

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES**  
**INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLOGICAS**  
**POSTGRADO EN ECOLOGÍA TROPICAL**



Trabajo de Grado de Maestría

**VARIACION TEMPORAL Y ESPACIAL DE LOS EFEMERÓPTEROS**  
**(INSECTA: EPHEMEROPTERA) EN UN RIO ALTIANDINO VENEZOLANO**

Presentado por la **Lic. Belkys Y. Pérez G.**  
ante la ilustre Universidad de los Andes  
para optar al **titulo de Magíster Scientiae**

**Tutor: Dr. Samuel Segnini**

Noviembre 2002

# VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios del Postgrado, de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **TRABAJO DE GRADO** de **Belkys Yubirí Pérez García** para optar el título de **Magister Scientae en Ecología Tropical** y que se titula:

**“Variación espacial y temporal de los efemerópteros (Insecta: Ephemeroptera) en un río altiandino venezolano”**

Hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** que hoy 08 de noviembre de 2002, a las 9:30 a.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del ICAE en la Facultad de Ciencias, siendo Presidente del Jurado el Dr. Samuel Segnini. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro de jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 10:00 a.m. de éste mismo día, el jurado se reunió en el salón A-10 y se dio curso al acto público de sustentación de la Tesis presentada a requerimiento del jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el presidente del jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA EL TRABAJO DE GRADO PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACIÓN.**



**Dr. Samuel Segnini**  
Tutor



**Dr. Pascual Soriano**  
Jurado



**Dra. María M. Castillo**  
Jurado



**Dr. José E. Rincón**  
Jurado

Idalba G.  
08-11-02





***A mis padres***

## AGRADECIMIENTOS

Al proyecto financiado por el CDCHT: Desarrollo de un índice biológico integrado utilizando los macroinvertebrados bentónicos para evaluar la condición ecológica de los ríos de la cuenca alta del Río Chama (Estado Mérida, Venezuela) bajo la dirección del Dr. Samuel Segnini.

Al FONACIT por su apoyo financiero en la realización del trabajo de grado y la consecución de mis estudios de maestría.

Al CDCHT por el financiamiento otorgado a este proyecto (No. C-104-00-01-EM).

Al Instituto de Investigaciones Agrícolas (INIA) por los datos de precipitación de la estación Truchícola La Mucuy, facilitados a través de la Ing. Gladys Ramos. Y también por facilitar a través del Ing. Alvaro Gómez el equipo audiovisual para la defensa del trabajo.

A Elex Rondón (Alexis), Marleny Chacón, Ingrid Correa, Marjorie Machado, Wilfredo Yegüez, Ana Peña, Aquiles, Regulo Rivera y Yormary, Shirley Ascanio, Vanesa Maldonado, Zahylis Zambrano, Robert Marquez, Paul y Marvin, quiero hacerles un especial reconocimiento porque sin ustedes difícilmente hubiera finalizado los muestreos.

A mis compañeros del postgrado en Ecología Tropical: Marjorie Machado, Edyuly Marquez, Zoraida Abreu, Rafel Dulhoste, Alvaro Gomez, Jorge Avila y Antonio D' Ascencao, porque juntos aprendimos de Ecología y de los avatares de la vida, por los que debe atravesar un estudiante postgraduado.

A Edyuly Marquez, Rafael Dulhoste, Alvaro Gómez, Marjorie Machado y Pablo Alvizu por sus aportes en la defensa de este trabajo.

A Marleny Chacón, por su ayuda en la identificación de nuevos géneros de efemerópteros, por sus consejos y por su amistad incondicional.

A Marjorie Machado, mi compañera de maestría y de residencia sin tu compañía no hubiera sido más que un alma solitaria tratando de hacer una maestría en Mérida.

A mi padre, quien vivió, luchó, sufrió y murió por mí, la ingrata hija a quien tanto amo. A mi madre que por sobre el dolor de la partida estuvo siempre el deseo de ver a su hija convertida en una mujer luchadora.

A mi tía Zoraida y a mi tía Liliam quienes con su ayuda incondicional también aportaron su grano de arena para que yo pudiera venir a Mérida a realizar la Maestría.

A mi esposo Wilfredo Yeguez por su constancia, ayuda y tolerancia.

Este último párrafo se lo dedico a mi Tutor Samuel Segnini. Muchas cosas aprendí compartiendo con ud. y son muchas las cosas buenas que intentaré emular de su persona, en mi carrera profesional. Nunca lo voy olvidar así como se que ud. no me olvidará.

## RESUMEN

El presente estudio fue realizado con el propósito de evaluar las variaciones temporales y espaciales en la composición y abundancia de los géneros de efemerópteros presentes en un río andino venezolano. Se espera que tanto la densidad como la composición varíen de acuerdo al patrón de precipitaciones que existe en el sitio de estudio y que además sean particularmente diferentes en cada uno de los hábitats predominantes dentro del lecho del río. Con el fin de poner a prueba las hipótesis anteriores se evaluaron los cambios temporales y espaciales de composición, diversidad y abundancia de las ninfas durante un período anual y se determinaron las variables ambientales que podrían estar relacionadas con dichos cambios. Adicionalmente, se registraron los cambios en la densidad de los adultos de los efemerópteros. Durante un año, con una frecuencia quincenal, se recolectaron usando una red de Surber, tres muestras de la fauna de fondo en los hábitats de rápidos y tres muestras de la fauna de fondo en los hábitats de remansos. Para la evaluación de las variaciones temporales en la abundancia y la composición, las tres muestras de cada hábitat se integraron en una sola. Los macroinvertebrados se extrajeron y se preservaron en alcohol, para ser identificados en el laboratorio. Conjuntamente con el muestreo de la fauna se midieron variables morfométricas y fisicoquímicas, así como el contenido de materia orgánica. A nivel de cada hábitat se midió la velocidad de la corriente y se tomaron muestras de materia orgánica particulada. Los géneros de efemerópteros encontrados fueron: *Baetodes*, *Andesiops*, *Prebaetodes*, *Americabaetis*, *Leptohyphes*, *Trichorythodes*, *Haplohyphes*, *Thraulodes* y *Farrodes*. Sus densidades aumentaron hacia los meses de menor precipitación, a excepción de *Americabaetis*. En cuanto a la variación temporal se evidenció que además de la precipitación, el pH, la temperatura del agua, la temperatura del aire, la velocidad y la descarga también afectaron a la composición y densidad de las ninfas de

efemerópteros. A nivel de los hábitats la densidad de los géneros evidenció una marcada separación entre los rápidos y los remansos. Los géneros *Baetodes*, *Andesiops*, *Prebaetodes*, *Leptohyphes*, y *Thraulodes* abundaron en los rápidos, mientras que *Farrodes*, *Trichorythodes* y *Haplohyphes* fueron comunes en los remansos. La velocidad de la corriente y la materia orgánica fina estuvieron asociadas con la separación de ambos hábitats, la primera fue mayor en los rápidos y la segunda aumentó en los remansos respectivamente. En contraste, la diversidad no pareció ser un factor determinante en la separación de los rápidos y los remansos en función de la fauna de efemerópteros. Para toda la comunidad bentónica se obtuvieron similares resultados, los rápidos y los remansos se diferencian en base a la densidad de los taxa encontrados. Nuestros resultados apoyan las hipótesis planteadas: la precipitación junto con las variables ambientales relacionadas con la misma, parecen ser factores claves que afectan a la densidad de las ninfas de efemerópteros en un ciclo anual; en el lecho del río, tanto los rápidos como los remansos presentan una fauna particular y sólo en las épocas de altas precipitaciones ambos hábitats tienden a ser semejantes en composición y densidad de taxa.

## **INTRODUCCIÓN GENERAL**

Desde un punto de vista estrictamente físico los ríos son un eslabón clave en el ciclo hidrológico y se consideran como sistemas abiertos que mantienen un constante intercambio de materia y energía con los ecosistemas ribereños, actuando como una fuerza importante en el modelado del paisaje local y regional. Desde una perspectiva ecológica los cuerpos de agua corriente tienen un papel invaluable por ser fuente de suministro de los grandes depósitos naturales de agua, como lagos y lagunas y vía principal del flujo e intercambio de nutrientes entre los ecosistemas terrestres; así mismo, por ser un medio dentro del cual habita una compleja comunidad de organismos que contribuyen de manera importante a mantener el equilibrio de la Biosfera. Socialmente, los cuerpos de agua corriente han sido determinantes en el desarrollo de la civilización humana, puesto que el hombre los ha utilizado para satisfacer sus necesidades biológicas y domésticas; como fuente de alimentos; en el mantenimiento y desarrollo de actividades agropecuarias e industriales; como fuente de energía; como vía de transporte y como colectores de desechos. Por tales razones la vida en la naturaleza así como el desarrollo y mantenimiento de las sociedades humanas han estado indisolublemente ligadas a la existencia de fuentes de agua, especialmente de las aguas corrientes (Allan 1993).

Lo antes expuesto son razones más que suficientes para que hagamos todos los esfuerzos posibles para conservar estos sistemas



acuáticos. Posiblemente, lo primero que deberíamos hacer es obtener un conocimiento integral, tanto hidrológico como ecológico, de la estructura y funcionamiento de los ríos que sirva de base para la implementación de políticas y medidas para el manejo racional y sustentable de los cuerpos de agua y de las cuencas hidrográficas que ellos definen (Olson et al. 1998).

En general en el trópico, y particularmente en Venezuela, unos de los aspectos más descuidados acerca de los ríos es el conocimiento de su diversidad biológica y de los factores que la mantienen. Las comunidades acuáticas comprenden una variedad de organismos que van desde las aves y mamíferos hasta los organismos unicelulares. Particularmente en este estudio, estamos interesados en los insectos acuáticos. Estos organismos son factores bióticos claves en el mantenimiento de la dinámica de los ecosistemas de aguas corrientes, dado su predominio en abundancia y diversidad, además de ser constituyentes principales de las redes o tramas tróficas y por ende reguladores importantes del intercambio de materia y energía dentro de estos ecosistemas. La mayoría de los insectos acuáticos pertenecen a los órdenes siguientes: Trichoptera, Diptera, Coleoptera, Plecoptera, Odonata y Ephemeroptera. Estos grupos han sido estudiados ampliamente en las zonas templadas (Merritt & Cummins 1996, Vinson & Hawkins 1998), sin embargo, para los ríos neotropicales es escasa la información. Entre los estudios efectuados se pueden mencionar varias investigaciones sobre la estructura, composición y función de la comunidad

de macroinvertebrados (Turcotte & Harper 1982a, Turcotte & Harper 1982b, Cressa 1994, Flecker & Feifareck 1994, Jackson & Sweeney 1995, Jacobsen et al. 1997, Jacobsen & Encalada 1998, Cressa 1998, Rincón & Cressa 2000); sobre la deriva (Turcotte & Harper 1982b, Pringle & Ramirez 1998, Ramirez & Pringle 1998), sobre los efectos de depredación de las comunidades de invertebrados (Flecker 1992); sobre comparaciones geográficas en la diversidad (Covich 1988) y sobre la ecología nutricional del grupo funcional de los fragmentadores (Graca et al. 2001).

