: Leptohiphyidae, Baetidae and Leptophlebiidae, in eight dates between November-2007 and February-2008 at La Picón River, Mérida, Venezuela. Different letters indicate significant differences among hours (Kruskall-Wallis, $P < 0.05$).

impidió detectar diferencias estadísticamente significativas entre las horas de emergencia (Fig. 2C).

Durante el lapso de estudio, los géneros mostraron dos tendencias de emergencia diaria. Una, debida a *Leptohiphyes*, *Prebaetodes* y *Haplohiphyes*, que iniciaron su emergencia en horas diurnas (Fig. 3A). En *Leptohiphyes* y *Prebaetodes* la emergencia se distribuyó

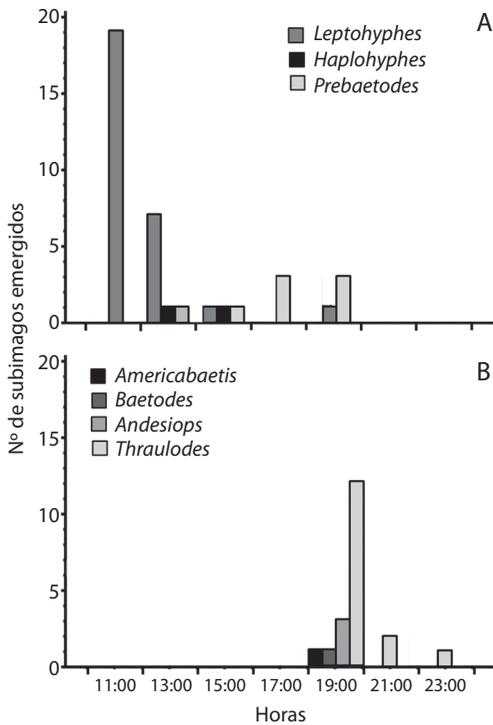


Fig. 3. Frecuencia de emergencia diaria de siete géneros de Ephemeroptera entre noviembre 2007 y febrero 2008, en el Río La Picón. Mérida, Venezuela: A) Géneros que iniciaron emergencia en la horas diurnas. B) Géneros que emergieron en horas nocturnas.

Fig. 3. Frequency of daily emergence of seven genera of Ephemeroptera between November-2007 and February-2008 at La Picón River, Mérida, Venezuela. A) Genera that initiated the emergence during daylight hours. B) Genera that emerged during night hours.

desde el mediodía hasta las primeras horas de la noche (11:00 am-19:00 pm), en tanto que la emergencia de *Haplohyphes* se produjo sólo en horas diurnas (13:00 pm-17:00 pm). La otra tendencia (Fig. 3B) resultó de la emergencia nocturna de *Thraulodes*, *Andesiops*, *Baetodes* y *Americabaetis* (19:00 pm-23:00 pm). También es evidente (Fig. 3) que el pico de emergencia de las 11:00 am se debió exclusivamente a *Leptohyphes* (19 individuos), en tanto que el pico nocturno (19:00 pm) fue consecuencia del aporte de varios géneros: *Thraulodes* (46.5 %), *Andesiops* (23.1 %), *Prebaetodes* (11.5 %),

Baetodes (11.5 %), *Americabaetis* (3.8 %) y *Leptohyphes* (3.8 %).

Emergencia y temperatura: La emergencia diaria del orden (Fig. 4) no mostró una relación directa con la variación diaria de la temperatura ambiente del sitio (Spearman, $P = 0.93$); sin embargo, es posible distinguir algunos hechos importantes que asocian estos dos procesos: i) las temperaturas promedio del aire y del agua para el lapso de emergencia fueron significativamente superiores a las correspondientes temperaturas promedio en el lapso en que no hubo emergencia (Cuadro 2); ii) durante las horas de no emergencia la temperatura del agua y del aire no se diferenciaron entre ellas significativamente, hasta al extremo que durante algunas horas la temperatura del agua fue superior a la del aire (Cuadro 2 y Fig. 4); iii) en las horas de máxima emergencia, la temperatura del aire fue significativamente mayor que la del agua (Mann-Whitney, $P < 0.01$), cuyos valores promedio respectivos fueron: $13.94 (\pm 1.12)$ y $11.41 (\pm 0.54)$ °C en el pico de las 11:00 am, y $12.76 (\pm 0.89)$ y $11.63 (\pm 0.40)$ °C en el pico de las 19:00 pm; y iv) para el ciclo de 24 hr la variación de la temperatura del agua fue mucho menor que la del aire tal y como se muestra en la figura 5, donde se