Dentro de los insectos acuáticos, uno de los grupos importantes, es el orden Ephemeroptera, el cual ha alcanzado una gran diversificación y ha desarrollado una gran variedad de mecanismos de adaptación a los diferentes tipos de hábitats de agua dulce convirtiéndose en uno de los principales grupos reguladores del movimiento de energía y materia a través de las comunidades acuáticas (Domínguez et al. 2001).

Los efemerópteros, posiblemente sea el grupo mejor estudiado dentro de los insectos acuáticos en el neotrópico. A nivel taxonómico se pueden citar los trabajos de Traver (1943), Peters (1974), Savage (1986), Domínguez (1986, 1988), Domínguez & Savage (1987), Ferreira & Domínguez (1992), Flowers (1992), Flowers & Domínguez (1992), McCafferty & Lugo-Ortiz (1992), Lugo-Ortiz & McCafferty (1994, 1995, 1996a, 1996b), Domínguez et al. (1996), Wang et al. (1998), Chacón et al. (1999), Molineri (1999, 2001), Molineri & Flowers. (2001). Algunas investigaciones ecológicas han sido

realizadas por Flowers (1991), quien determinó la distribución altitudinal de efemerópteros en Panamá; Pescador et al. (1993) quienes estudiaron los patrones temporales en la distribución de adultos en Puerto Rico; Jackson & Sweeney (1995) investigaron el desarrollo de larvas y huevos de efemerópteros en Costa Rica; Chacón & Segnini (1996) estudiaron la deriva en un río de alta montaña de Venezuela. Otros estudios abordaron el tema de los efemerópteros como bioindicadores de la calidad agua en Colombia (Roldán 1980, Zuñiga. et al. 1997). Por ultimo, Maldonado et al. (2001) compararon la composición de la comunidad de efemerópteros en cuatro ríos venezolanos.

Segnini et al. (*en prensa*) exponen que la información sobre la sistemática y ecología del grupo para Venezuela es poca, y por ende, las investigaciones deben hacer énfasis en la taxonomía del grupo, lo que permitirá un buen manejo de las poblaciones como un recurso sustentable. Los estudios a nivel de géneros y familias sólo son aproximaciones que impiden hacer generalizaciones que caractericen a las poblaciones en una comunidad, puesto que los estudios basados en estos niveles taxonómicos tienden a producir conclusiones homogeneizantes para un grupo heterogéneo tanto a nivel individual como poblacional. En base a lo anterior los autores consideran que para el caso de los efemerópteros, los estudios deben orientarse de manera prioritaria hacia: i) el conocimiento de la biología de los individuos, como son los ciclos de vida, la dispersión, la distribución, la

reproducción, las dietas, entre otros; ii) la dinámica poblacional, a través de la evaluación de los cambios en la abundancia, la estructura de sexo y de edades, las interacciones, entre otros; iii) la función dentro de los ecosistemas, mediante la ubicación de las especies dentro de los grupos funcionales, en la estructura trófica, en la espiral de nutrientes y el aporte energético de los mismos a la comunidad, y iii) su papel como bioindicadores de la calidad de agua, dada la amplia capacidad de respuestas que muestran las especies ante los cambios o perturbaciones, ya sean naturales o antrópicas, que se producen en los cuerpos de agua.

El presente estudio se encuentra incluido dentro del contexto que acabamos de expresar, puesto que con el mismo hemos intentado mejorar el conocimiento de la dinámica poblacional de los efemerópteros en los ríos de montañas neotropicales. En consecuencia, nuestro interés se dirigió a registrar para un río andino los cambios temporales y espaciales de la composición, diversidad y abundancia de los géneros de efemerópteros a lo largo de un ciclo anual y tratar de identificar los factores determinantes de los mismos.

**CAPITULO I:**

**Cambios temporales de la densidad y composición de géneros de efemerópteros.**

## INTRODUCCIÓN

Los patrones temporales de composición y abundancia de los macroinvertebrados bentónicos, pueden estar afectados por diversos factores bióticos y abióticos. Algunos autores defienden la importancia de los factores bióticos como los principales determinantes de la estructuración de estas comunidades (Peckarsky 1980, Peckarsky et al. 1997, McIntosh et al. 1999); mientras que otros estiman que son las perturbaciones ambientales las que regulan dicha estructura (Resh et al. 1988). También hay quienes argumentan que tanto los factores bióticos como los abióticos pueden en un momento dado tener el principal papel regulador, dependiendo de las condiciones climáticas o ambientales (Palmer et al. 1996). Por ejemplo, en un río con condiciones climáticas relativamente estables o cuyas especies bentónicas estén adaptadas a las perturbaciones que regularmente ocurren en él, los factores bióticos como la competencia, la depredación o el parasitismo, determinarán la estructura de la comunidad (Huston 1979; Palmer et al. 1996). En contraste, las comunidades que habitan ríos donde las perturbaciones son altamente impredecibles, estarán reguladas principalmente por los cambios en los factores ambientales, tales como las altas descargas, las variaciones de la temperatura ambientales, entre otros (Resh et al. 1988, Lytle 2001, Lytle 2002). La controversia anterior ha estimulado investigaciones cuyo propósito ha sido determinar bajo qué condiciones se hacen relevantes los factores bióticos y/o abióticos en la

estructuración de las comunidades acuáticas (Flecker & Feifarek 1994, Allan 1995, Death & Winterbourn 1995, Jacobsen et al. 1997, Jacobsen & Encalada 1998).

Entre los factores abióticos que más afectan a las comunidades bentónicas en los ríos de montaña tropicales destaca el aumento desproporcionado en la descarga de agua (Flecker & Feifarek 1994, Jacobsen & Encalada 1998), factor que está directamente relacionado con los incrementos en la velocidad de la corriente y la profundidad del agua, los que a su vez dependen de las altas precipitaciones, que ocurren estacionalmente (Stanford & Ward 1983, Resh et al. 1988, Flecker & Feifarek 1994). Una de las consecuencias más importantes de estos eventos catastróficos es el cambio drástico que producen en los patrones temporales de composición y abundancia de los invertebrados acuáticos (Flecker & Feifarek, 1994; Jacobsen & Encalada 1998, Rincón & Cressa 2000).

En vista de lo expuesto anteriormente y considerando que las ninfas de insectos del orden Ephemeroptera conforman uno de los grupos más importantes de la comunidad bentónica, en esta investigación nos propusimos determinar si a lo largo de un ciclo anual variaba la composición y abundancia de las ninfas de los géneros de efemerópteros de un río andino de montaña y si tal variación estaba relacionada con los cambios estacionales en la precipitación. Con el fin de conseguir tales objetivos i) se evaluaron los cambios temporales de composición, abundancia y diversidad de los géneros de las ninfas de efemerópteros durante un período anual; ii)

se determinó la relación entre los cambios de la composición y abundancia de los géneros y las variables morfométricas y físico-químicas medidas en el sitio de estudio, iii) se registraron los cambios en la densidad de los géneros de adultos de los efemerópteros.

## **LOCALIDAD DE ESTUDIO**

El estudio se llevó a cabo, desde marzo de 2000 hasta febrero de 2001, en el Río La Picón, el cual se encuentra a una altitud de 2274 msnm, entre los 8° 37' a 8° 39' N y los 71° 1' a 71° 5' O, aproximadamente a 1 km aguas arriba de un criadero de truchas denominado “Truchicultura La Mucuy”. El río La Picón junto con el río El Oro confluyen para dar origen al río La Mucuy, el cual drena sus aguas al río Chama (figura 1.1).

Según Ataroff (en prensa) el bosque circundante puede ser considerado como una transición o mezcla entre la selva nublada montano baja (1700-2200 msnm) y la selva nublada montano alta (2200-3000 msnm). Ramírez (1999) describió la vegetación del área como dominada por árboles siempre verdes de dosel alto, portando numerosas epifitas (bromelias, orquídeas y musgos). Las especies arbóreas dominantes son *Clusia* sp, *Alchomea triplinervia*, *Ocotea* sp, y *Decussocarpus* sp., entre otras. En el sotobosque predominan los helechos arborescentes de la familia Cyatheaceae (figura 1.2).



El régimen de lluvias en esta zona presenta un patrón bimodal con un máximo en mayo y otro en octubre (Chacón y Segnini 1996, Ramírez 1999). La distribución temporal de precipitación observada en el lapso de estudio (figura 1.3) se ajusta en términos generales al patrón bimodal determinado. Se observan dos períodos de precipitaciones altas. El primero ubicado entre marzo y junio y el segundo entre septiembre y noviembre. Sin embargo, el volumen de precipitaciones observado en el segundo período de este año casi duplica al volumen promedio estimado en los quince años anteriores. Así mismo, se observan dos períodos de precipitaciones bajas, el primero corresponde cronológicamente al lapso que se extiende entre diciembre y febrero, y donde se presentan los menores valores de precipitación. El segundo ocurrió entre julio y agosto, pero con precipitaciones superiores al primer período, las cuales superaron los 100 mm.

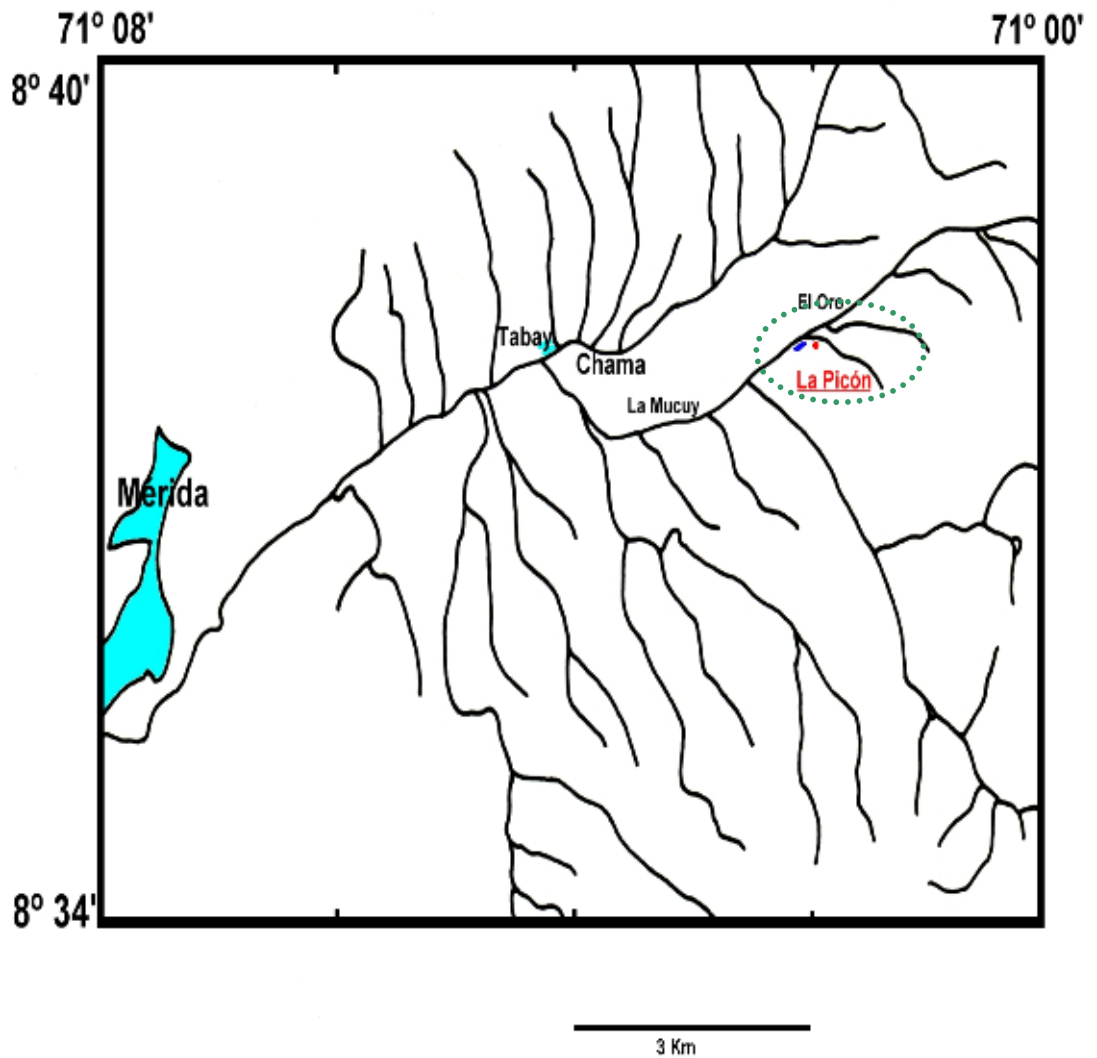


Figura 1.1. Esquema de ubicación geográfica del Río La Picón. El punto rojo señalado en el mapa corresponde al sitio de muestreo. La mancha en azul corresponde a la Truchicultura la Mucuy.



Figura 1.2. Secciones del área de estudio, en el río La Picón, mostrando el cuerpo de agua y la vegetación ribereña circundante.

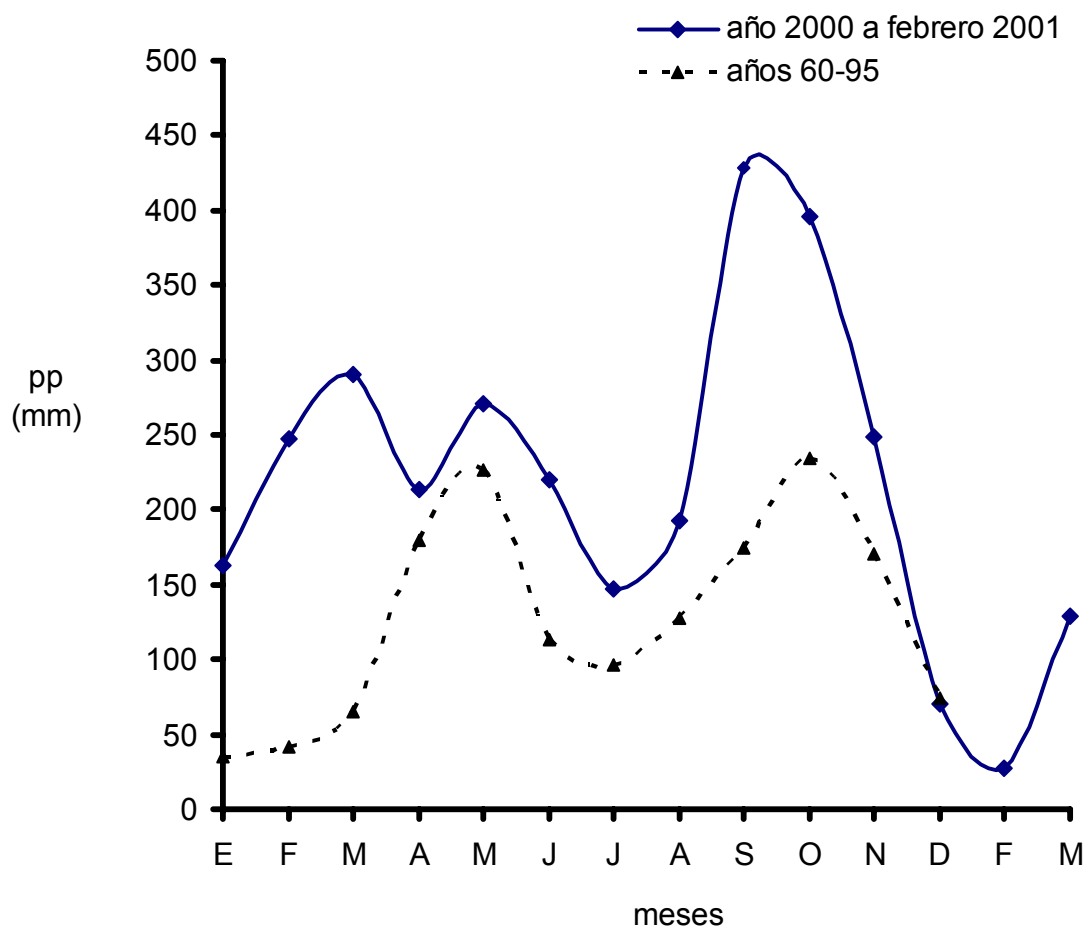


Figura 1.3. Registro de la precipitación mensual promedio durante el año 2000 hasta febrero de 2001 versus el patrón de precipitaciones determinado para la zona, desde 1960 a 1995, por la estación meteorológica de La Mucuy.

## **MATERIALES Y METODOS**

Con una frecuencia quincenal, durante un año se colectaron muestras de macroinvertebrados y se midieron algunas variables ambientales, en 25 fechas diferentes.

### **Muestras de Macroinvertebrados**

Las muestras de macroinvertebrados se colectaron con una red de Surber (área: 0.0961 m<sup>2</sup>, porosidad: 300 μm). Se tomaron 6 muestras, tres para los hábitats de rápidos y tres para los remansos. Los rápidos se caracterizaron por ser las zonas donde la corriente de agua corría turbulentamente sobre un fondo rocoso. Los remansos, se ubicaron en los sitios donde la corriente del agua fluía a velocidad muy baja, sin turbulencia y sobre un sustrato compuesto principalmente por grava, grava y algunos cantos rodados de tamaño variado.

Las muestras se limpiaron en el campo, separando la fauna del material orgánico e inorgánico, y se preservaron en alcohol isopropílico al 70%. Los especímenes se trasladaron al laboratorio donde se identificaron y cuantificaron en términos de densidad, es decir, número de organismos por metro cuadrado. Finalmente fueron fijados y almacenados en Fluido de Kahle (Wiggins 1998).

Para la identificación de las ninfas de efemerópteros hasta el nivel de género se usaron las claves de Domínguez et al. (1992) y Domínguez et al. (2001). Los restantes órdenes de insectos fueron identificados hasta familia o

hasta el nivel más bajo posible con ayuda de las claves de Merritt & Cummins (1996) y Wiggins (1998). Los adultos de efemerópteros se capturaron con una trampa de luz (una tela blanca perpendicular al suelo y un bombillo de luz blanca atrayente; Merritt, Resh & Cummins 1996) en las mismas fechas del muestreo de la fauna bentónica. La trampa se colocó desde el inicio del atardecer (18:00 h aprox.) hasta entrada la noche (20:00 h aprox.). Los subimagos (subadultos) se capturaron y almacenaron en pequeñas cajas oscuras para inducir su transformación a imagos (adultos). Los efemerópteros ya adultos fueron capturados con pinzas humedecidas en alcohol y preservados directamente en alcohol etílico al 80%. La densidad de adultos fue expresada en número de individuos por hora de captura.

### **Variables Físicas**

En cada período de muestreo se determinó la temperatura del agua (°C), la temperatura del aire (°C) con un termómetro ambiental, la conductividad ( $\mu\text{S}$ ) mediante un conductímetro, el ancho (m) y la profundidad del río (m) utilizando cintas métricas, la velocidad de la corriente (m/seg) mediante el método del flotador (Allan 1995), la descarga ( $Q \text{ m}^3/\text{seg}$ ) a partir de los datos de ancho, profundidad y velocidad y por último la turbidez mediante un turbidímetro. Los datos de precipitación fueron obtenidos de los registros de una estación meteorológica ubicada dentro de las instalaciones de la truchicultura.

### **Variables Químicas**

En cada período de muestreo se determinó, el pH mediante un pHmetro marca Hanna, la concentración de oxígeno mediante el método de Winkler, la dureza y la alcalinidad utilizando métodos volumétricos, y la materia orgánica en suspensión mediante filtración en vacío (Lind 1974). Se cuantificó la materia orgánica y el detritus acumulados en cada hábitat. La materia orgánica se colectó conjuntamente con la fauna, mediante una red de Surber. En el campo los restos de hojarasca, ramitas y demás fragmentos capturados por la red, fueron separados manualmente. Al mismo tiempo, el detritus se recolectó con la ayuda de tamices con porosidad igual a 300  $\mu\text{m}$ . Toda la materia orgánica se almacenó en bolsas para ser trasladadas al laboratorio donde se procedió a secarla en una estufa a 60°C por 48 horas y posteriormente pesarla, obteniendo así su peso seco. Luego fue incinerada a 550°C y pesada obteniendo el peso libre de cenizas (Yule 1996b).

### **Análisis Estadísticos.**

Para el análisis de las variaciones temporales de la composición abundancia y diversidad de los géneros de efemerópteros, las muestras colectadas tanto en rápidos como en remansos fueron evaluadas como una sola muestra unificada. Por lo tanto, en la evaluación de los cambios temporales no se discriminó entre la composición y densidad de

efemerópteros hábitats de rápidos y la composición y densidad de efemerópteros en hábitats de remansos.

Para comparar la densidad de efemerópteros entre las épocas de baja y alta precipitación, según el patrón bimodal establecido para la zona, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y la prueba *a posteriori* de Dunn (Conover 1980) dado que las densidades de efemerópteros no mostraron distribución normal. La diversidad se cuantificó mediante los números de Hill ( $N_1$  y  $N_2$ ), donde  $N_1 = e^{-H}$  y  $N_2 = 1/D$ , siendo  $H$  = índice de diversidad de Shannon-Wiener y  $D$  = índice de diversidad de Simpson. Los cambios en la composición y la abundancia de los géneros de efemerópteros a lo largo del ciclo anual se evaluaron mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP), utilizando los datos de densidad transformados en el  $\log(X+1)$ , esto último se realizó con el fin de estandarizar los datos. El mismo tipo de análisis se usó para establecer las eventuales relaciones entre las variables ambientales y los cambios en la densidad y la composición de los géneros, determinando así que variables pueden explicar dichos cambios. El ACP agrupará, en un gráfico tipo biplot, a aquellas fechas que presente una similar composición y abundancia de efemerópteros.