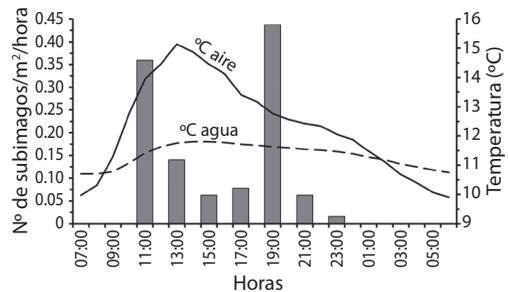


Fig. 4. Valores promedio de la temperatura del aire, de la temperatura del agua y de la densidad relativa de emergencia de los subimagos de Ephemeroptera, durante un ciclo de 24 horas, entre noviembre 2007 y febrero 2008, en el Río La Picón, Mérida, Venezuela.

Fig. 4. Average values of air temperature, water temperature, and emergence relative density of the subimagines of Ephemeroptera during a 24 h cycle between November-2007 and February-2008 at La Picón River, Mérida, Venezuela.

CUADRO 2

Estadísticos descriptivos de la temperatura del aire y del agua para los lapsos diarios de emergencia y de no emergencia de los subimagos de Ephemeroptera, en el periodo de estudio (noviembre-2007 a febrero-2008), en el Río La Picón, Mérida, Venezuela

TABLE 2

Descriptive statistics of air and water temperature for the emergence and not emergence daily lapses of subimagines of Ephemeroptera between November-2007 and February-2008 at La Picón River, Mérida, Venezuela

Estadístico	Temperatura del aire		Temperatura del agua	
	Emergencia	No emergencia	Emergencia	No emergencia
N	104	81	104	81
Media (°C) ¹	13.52 ^a	10.94 ^c	11.64 ^b	10.99 ^c
Desviación (°C)	1.59	1.64	0.46	0.68
Máximo (°C)	21.10	14.90	12.34	11.91
Mínimo (°C)	9.90	7.50	10.23	9.49
Rango (°C)	11.20	7.40	2.11	2.42
Coefficiente Variación (%)	11.76	14.99	3.93	6.19

(1) Exponentes con letras diferentes indican diferencias significativas entre los promedios (Prueba de Kruskal-Wallis, P < 0.05).

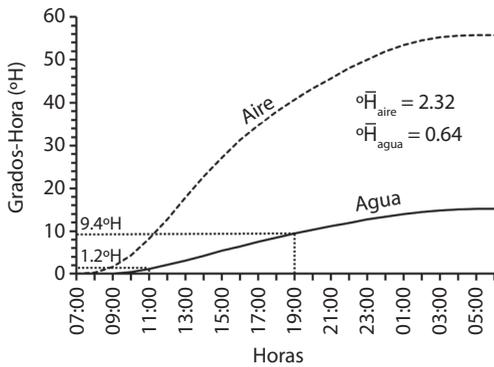


Fig. 5. Grados-hora acumulados para la temperatura del aire y del agua en un ciclo de 24 horas, en el Río La Picón, Mérida, Venezuela. °H = tasa promedio de la variación diaria de los grados horas.

Fig. 5. Hour-degrees accumulated for water and air temperature in a 24 h cycle in La Picón River, Mérida, Venezuela. °H = average rate of daily variation of hour-degrees.

evidencia que a lo largo del ciclo diario, la acumulación de los grados-hora de la temperatura del aire fue mayor que la del agua. En consecuencia, la tasa promedio de variación diaria de los grados-horas del aire ($\bar{H} = 2.32$) fue significativamente superior (Mann-Whitney, $P < 0.05$) que la tasa correspondiente para la

temperatura del agua ($\bar{H} = 0.64$). Todos estos hechos, unidos a la condición ectotérmica de los insectos, muestran que ambos patrones de cambio diario, el de la temperatura ambiente y el de la emergencia, no son independientes y que diariamente existe interacción entre ambos procesos. Con base en esta idea, se analizó la relación temperatura-emergencia para *Leptohyphes* y *Thraulodes* que fueron los géneros más abundantes y con patrones de emergencia claramente definidos. Dicho análisis produjo dos resultados importantes: i) el máximo de emergencia de las 11:00 am, se debió exclusivamente al género *Leptohyphes*, en tanto que el máximo de las 19:00 pm fue consecuencia de la contribución mayoritaria de *Thraulodes* (Fig. 3); y ii) cada uno de estos géneros requirió diariamente de una cantidad mínima de energía térmica para iniciar la emergencia tal como se deduce de la curva de acumulación diaria de grados-horas en el agua (Fig. 5). Esta curva muestra que hasta las 11:00 am, momento en que se inicia la emergencia de *Leptohyphes*, los grados-hora acumulados en el agua fueron de 1.2 °H; y hasta las 19:00 pm, cuando emerge *Thraulodes*, el valor promedio de los grado-hora acumulados fue de 9.4 °H. Es decir, que