## RESULTADOS

### Variables Físicas

La tabla 1.1 muestra los valores promedios de las variables físicas que caracterizaron a la sección muestreada en el río La Picón.

Para la temperatura del aire el valor más alto se registró en el mes de mayo (22°C) y el más bajo en el mes de febrero (11°C). Los meses en donde la temperatura del aire supera los 15 °C corresponden a los de mayor precipitación. Igual ocurre con la temperatura del agua cuyos mayores valores se presentan en los meses de mayor precipitación (figura 1.4). Ambas temperaturas se relacionaron positivamente ( $r_s$  (spearman)= 0.707,  $p < 0.01$ ).

La descarga presentó el pico mas alto en las fechas de muestreo entre abril y mayo, caracterizadas por altas precipitaciones (figura 1.5). Según el gráfico, en los meses de marzo a julio, la descarga parece responder a las fluctuaciones en los valores de precipitación, sin embargo no se encontró relación entre ambas variables en ese período ( $r_p$  (pearson)= 0.070,  $p > 0.05$ ). En las fechas de septiembre a noviembre donde los picos de precipitación son aun mayores, no se observaron valores altos de la descarga. Tampoco se encontró una relación significativa entre la descarga y la precipitación en el período que comprende agosto-febrero ( $r_p = -0.199$ ,  $p > 0.48$ ). Probablemente debido a la robustez del método del flotador y a la variabilidad intrínseca de la descarga durante el periodo de muestreo.

Tabla 1.1. Valores promedios, máximos y mínimos de las variables físicas, medidas en el río La Picón, desde marzo 2000 hasta febrero 2001.

<b>VARIABLES FISICAS</b>	<b>PROMEDIO</b>	<b>MAXIMO</b>	<b>MINIMO</b>
Temperatura del agua (°C)	11,68	12,60	10,00
Temperatura del aire (°C)	14,80	22,00	11,00
Velocidad de la corriente (m/seg)	0,55	1,00	0,35
Descarga (m <sup>3</sup> /seg)	0,50	1,00	0,35

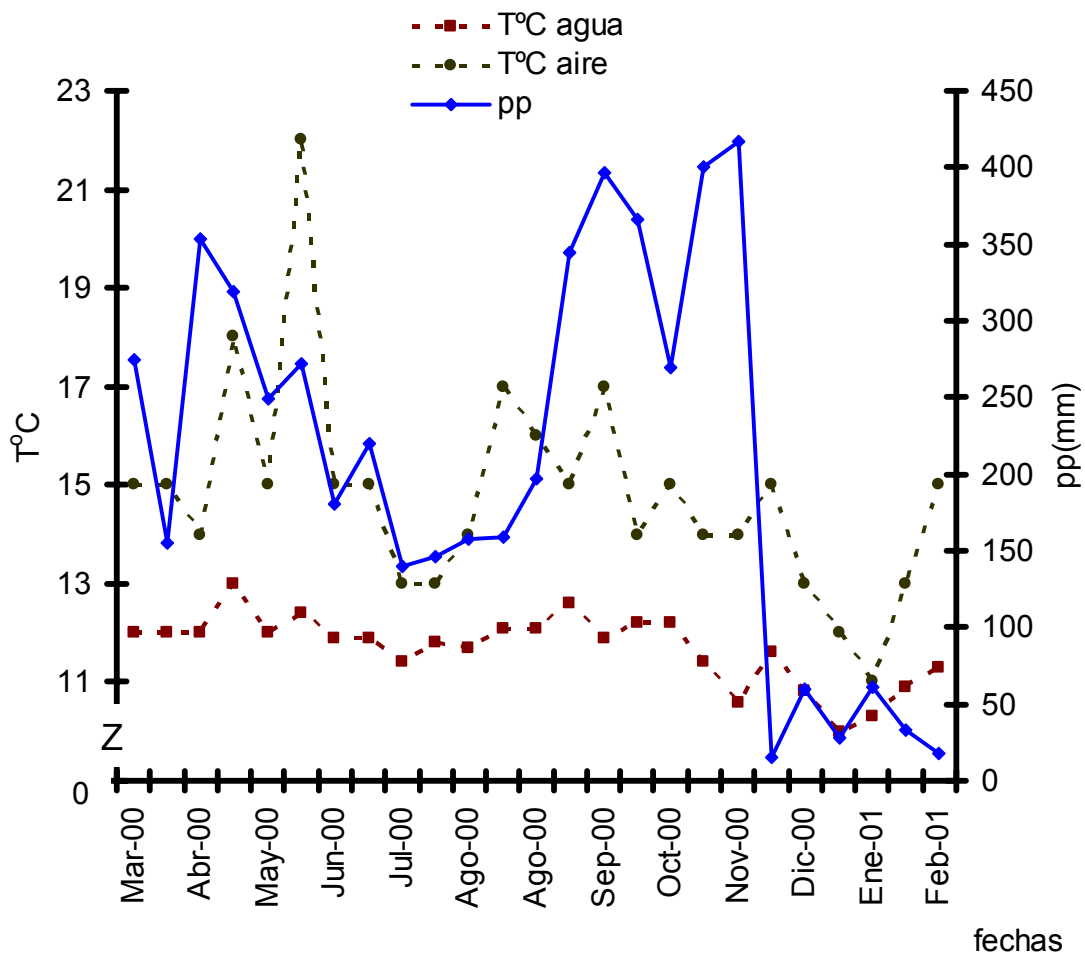


Figura 1.4. Registro de la temperatura del aire y del agua, durante el período de muestreo (marzo 2000 a febrero 2001) en el río La Picón.

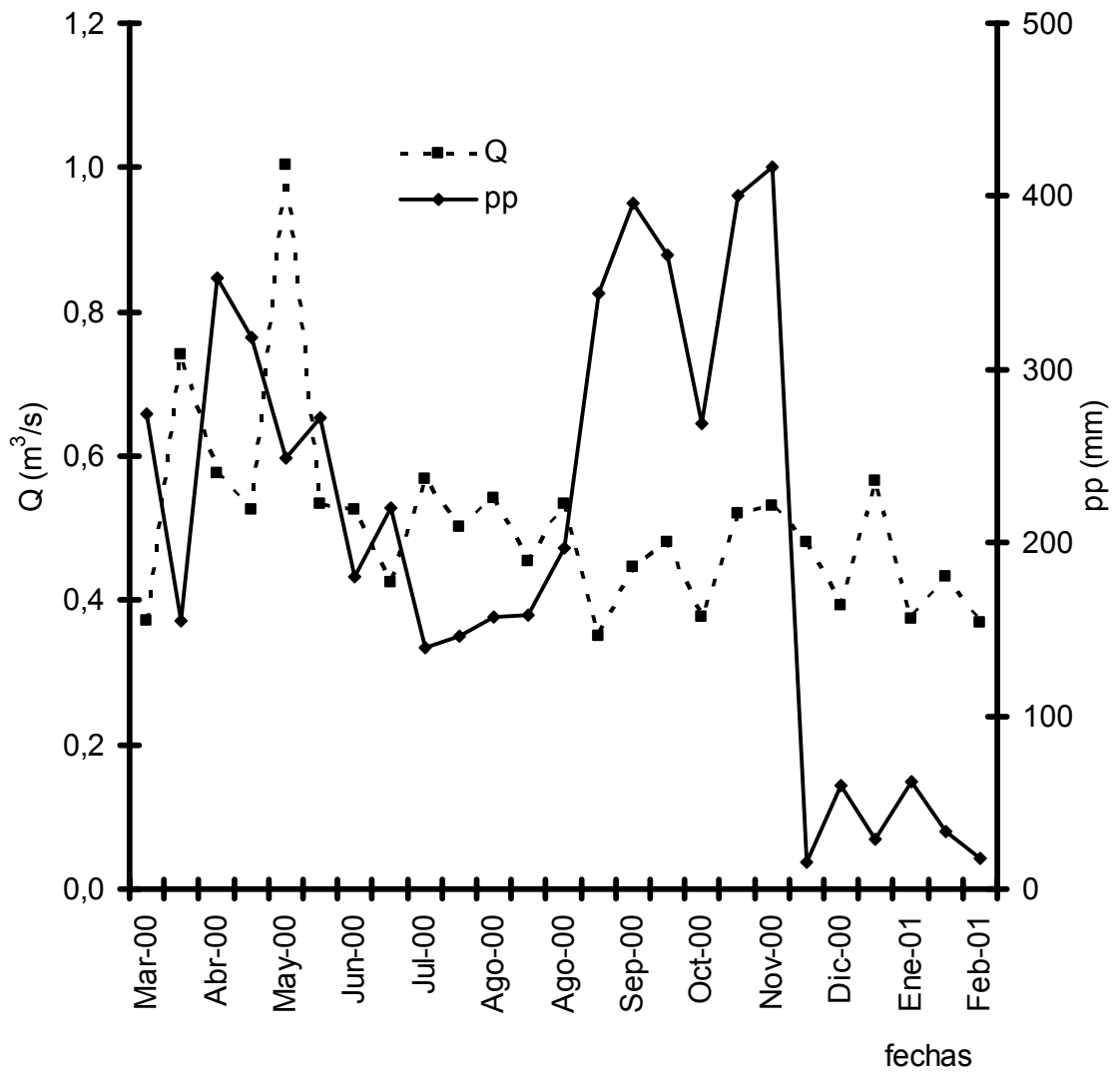


Figura 1.5. Registro de la descarga del flujo de agua versus la precipitación, en el río la Picón, durante el período de muestreo.

### Variables Químicas

La tabla 1.2 muestra los valores promedio de las variables químicas que caracterizaron a la sección muestreada en el río La Picón.

El pH presentó los valores mas altos en el primer periodo de precipitaciones altas y en el primer período de precipitaciones baja, de marzo a junio y de julio a agosto respectivamente (figura 1.6), a partir del segundo período precipitaciones altas se observaron los menores valores de pH. La conductividad fue más o menos constante a lo largo de todo el período de muestreo, con excepción del mes de marzo donde se observó el menor valor (figura 1.7). Los valores de oxígeno disuelto fluctuaron entre 8 y 9 mg /l durante la mayor parte del muestro, con excepción de los meses correspondientes a la época de menor volumen de precipitaciones (diciembre a febrero) donde se observó el mayor valor (figura 1.8). En cuanto a la turbidez, la misma fluctuó entre los 0 y 1 NTU durante casi todo el muestreo con excepción del segundo período de precipitaciones altas (septiembre a noviembre) donde se observaron los mayores valores (figura 1.9). La alcalinidad también presentó valores más o menos constantes durante todo el muestreo excepto en el período de mínimas precipitaciones donde se observó el mayor valor (figura 1.10). Por último la dureza presentó los menores valores en el primer período de precipitaciones altas (marzo a junio) y los mayores valores en el segundo período de precipitaciones altas (septiembre-noviembre) y en el segundo período de precipitaciones bajas (diciembre-febrero) (figura 1.11).

Tabla 1.2. Valores promedio, máximo y mínimo de las variables-químicas medidas en el río La Picón.

<b>VARIABLES QUIMICAS</b>	<b>PROMEDIO</b>	<b>MAXIMO</b>	<b>MINIMO</b>
<b>pH</b>	7,28	8,00	6,40
<b>Conductividad (µS)</b>	47,17	60,00	45,00
<b>Oxigeno Disuelto (mg/l)</b>	8,82	12,85	7,84
<b>% de oxigeno disuelto</b>	78,45	111,05	71,46
<b>Turbidez (NTU)</b>	0,73	2,00	0,13
<b>Alcalinidad (mg/l)</b>	14,28	29,00	13,00
<b>Dureza (mg/l)</b>	26,21	28,64	23,27
<b>Materia orgánica (g/m<sup>2</sup>)</b>	194,79	560,79	34,88

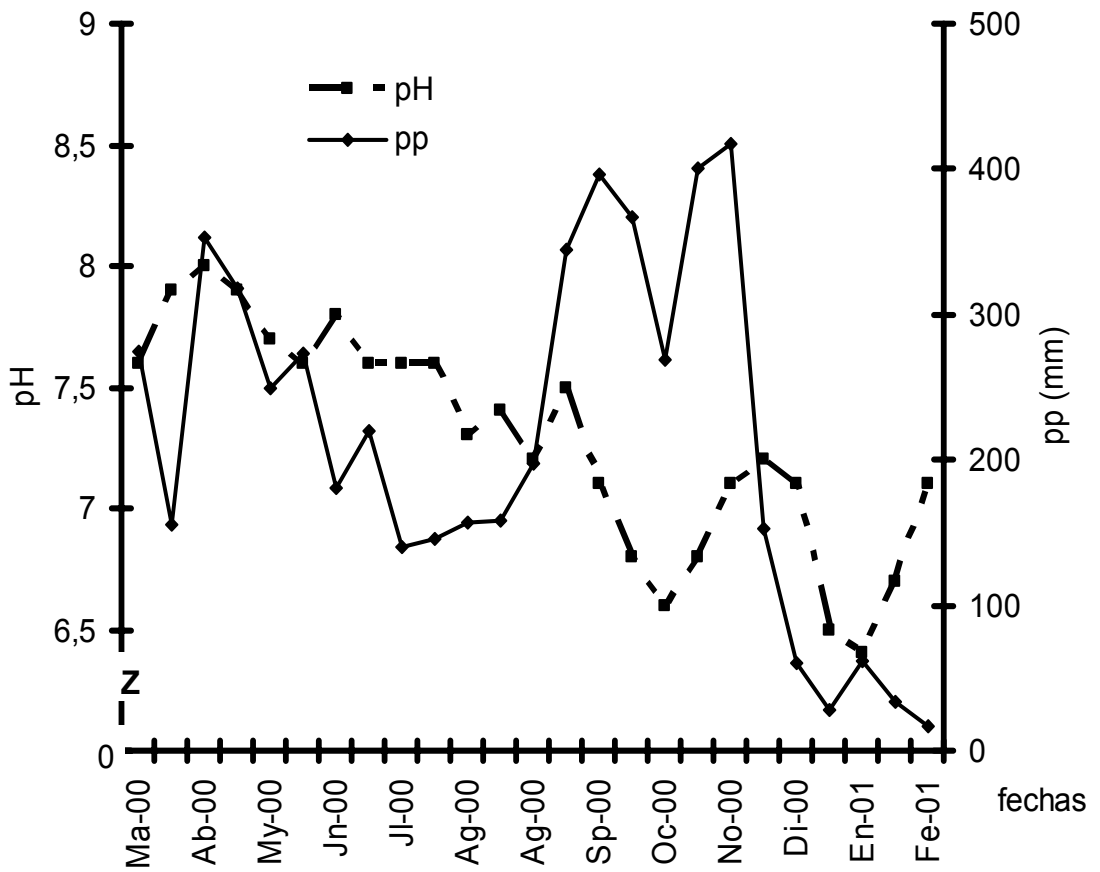


Figura 1. 6. Registro del pH versus la precipitación durante el período de muestreo (marzo 2000 a febrero 2001) en el río La Picón.

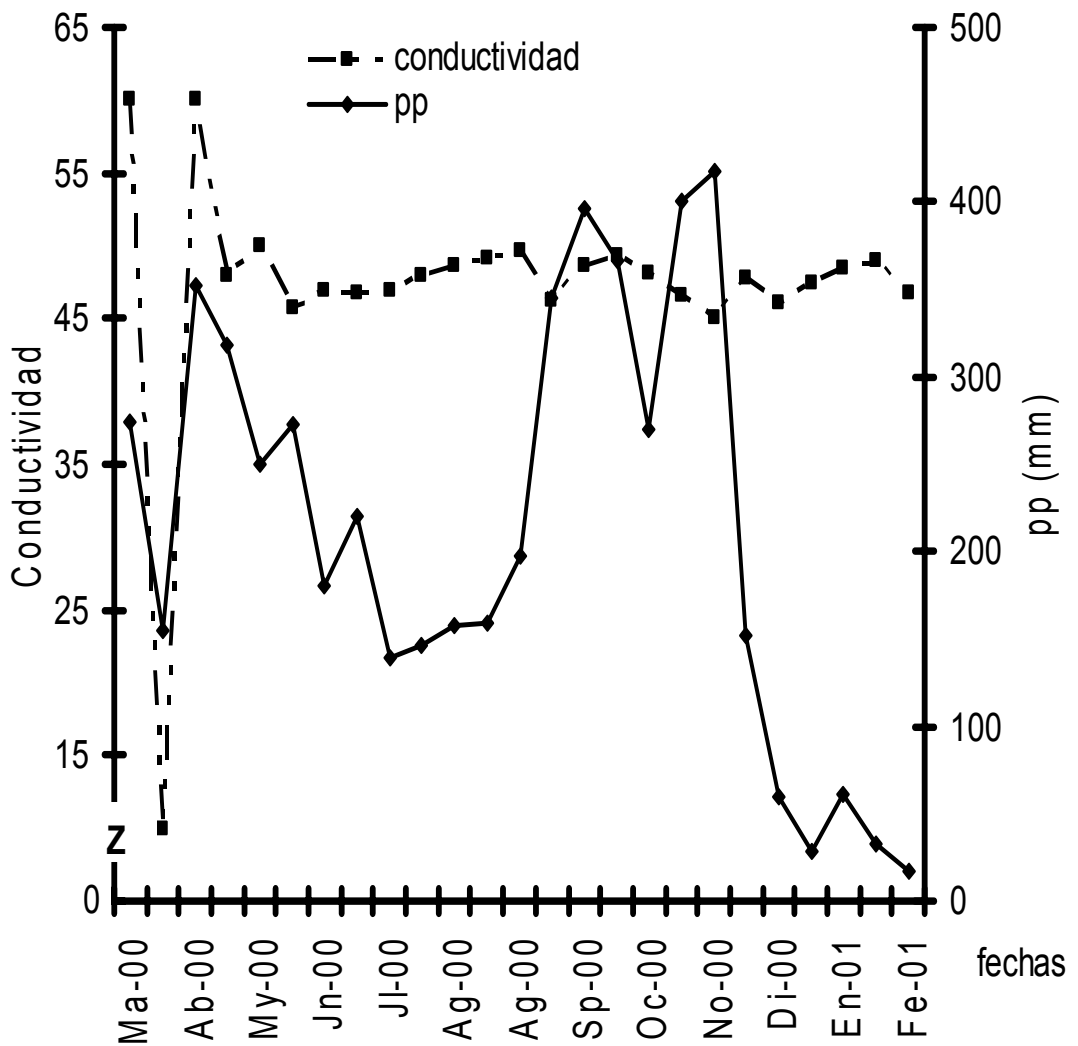


Figura 1. 7. Registro de la conductividad versus la precipitación durante el período de muestreo (marzo 2000 a febrero 2001) en el río La Picón.



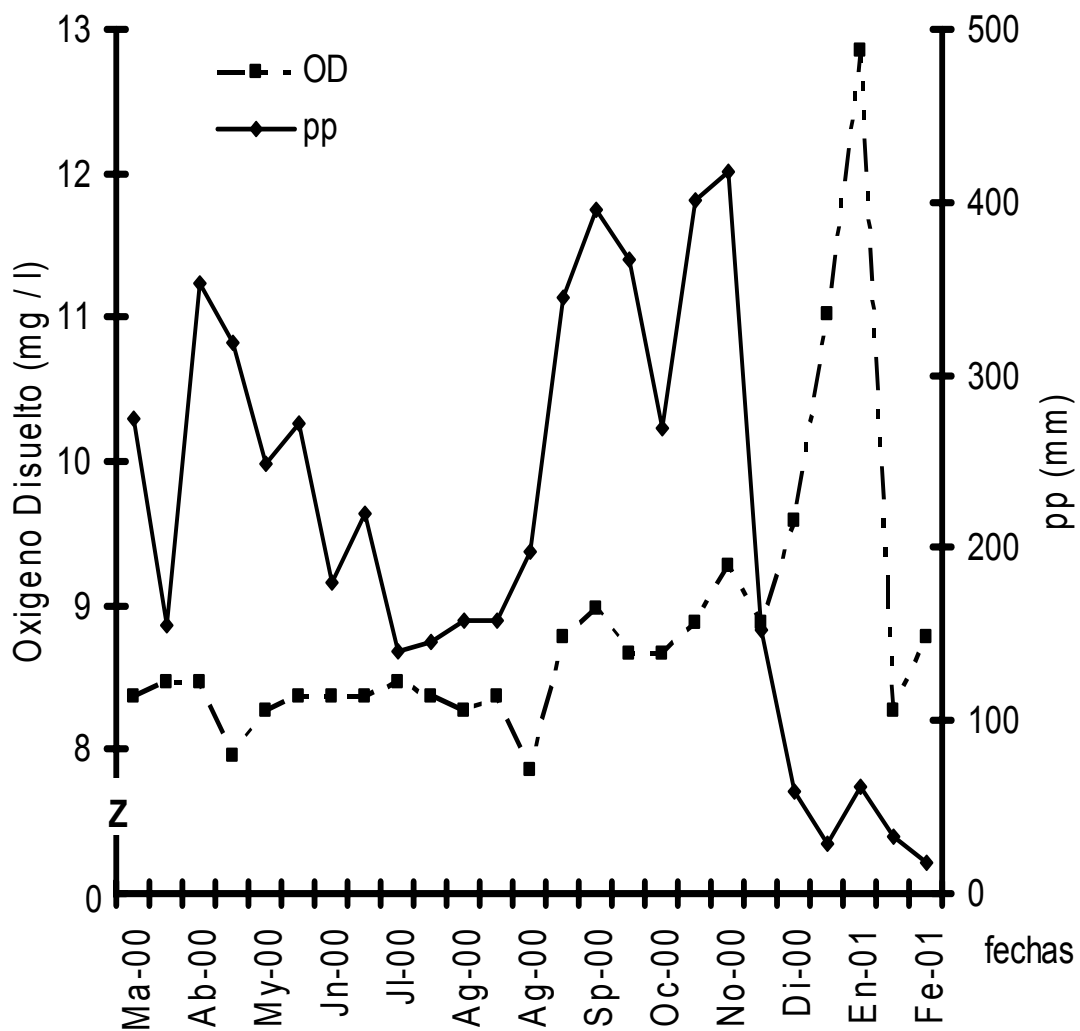


Figura 1. 8. Registro del oxígeno disuelto versus la precipitación durante el período de muestreo (marzo 2000 a febrero 2001) en el río La Picón.