CUADRO 3

Promedios y desviaciones estándar de la temperatura del agua y del ancho cefálico de ninfas maduras de *Thraulodes* y *Leptohyphes* en ríos clasificados en cuatro franjas de altitud dentro de la cuenca alta del Río Chama, Mérida, Venezuela⁽¹⁾

TABLE 3

Averages and standard deviations of water temperature and head width of mature nymphs of *Thraulodes* and *Leptohyphes* in streams classified in four ranges of altitude in the Chama River upstream basin, Mérida, Venezuela

Altitud (msnm)	Temperatura del agua (°C) ⁽²⁾	Ancho cefálico (mm) ⁽³⁾			
		<i>Leptohyphes</i>		<i>Thraulodes</i>	
		n	Promedio ± DE	n	Promedio ± DE
800-1000	24.04 ± 2.43 ^(a)	54	1.04 ± 0.10 ^(a)	19	1.97 ± 0.13 ^(b)
1000-1500	18.44 ± 1.72 ^(b)	200	1.01 ± 0.13 ^(a)	21	1.91 ± 0.21 ^(b)
1500-2000	16.81 ± 0.42 ^(c)	6	1.17 ± 0.11 ^(a)	26	2.11 ± 0.14 ^(b)
2000-2500	13.23 ± 1.91 ^(d)	365	1.08 ± 0.14 ^(a)	188	2.01 ± 0.30 ^(b)
800-2500	16.92 ± 4.42	625	1.05 ± 0.14 ^(a)	254	2.01 ± 0.27 ^(b)

1. Fuente: Chacón (2003).

2. Los promedios con exponentes diferentes se diferencian significativamente (Kruskall-Wallis, P < 0.05).

3. Los promedios dentro o entre columnas con exponentes diferentes se diferencian significativamente (Kruskall-Wallis, P < 0.05).

las ninfas de *Leptohyphes* requieren en su etapa final de desarrollo una menor cantidad de calor que las ninfas de *Thraulodes* para completar su crecimiento hasta el subimago y finalmente emerger del agua.

Tamaño del ancho cefálico de *Leptohyphes* y *Thraulodes*: El análisis de los tamaños de las ninfas maduras de *Thraulodes* y *Leptohyphes* y su distribución en un gradiente térmico altitudinal para ríos andinos venezolanos demostró que el género *Thraulodes* duplicó el tamaño del género *Leptohyphes* a lo largo del gradiente de altitud analizado (Cuadro 3). Asimismo se evidenció que el tamaño de las ninfas dentro de cada género no mostró diferencias significativas entre las franjas de altitud consideradas, aunque si hubo variación altitudinal en la temperatura del agua (Cuadro 3).

DISCUSIÓN

El número de efemerópteros en emergencia en el Río La Picón, durante el período de estudio (noviembre-2007 a febrero-2008) fue relativamente bajo (73 subimagos), lo que puede ser consecuencia de la disminución

estacional de la emergencia en los efemerópteros en esta época del año, hecho observado por Pérez y Segnini (2010), quienes encontraron que la densidad de los imagos de Ephemeroptera en este río alcanza valores mínimos entre enero y junio. Al comparar la lista de géneros de Ephemeroptera registrados en el presente estudio con la publicada por estos autores para el río La Picón, se observa que en esta investigación no se reportan los géneros *Farrodes* y *Trichorythodes*, pero si *Haplohyphes*, el cual permite ampliar el número de géneros de efemerópteros de este río.

Estos resultados son las primeras observaciones que se conocen para el Neotrópico sobre la emergencia diaria de los géneros *Andesiops*, *Prebaetodes*, *Americabaetis* y *Haplohyphes*. Para *Leptohyphes*, era conocido que *Leptohyphes packeri* emergía durante la noche (Jackson, 1988), sin embargo el estatus taxonómico de esta especie cambió y ahora pertenece al género *Vacurpenius* (Wiersema & McCafferty, 2000); en consecuencia, los resultados del presente estudio constituyen las primeras observaciones a nivel mundial sobre la emergencia diaria en *Leptohyphes*, el cual mostró un patrón mayoritariamente diurno,

que a la vez representa la primera observación de emergencia diurna dentro de la familia Leptoxyphidae. Para esta familia sólo conocíamos la emergencia nocturna en *Vacurpenius* (anteriormente reconocido como *Leptoxyphes packeri*) y *Thricorytodes* (Edmunds & McCafferty, 1988; Jackson, 1988; Gough & Haase, 1998). En cuanto a *Thraulodes*, probablemente el género más abundante y el leptophlebido de mayor distribución en el continente americano (Domínguez et al., 2006), la información existente indica que su emergencia es diurna (Morgan & Waddell, 1961; Brittain, 1982), pero en nuestro caso, fue uno de los géneros que emergió sólo de noche, siendo así el primer registro de emergencia nocturna de este género.