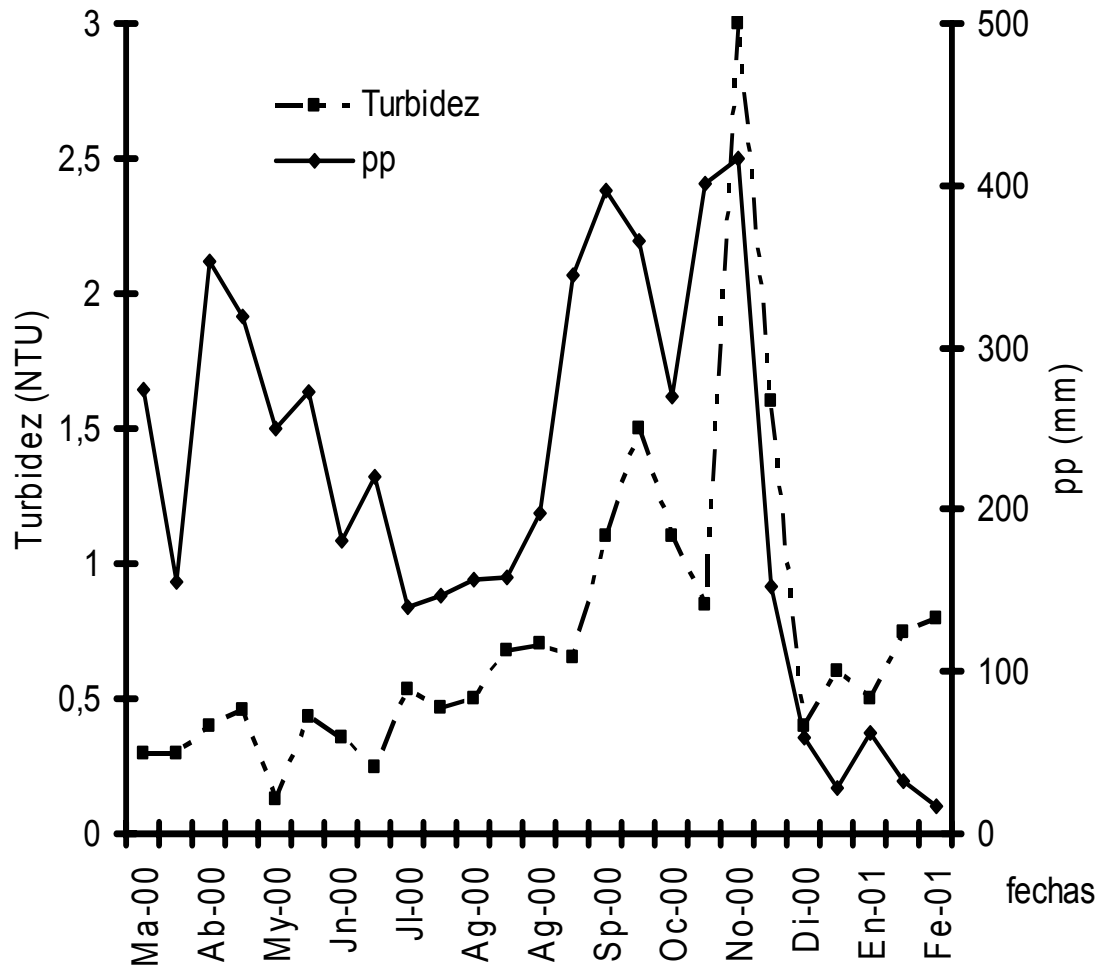


Figura 1. 9. Registro de la turbidez versus la precipitación durante el período de muestreo (marzo 2000 a febrero 2001) en el río La Picón

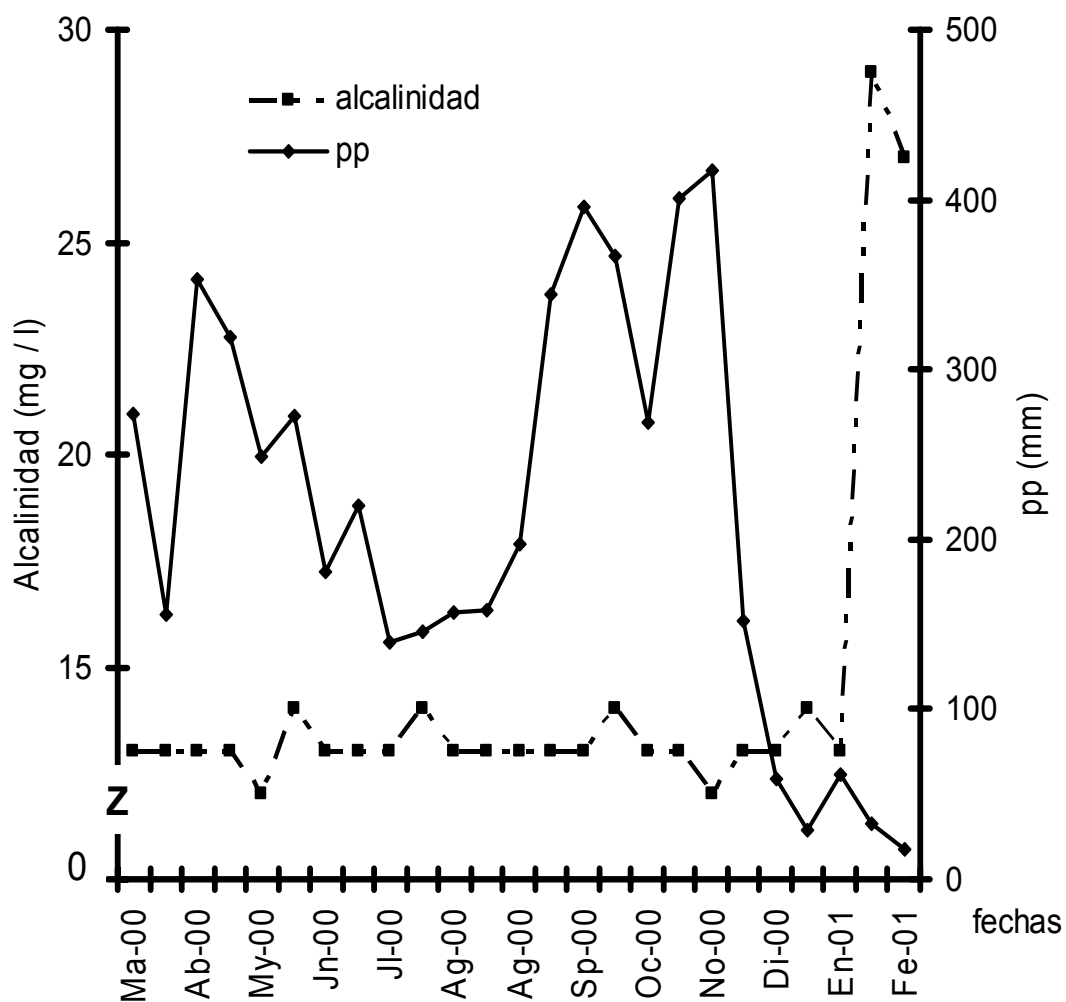


Figura 1. 10. Registro de la alcalinidad versus la precipitación durante el período de muestreo (marzo 2000 a febrero 2001) en el río La Picón.

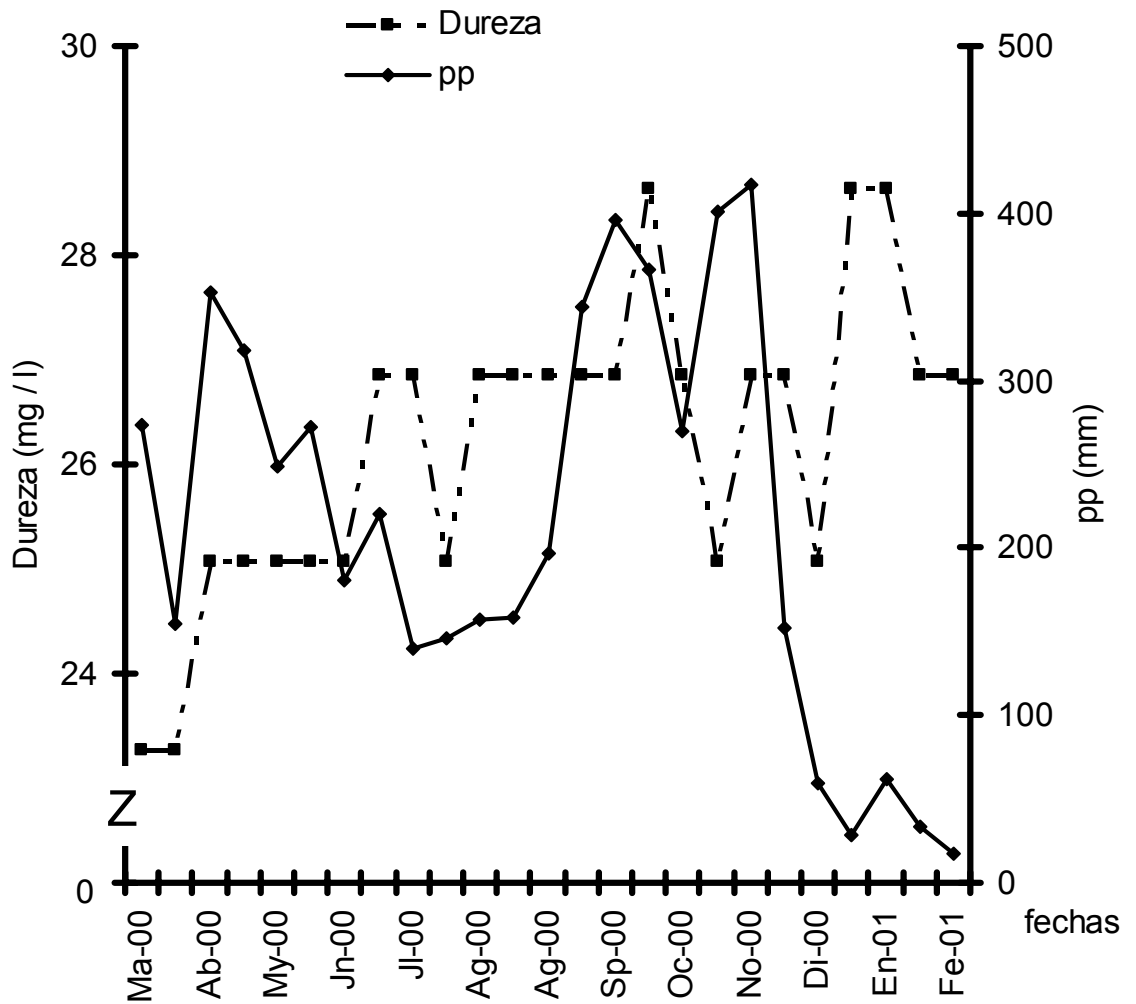


Figura 1. 11. Registro de la dureza versus la precipitación durante el período de muestreo (marzo 2000 a febrero 2001) en el río La Picón.

### La Fauna Bentónica

Para efectos del análisis de los cambios estacionales de composición, abundancia y diversidad de los géneros de efemerópteros no se hizo diferenciación alguna entre las muestras tomadas en los hábitats de rápidos y remansos.

La tabla 1.3 presenta un listado de los macroinvertebrados bentónicos presentes en el río La Picón y sus respectivas abundancias relativas (promedio anual). El orden Ephemeroptera fue el que más contribuyó al total de individuos (46.11%) en la comunidad de macroinvertebrados bentónicos del río La Picón (figura 1.12). Este orden estuvo representado por tres familias (Baetidae, Leptohyphidae y Leptophlebiidae) y nueve géneros (figura 1.13), siendo *Baetodes* el más común (29.7%) y *Americabaetis* el más raro (0.7%).

Con el propósito de evidenciar el efecto de la precipitación sobre la densidad total y la densidad de cada género de efemerópteros, se acumularon los valores de precipitación para los treinta días previos a cada fecha de muestreo, y se graficaron contra la densidad de las ninfas (figura 1.14). Con la precipitación acumulada de los treinta días previos a cada período de muestreo se obtuvo la mejor correlación entre dicha precipitación y la densidad de ninfas. La densidad disminuyó en los dos períodos de mayor precipitación (abril a junio y septiembre a noviembre), y aumentó durante las fechas de menor precipitación (julio a agosto y diciembre a marzo). La figura

1.15 muestra la tendencia de disminución de la densidad a medida que aumentan los valores de precipitación ( $r_P = -0.585$ ;  $p < 0.05$ ).

Tabla 1.3. Lista y abundancia relativa (promedio anual) de los taxa que conforman la comunidad bentónica del río La Picón

<b>Ordenes</b>	<b>Taxa</b>	<b>Abundancia relativa en %</b>
Ephemeroptera	<i>Baetodes</i>	13,74
	<i>Leptohyphes</i>	9,38
	<i>Thraulodes</i>	8,79
	<i>Andesiops</i>	7,77
	<i>Prebaetodes</i>	4,02
	<i>Haplohyphes</i>	1,35
	<i>Trichorythodes</i>	0,54
	<i>Farrodes</i>	0,47
	<i>Americabaetis</i>	0,11
Diptera	Orthoclaadiinae	11,61
	Tanypodinae	5,36
	Simulidae	5,30
	Tanytarsiini	4,25
	Chironominae	1,95
	Tipulidae2	1,55
	Tipuldae1	1,33
	Athericidae	0,48
	Ceratopogonidae1	0,30
	Empididae	0,27
	Muscidae	0,11
	Dixidae	0,09
	Dolichopodidae	0,07
	Tipulidae 3	0,04
	Ceratopogonidae2	0,02
	Ephydridae	0,01
Trichoptera	Glossosomatidae	4,51
	<i>Leptonema</i>	2,63
	<i>Smicridea</i>	2,24
	<i>Atopsyche</i>	0,91
	Odontoceridae	0,58
	<i>Phylloicus</i>	0,47
	Leptoceridae2	0,44
	Leptoceridae1	0,44
	Hydroptilidae1	0,36
	Polycentropodidae	0,32

Tabla 1.3 (...continuación)

<b>Ordenes</b>	<b>Taxa</b>	<b>Abundancia relativa (%)</b>
Trichoptera	Hydroptilidae <sup>2</sup>	0,25
	<i>Nectopsyche</i>	0,11
	Hydroptilidae <sup>3</sup>	0,11
	Leptoceridae 3	0,10
Coleoptera	Elmidae B	0,55
	ElmidaeAd	0,53
	<i>Psephenus</i>	0,18
	Elmidae C	0,17
	Scirtidae	0,08
	Elmidae D	0,06
	Staphilinidae L	0,03
	Elmidae A	0,03
	StaphilinidaeAd	0,02
	Hidraenidae	0,02
	Ptylodactilidae	0,01
	Elmidae E	0,01
	Carabidae	0,01
	Plecoptera	<i>Anacroneuria</i> O
<i>Anacroneuria</i> A		1,04
Lepidoptera	Noctuidae	0,02
	Pyralidae	0,01
Odonata	Aeshnidae	0,03
Otros macro-invertebrados	Hydracarina	0,25
	Isopoda	0,03
	Oligochaeta	0,29
	Turbellaria	0,03
	Pulmonata	0,03



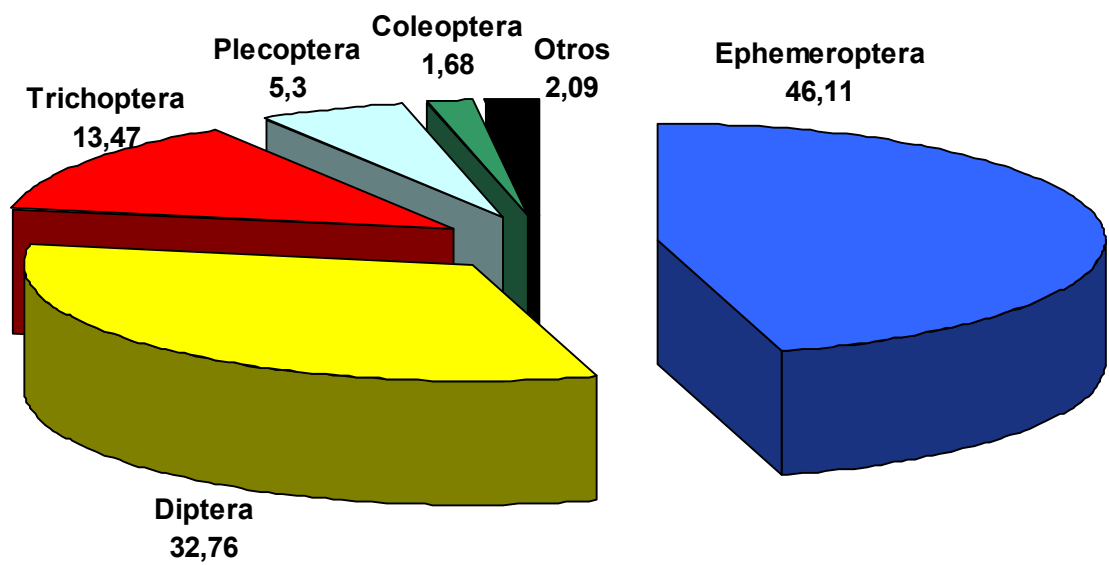


Figura 1.12. Distribución porcentual de los ordenes de Insectos presentes en el río La Picón. Porcentaje de Individuos por orden.

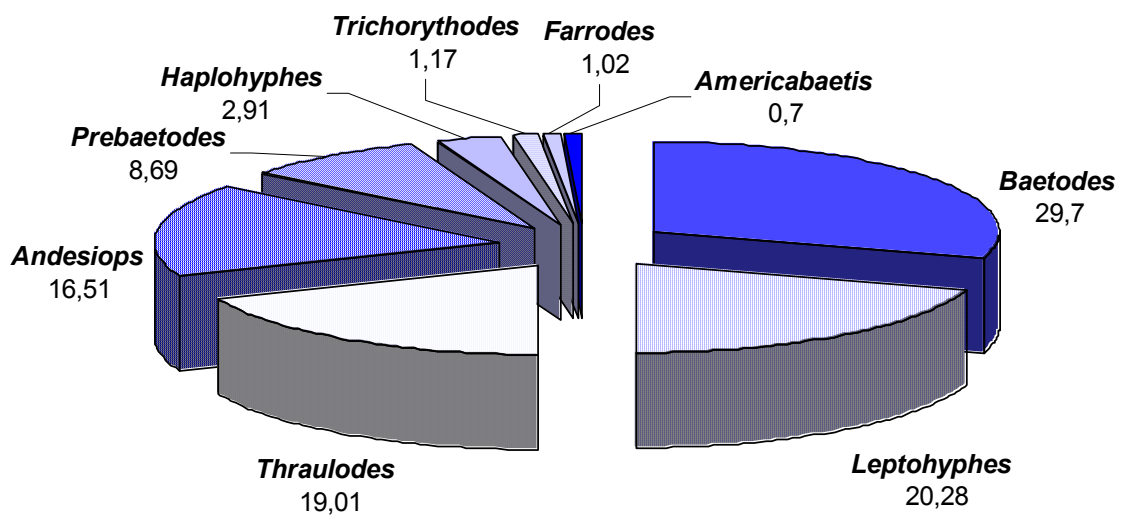


Figura 1.13. Distribución porcentual de los géneros de Ephemeroptera (ninfas) presentes en el río la Picón. Porcentaje de individuos por género.