Los insectos acuáticos, por ser organismos poiquilotérmicos (ectotérmicos), intercambian constantemente calor con el medio acuático y mantienen su temperatura corporal en un equilibrio dinámico permanente con la temperatura del agua (Gunn, 1942). La principal consecuencia es que el desarrollo, el crecimiento y la emergencia de estos organismos dependen en gran medida de las condiciones térmicas del agua. Así se tiene que las temperaturas altas incrementan la tasa de crecimiento, disminuyen el tiempo de desarrollo, y provocan tamaños corporales relativamente pequeños; mientras que bajas temperaturas, disminuyen la tasa de crecimiento, aumentan el tiempo de desarrollo y producen cuerpos comparativamente grandes (Berrigan & Charnov, 1994; Angilletta, Steury, & Sears, 2004; Chown & Nicolson, 2004). Por otro lado, el tiempo necesario para completar el desarrollo y crecimiento corporal, también denominado tiempo fisiológico, depende de la tasa a la cual se producen las reacciones bioquímicas, las cuales son termodependientes. La temperatura acelera o retarda estas tasas de reacción y consecuentemente incrementa o disminuye el tiempo de desarrollo y de crecimiento de los organismos ectotérmicos (Higley, Pedigo, & Ostlie, 1986). Debido a su naturaleza enzimática las reacciones bioquímicas sólo ocurren dentro de determinados límites de temperatura. Fuera de este rango térmico, la actividad de las enzimas disminuye o cesa por

completo (Higley et al., 1986), y consecuentemente también se detienen el desarrollo y el crecimiento de los individuos.

Existen varios modelos para evaluar el efecto de la temperatura sobre la duración del desarrollo y crecimiento de los organismos ectotérmicos. La mayoría están basados en la aplicación de la denominada Ley de la Temperatura Total Efectiva. La expresión lineal de este modelo viene dada por la ecuación: $K = D(T - T_0)$; donde: D es la duración del desarrollo, T es la temperatura durante el tiempo de desarrollo, T_0 es la temperatura base para la cual no hay desarrollo y K es una constante térmica que cuantifica el número de unidades calóricas necesarias para que un individuo complete un evento de desarrollo (Hartley & Lester, 2003; Damos & Savopoulou-Soultani, 2012; Saska, Vlach, Schmidtová, & Matalin, 2014). Alternativamente, puede considerarse que la constante térmica es una medida del tiempo fisiológico requerido para completar el desarrollo biológico (Damos & Savopoulou-Soultani, 2012). Las unidades de la constante térmica son grados-días acumulados, y en la caracterización de eventos de desarrollo dentro de un ciclo diario, la constante térmica se expresa en grados-horas acumulados (Young & Young, 1998).

Relacionando las consideraciones anteriores con nuestros resultados, se evidencia que la separación en el tiempo que muestra la emergencia diaria de los géneros *Leptoxyphes* y *Thraulodes*, está asociada a la diferencia en la cantidad de calor que diariamente necesitaron los individuos de ambos géneros para poder completar su desarrollo. En efecto, demostramos que *Leptoxyphes* fue el género que necesitó acumular diariamente menor cantidad de energía o grados-hora para completar su desarrollo hasta subimago (1.2 °H), y en consecuencia fue el primero de los géneros en iniciar la emergencia diaria, la cual ocurrió antes del mediodía (11:00 am); en tanto que *Thraulodes* requirió acumular una mayor cantidad de energía (9.4 °H), lo que explica su emergencia al comienzo de la noche (19:00 pm).

Esta diferencia en los requerimientos energéticos para la emergencia, debe ser consecuencia de la diferencia en el tamaño de las ninfas maduras de los dos géneros. Desde el punto de vista termodinámico, la relación superficie-volumen aumenta en la medida que disminuye el tamaño, y la transferencia de calor está directamente relacionada con la superficie; es decir, que los organismos pequeños se calientan más rápido que los organismos de mayor tamaño. Por lo tanto, entre organismos taxonómicamente cercanos y sometidos a las mismas condiciones ambientales, todos los procesos metabólicos dependientes de la temperatura deben iniciarse antes en los organismos más pequeños, que en los organismos de mayor tamaño.

Si se hace corresponder el último planteamiento con la interacción entre el tamaño y la energía requerida para la emergencia de los dos géneros que se están analizando, se tiene que *Leptohyphes*, que necesitó la menor cantidad de energía calórica para iniciar la emergencia, también es el género con menor tamaño corporal. Por el contrario *Thraulodes*, cuyo tamaño es mayor, requirió mayor cantidad de energía para iniciar su emergencia. Estos requerimientos energéticos diferentes entre los dos géneros, para dar inicio a la emergencia, deben ser el resultado de un proceso adaptativo evolutivo más que una respuesta temporal a los cambios de temperatura. Esta presunción la soportan dos hechos importantes: el primero es que el tamaño de las ninfas de *Leptohyphes* y *Thraulodes* no cambió a lo largo de un amplio gradiente térmico altitudinal. Como se demostró a partir del análisis de los datos obtenidos de Chacón (2003), para sitios ubicados entre los 800 y 2 500 m de altitud y con temperaturas del agua entre 24 °C y 13 °C, el ancho cefálico promedio de las ninfas maduras de *Thraulodes* se mantuvo alrededor de 2.01 mm y duplicó el ancho cefálico de las ninfas de *Leptohyphes*, cuyo valor promedio estuvo cercano a 1.05 mm. Como segundo hecho se tiene que la historia evolutiva de estos dos géneros ha transcurrido bajo un mismo ambiente y con un régimen térmico poco variable. Durante el período de

estudio el rango de variación de la temperatura del agua en el río La Picón fue de 2.8 °C (12.3-9.5 °C). Esta situación se mantiene todo el año, tal como lo evidenciaron Pérez y Segnini (2010), quienes encontraron que el rango promedio de variación anual de la temperatura del agua para este río, en un sitio muy próximo al lugar donde se efectuó el estudio, fue de 2.6 °C (12.6-10.0 °C).

En el período dentro del cual hubo emergencia, los valores promedios de la temperatura del aire y del agua fueron superiores a aquellos registrados dentro del lapso que no hubo emergencia. Podríamos especular que estas condiciones de mayor calidez conforman un ambiente térmicamente favorable para la emergencia de los subimagos, lo que es fácil de entender para el caso de la temperatura del agua, debido a que las ninfas están sumergidas dentro de este medio; pero en el caso de la temperatura del aire, su efecto sobre la emergencia es indirecto. Temperaturas elevadas del aire pueden aumentar la deshidratación de los subimagos (Perng, Lee, & Wang, 2005), y temperaturas muy bajas afectan directamente su actividad del vuelo (Flannagan, 1977). Por estas razones, autores como Pinder, Trayler, Mercer, Arena y Davis (1993) consideran que en los trópicos la mayoría de las especies emergen durante las dos primeras horas de oscuridad debido a que la temperatura del aire es menos restrictiva para la actividad de los subimagos. Por lo tanto, es posible que la emergencia exclusivamente nocturna que mostraron los subimagos de *Thraulodes* y la mayoría de los Baetidae en nuestro estudio, pudiese ser respuesta a una condición térmica del aire favorable para la sobrevivencia de los subimagos. Ivković et al. (2013) propusieron que los insectos acuáticos hemimetábolos tienen la capacidad de explorar la calidad de las condiciones ambientales fuera del agua, previamente a su emergencia, y detectar estímulos provenientes del ambiente externo que disparan la emergencia. Sin embargo, Wright y Matice (1985), basados en resultados obtenidos experimentalmente, ya habían expresado que aunque la temperatura del aire afecta la supervivencia de los adultos de *Hexagenia bilineata*

(Ephemeroptera) después de la emergencia, es irrelevante como estímulo iniciador de este proceso, y rechazaron la posibilidad de que las ninfas de los efemerópteros puedan detectar las condiciones térmicas fuera del agua.

En resumen, nuestros resultados constituyen el primer registro de la emergencia diaria en los géneros *Andesiops*, *Prebaetodes*, *Americabaetis*, *Haplohyphes* y *Leptohyphes*; y la primera evidencia de emergencia nocturna en *Thraulodes*. Con respecto a la relación temperatura-emergencia, se puede considerar que: a) las condiciones térmicas más favorables para la emergencia de los subimagos ocurren entre las 11:00 am y 23:00 pm; y b) el inicio de la emergencia de *Leptohyphes* y *Thraulodes*, dos géneros que difieren en su tamaño corporal, requiere de diferentes cantidades de energía térmica acumulada.

Muchas de la evidencias encontradas en este estudio sugieren que hay una interacción importante entre la temperatura ambiente y la emergencia diaria de los subimagos en el río La Picón; pero para demostrar de manera concluyente una relación causa-efecto, es necesario reproducir esta experiencia para diferentes géneros y/o especies, en distintas épocas y ríos, además de considerar la influencia de otros factores bióticos y abióticos.

AGRADECIMIENTOS

A Santiago Puentes LaCruz por colaborar activamente en la toma de datos de campo. Al Editor y los evaluadores anónimos, cuyos comentarios contribuyeron a mejorar el contenido de este artículo. Al Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico, Tecnológico y de las Artes (CDCHTA) de la Universidad de Los Andes por el financiamiento otorgado a la investigación de la que forma parte este trabajo (Proyecto CDCHTA C-1797-12-01-A). Al Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA) por permitirnos el acceso al sitio de estudio y pernoctar dentro de las instalaciones de la Estación Truchícola La Mucuy (Estado Mérida) durante el periodo de muestreo.

La emergencia diaria de los efemerópteros de ríos neotropicales y sus causas, han sido poco estudiadas. En zonas templadas, este proceso es mejor conocido y atribuido a diversos factores. En este trabajo, estudiamos la emergencia diaria de subimagos de varios géneros de Ephemeroptera en un río en una selva nublada andina venezolana, y sus posibles relaciones con cambios diarios de la temperatura ambiente. Cuatro trampas de emergencia fueron colocadas en un tramo de 50m del río, y cada una se examinó cada dos horas durante 24 horas para recolectar los subimagos recién emergidos. Este procedimiento fue repetido en ocho fechas, entre noviembre-2007 y febrero-2008, para un total de 32 observaciones en cada hora de muestreo. Los subimagos fueron criados hasta adultos e identificados hasta género. Para cada género y hora de muestreo calculamos la densidad relativa de emergencia por trampa. La temperatura del agua y del aire fueron medidas cada hora del ciclo diario de observación y, para cada hora calculamos la temperatura promedio y los grados-horas promedio del aire y del agua, de las ocho fechas estudiadas. Se identificaron siete géneros: *Leptohyphes* Eaton, 1882 y *Haplohyphes* Allen, 1966 (Leptohyphidae); *Prebaetodes* Lugo-Ortiz y McCafferty, 1996, *Andesiops* Lugo-Ortiz y McCafferty, 1999, *Baetodes* Needham y Murphy, 1924 y *Americabaetis* Kluge, 1992 (Baetidae); y *Thraulodes* Ulmer, 1920 (Leptophlebiidae); siendo más abundantes *Leptohyphes* (38.4 %) y *Thraulodes* (20.5 %). La emergencia ocurrió entre las 11:00 am y 23:00 pm, y mostró lo siguiente: a) una emergencia iniciada en horas diurnas, por organismos de *Leptohyphes*, *Prebaetodes* y *Haplohyphes*; b) una emergencia nocturna, realizada por *Thraulodes*, *Andesiops*, *Baetodes* y *Americabaetis*; y c) dos máximos, uno diurno producido por *Leptohyphes*, y otro nocturno con predominancia de *Thraulodes*. Estos resultados son los primeros registros sobre la emergencia diaria diurna en *Andesiops*, *Prebaetodes*, *Americabaetis*, *Haplohyphes* y *Leptohyphes*; así como, de la emergencia nocturna en *Thraulodes*. Se evidenció que *Leptohyphes*, con ninfas pequeñas (ancho cefálico promedio = 1.05 mm), necesitó acumular menos grados-horas para iniciar la emergencia que los requeridos por *Thraulodes*, cuyas ninfas son más grandes (ancho cefálico promedio = 2.01 mm). Esta disparidad en los requerimientos energéticos para la emergencia, debe ser consecuencia de diferencias entre los tamaños de las ninfas maduras de ambos géneros; hechos que se apoyan sobre la constancia de tamaños que muestran ambos taxa en un gradiente térmico-altitudinal, y en la poca variabilidad diaria y estacional de la temperatura del agua en el río La Picón. En el lapso diario de emergencia, las temperaturas promedios del aire y del agua fueron superiores a aquellas registradas dentro del lapso de no-emergencia; en consecuencia, se propone que durante el lapso diario en el que ocurre este proceso, el ambiente es térmicamente favorable para la emergencia de los subimagos y su supervivencia fuera del agua.

Palabras clave: efímeras, emergencia diaria, temperatura del agua y del aire, río tropical, Venezuela.

REFERENCIAS

- Anderson, N. H., & Wallace, J. B. (1996). Habitat, Life History, and Behavioral Adaptations of Aquatic Insects. En R. W. Merritt, & K.W. Cummins (Eds.), *Aquatic Insects of North America* (pp. 41-73, third edition). Iowa: Kendall-Hunt Publishing Co.
- Angilletta, M. J. Jr., Steury, T. D., & Sears, M. W. (2004). Temperature, Growth Rate, and Body Size in Ectotherms: Fitting Pieces of a Life-History Puzzle. *Integrative and Comparative Biology*, 44, 498-509.
- Aranguren, A., Andressen, R. & Henao, A. (2012). El clima estacional del cinturón montano en el estado Mérida-Venezuela. *Revista Geográfica Venezolana*, 53(2), 187-212.
- Berrigan, D., & Charnov, E. L. (1994). Reaction Norms for Age and Size at Maturity in Response to Temperature: A Puzzle for Life Historians. *Oikos*, 70(3), 474-478.
- Brittain, J. E. (1979). Emergence of Ephemeroptera from Øvre Heimdalsvatn, a Norwegian subalpine lake. En K. Pasternak, & R. Sowa. (Eds.), *Proceedings of Second International Conference on Ephemeroptera* (pp. 115-123). Warszawa-Kraków: Państwowe Wydawnictwo Naukowe.
- Brittain, J. E. (1982). Biology of Mayflies. *Annual Review of Entomology*, 27, 119-147.
- Chacón, M. M. (2003). *Comunidades de Ephemeroptera (Insecta) en la cuenca del Río Chama y su relación con la variabilidad ambiental* (Tesis doctoral). Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela.
- Chadwick, M. A., & Feminella, J. W. (2001). Influence of salinity and temperature on the growth and production of a freshwater mayfly in the Lower Mobile River, Alabama. *Limnology and Oceanography*, 46(3), 532-542.
- Chown, S. L., & Nicolson, S. W. (2004). *Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns*. New York: Oxford University Press Inc.
- Damos, P., & Savopoulou-Soultani, M. (2012). Temperature-Driven Models for Insect Development and Vital Thermal Requirements. En M. Savopoulou-Soultani, N. T. Papadopoulos, P. Milonas, & P. Moyal (Eds.), *Abiotic Factors and Insect Abundance. Psyche*, Vol. 2012, Article ID 123405. 13p. doi: 10.1155/2012/123405
- Domínguez, E., Molineri, C., Pescador, M. L., Hubbard, M. D., & Nieto, C. (2006). Ephemeroptera of South America. En J. Adis, J. R. Arias, G. Rueda-Delgado & K. M. Wantzen (Eds.), *Aquatic Biodiversity in Latin America* (ABLA), Vol. 2. Sofia-Moscow: Pensoft.
- Edmunds, Jr. G. F., & Edmunds, C. H. (1980). Predation, climate, and emergence and mating of mayflies. En J. F. Flannagan, & K. E. Marshall (Eds.), *Advances in Ephemeroptera Biology* (pp. 277-285). New York and London, USA: Plenum Press.
- Edmunds, G., & McCafferty, W. P. (1988). The Mayfly Subimago. *Annual Review of Entomology*, 33, 509-29.
- Flannagan, J. F. (1977). Emergence of caddisflies from the Roseau River, Manitoba. En M. Ian Crichton (Ed.), *Proceedings 2nd International Symposium on Trichoptera* (pp. 183-197). The Hague: Springer.
- Gough, F., & Haase, B. L. (1998). Diel emergence patterns of *Tricorythodes stygiatus* (Ephemeroptera: Leptohyphidae) on the Little Lehigh Creek near Allentown, Pennsylvania. *Entomological News*, 109(2), 129-135.
- Gregory, J. S., Beesley, S. S., & Van Kirk, R. W. (2000). Effect of springtime water temperature on the time of emergence and size of *Pteronarcys californica* in the Henry's Fork catchment, Idaho, U.S.A. *Freshwater Biology*, 45, 75-83.
- Gunn, D. L. (1942). Body temperature in poikilothermal animals. *Biological Reviews*, 17(4), 293-314.
- Harper, M. P., & Peckarsky, B. L. (2006). Emergence cues of a mayfly in a high altitude stream ecosystem: Implications for consequences of climate change. *Ecological Applications*, 16, 612-621.
- Hartley, S., & Lester, P. J. (2003). Temperature-dependent development of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae): a degree-day model with implications for range limits in New Zealand. *New Zealand Entomologist*, 26, 91-100.
- Higley, L. G., Pedigo, L. P., & Ostlie, K. R. (1986). Degree-day: A Program for Calculating Degree-days., and Assumptions behind the Degree-day Approach. *Environmental Entomology*, 15, 999-1016.
- Ivković, M., Miliša, M., Previšić, A., Popijač, A., & Mihaljević, Z. (2013). Environmental control of emergence patterns: Case study of changes in hourly and daily emergence of aquatic insects at constant and variable water temperatures. *International Review of Hydrobiology*, 98, 104-115.
- Jackson, J. K. (1988). Diel emergence, swarming, and longevity of selected adult aquatic insects of a Sonoran Desert stream. *American Midland Naturalist*, 119, 344-352.
- Jacobsen, D. (2008). Tropical High-Altitude Streams. En D. Dudgeon (Ed.), *Tropical Stream Ecology* (pp. 219-256, first edition). Amsterdam: Elsevier Inc.
- Li, J. L., Johnson, S. L., & Sobota, J. B. (2011). Three responses to small changes in stream temperature by autumn-emerging aquatic insects. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(2), 474-484.

- Morgan, N. C., & Waddell, A. B. (1961). Diurnal variation in the emergence of some aquatic insects. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 113(6), 123-137.
- Pérez, B., & Segnini, S. (2010). Seasonal variation of mayflies (Insecta: Ephemeroptera) in tropical Andean headwater stream. *Ecotrópicos*, 23(1), 37-49.
- Perng, J. J., Lee, Y. S., & Wang, J. P. (2005). Emergence patterns of the mayfly *Cloeon marginale* (Ephemeroptera: Baetidae) in a tropical monsoon forest wetland in Taiwan. *Aquatic Insects*, 27(1), 1-9.
- Pinder, A. M., Traylor, K. M., Mercer, J. W., Arena, J., & Davis, J. A. (1993). Diel periodicities of adult emergence of some chironomids (Diptera: Chironomidae) and a mayfly (Ephemeroptera: Caenidae) at a Western Australian Wetland. *Journal of the Australian Entomological Society*, 32, 129-135.
- Saska, P., Vlach, M., Schmidová, J., & Matalin, A. V. (2014). Thermal constants of egg development in carabid beetles - variation resulting from using different estimation methods and among geographically distant European populations. *European Journal of Entomology*, 111(5), 000-000. doi: 10.14411/eje.2014.077
- Segnini, S., & Chacón, M. M. (2005). Caracterización físicoquímica del hábitat interno y ribereño de ríos andinos en la Cordillera de Mérida, Venezuela. *Ecotrópicos*, 18(1), 38-61.
- Siegel, S., & Castellan, N. J. (1995). *Estadística No Paramétrica: aplicada a las ciencias de la conducta*. 4ª Edición. México: Editorial Trillas.
- Smock, L. A. (1996). Macroinvertebrate movements: drift, colonization, and emergence. En R. Hauer, & G. A. Lamberti (Eds.), *Methods in Stream Ecology* (pp. 371-390). San Diego: Academic Press.
- Statzner, B., & Resh, V. H. (1993). Multiple-Site and -Year Analyses of Stream Insect Emergence: A Test of Ecological Theory. *Oecologia*, 96(1), 65-79.
- Sweeney, B. W. (1984). Factors influencing Life-History patterns of aquatic insects. En V. H. Resh, & D. M. Rosenberg (Eds.), *The Ecology of Aquatic Insects* (Chapter 4, pp. 57-100). New York: Praeger Publishers.
- Sweeney, B. W., & Vannote, R. L. (1981). *Ephemerella* mayflies of White Clay Creek: Bioenergetic and ecological relationships among six coexisting species. *Ecology*, 62, 1353-1369.
- Ward, J. V., & Stanford, J. A. (1982). Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 27, 97-117.
- Watanabe, N. C., Hata, K., Hisaeda, K., Hoshi, K., & Ishiwata, S. (1998). Seasonal of diurnal timing of emergence of *Ephoron shigae* (Ephemeroptera: Polytmidae) from four Japanese Rivers. *The Japanese Journal of Limnology*, 59(2), 199-206.
- Wesner, J. S. (2012). Emerging aquatic insects as predators in terrestrial systems across a gradient of stream temperature in North and South America. *Freshwater Biology*, 57 (12), 2465-2474.
- Wiersema, N. A., & McCafferty, W. P. (2000): Generic Revision of the North and Central American Leptohyphidae (Ephemeroptera: Pannota). *Transactions of the American Entomological Society*, 126 (3-4), 337-372.
- Wright, L. L., & Mattice, J. S. (1985). Emergence Patterns of *Hexagenia bilineata*: Integration of Laboratory and Field Data. *Freshwater Invertebrate Biology*, 4(3): 109-124.
- Young, L. J., & Young, J. H. (1998). *Statistical ecology: A population perspective*. First Edition. New York: Springer Science-Business Media.