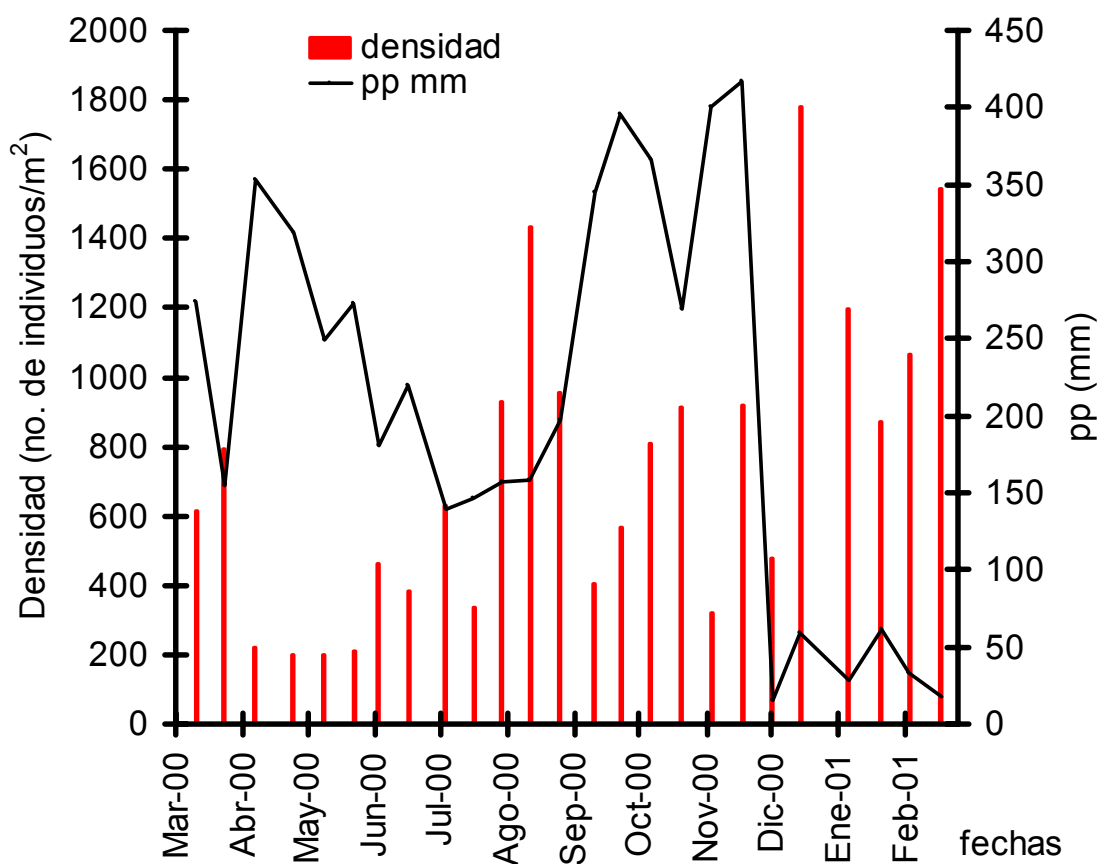


Figura 1.14. Valores de la densidad de individuos del Orden Ephemeroptera del río La Picón y de la precipitación acumulada los 30 días previos a cada fecha de muestreo.

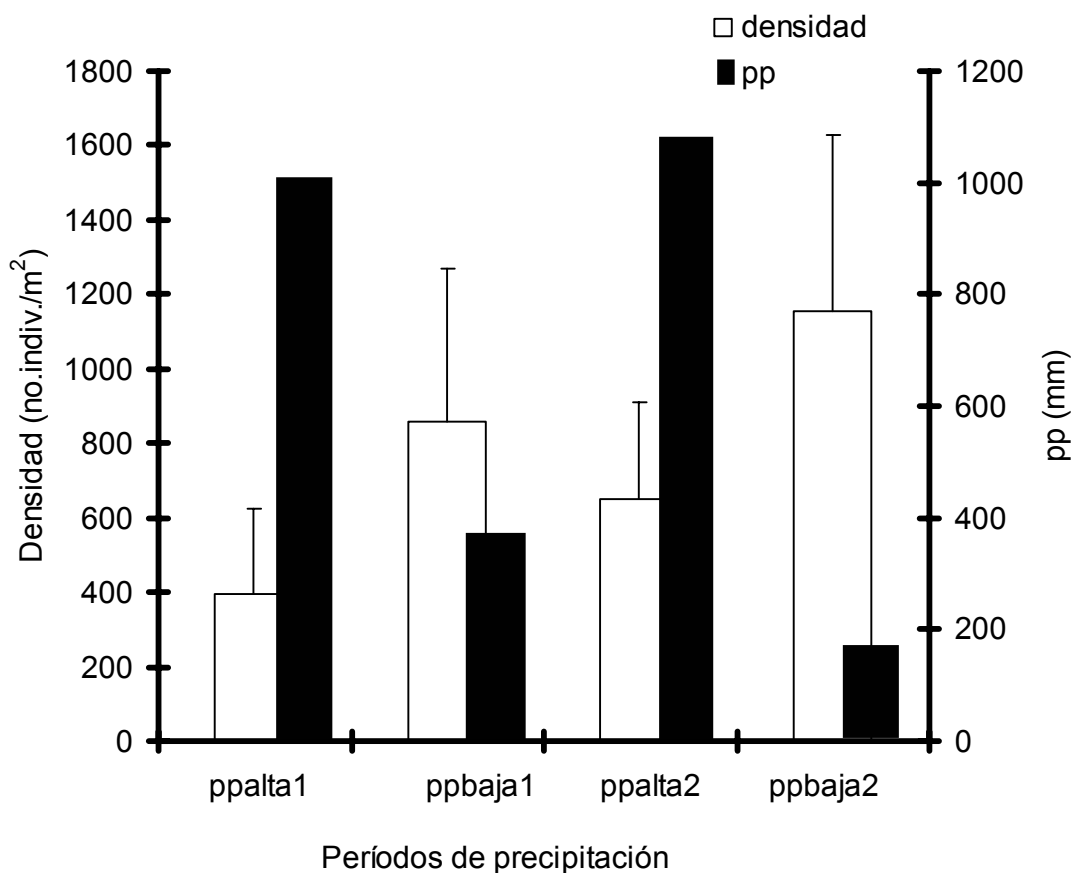


Figura 1.15. Valores promedio de la densidad de efemerópteros del río La Picón, para cada período de precipitación.

ppalta1= primer período de precipitación alta (marzo-junio, 2000)

ppbaja1= primer período de precipitación baja (julio-agosto, 2000)

ppalta2= segundo período de precipitación alta (septiembre-noviembre, 2000)

ppbaja2= segundo período de precipitación baja (diciembre 2000 a febrero 2001).

Una comparación de las densidades promedios de efemerópteros entre los cuatro períodos de precipitación definidos dentro del patrón de precipitación de la zona, mediante la prueba de Kruskal-Wallis (Conover, 1980), demostró que no hay diferencias significativas en cuanto a las densidades promedios ( $P < 0.01$ ), entre los períodos de baja precipitación, ni entre los períodos de mayor precipitación (figura 1.16). Sin embargo, al comparar las densidades promedios de los períodos de baja precipitación con las densidades promedios de los períodos de alta precipitación sí se evidenciaron diferencias significativas ( $p < 0.01$ ).

Los cambios en la diversidad de géneros se muestran en la figura 1.17. Desde el mes de marzo al mes de julio, los valores de  $N_1$  y  $N_2$  fluctuaron entre los 4 y 5 géneros, disminuyendo en el mes de agosto. En los meses siguientes la diversidad promedio aumentó alcanzando los mayores valores en septiembre y noviembre.

El patrón de cambios de la densidad de géneros de efemerópteros (figuras 1.18 y 1.19), mostró dos tendencias claramente definidas: por un lado, algunos géneros como *Baetodes*, *Leptohyphes*, *Thraulodes*, *Andesiops* y *Prebaetodes* estuvieron presentes durante todas las fechas de muestreo, y en ese orden dominaron en densidad, siendo *Baetodes* el género más abundante (figura 1.18). Solamente *Baetodes* ( $r_p = -0.389$  para  $p < 0.1$ ), *Leptohyphes* ( $r_p = -0.53$  para  $p < 0.01$ ) y *Thraulodes* ( $r_p = -0.487$  para  $p < 0.05$ ) se relacionaron negativamente, aunque débilmente con la precipitación acumulada. Por otro lado, los géneros *Haplohyphes*, *Trichorythodes*,

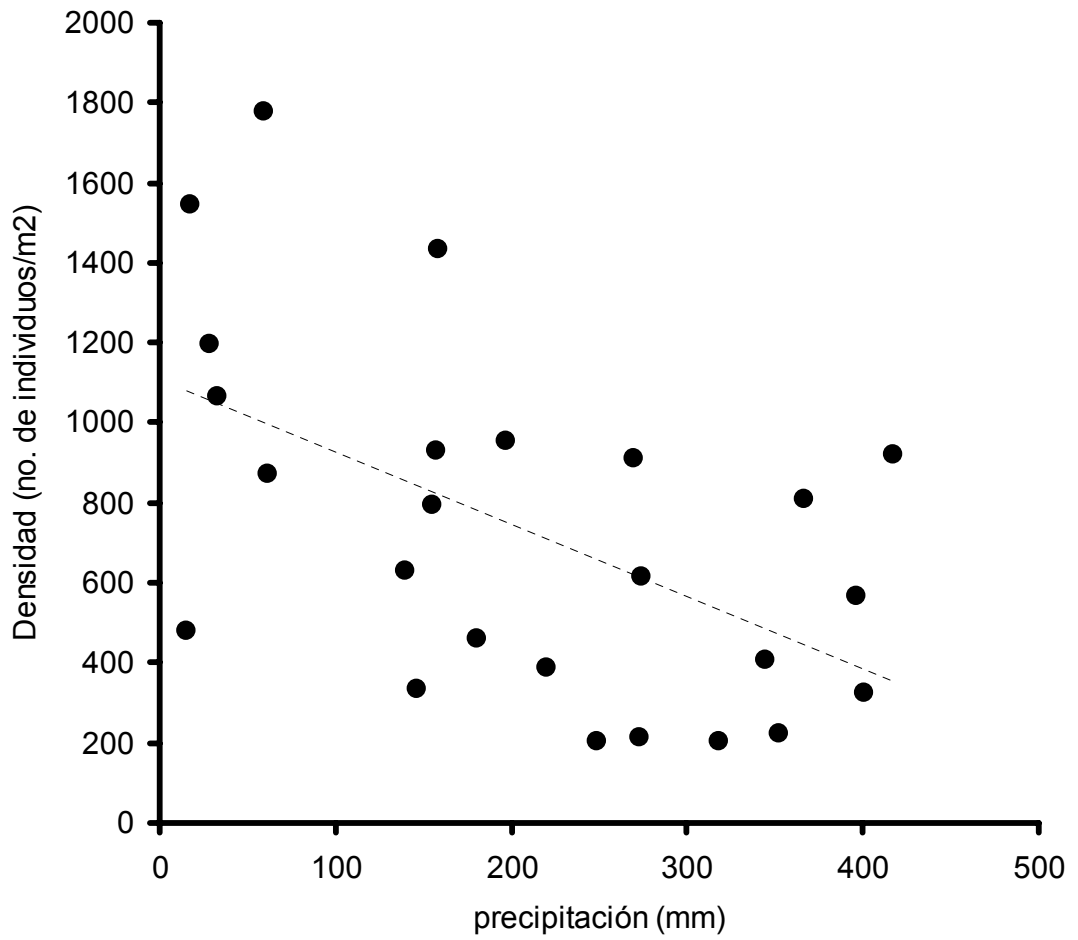


Figura 1.16. Dispersión de los valores de densidad de efemerópteros del río La Picón, en función de los valores de precipitación.

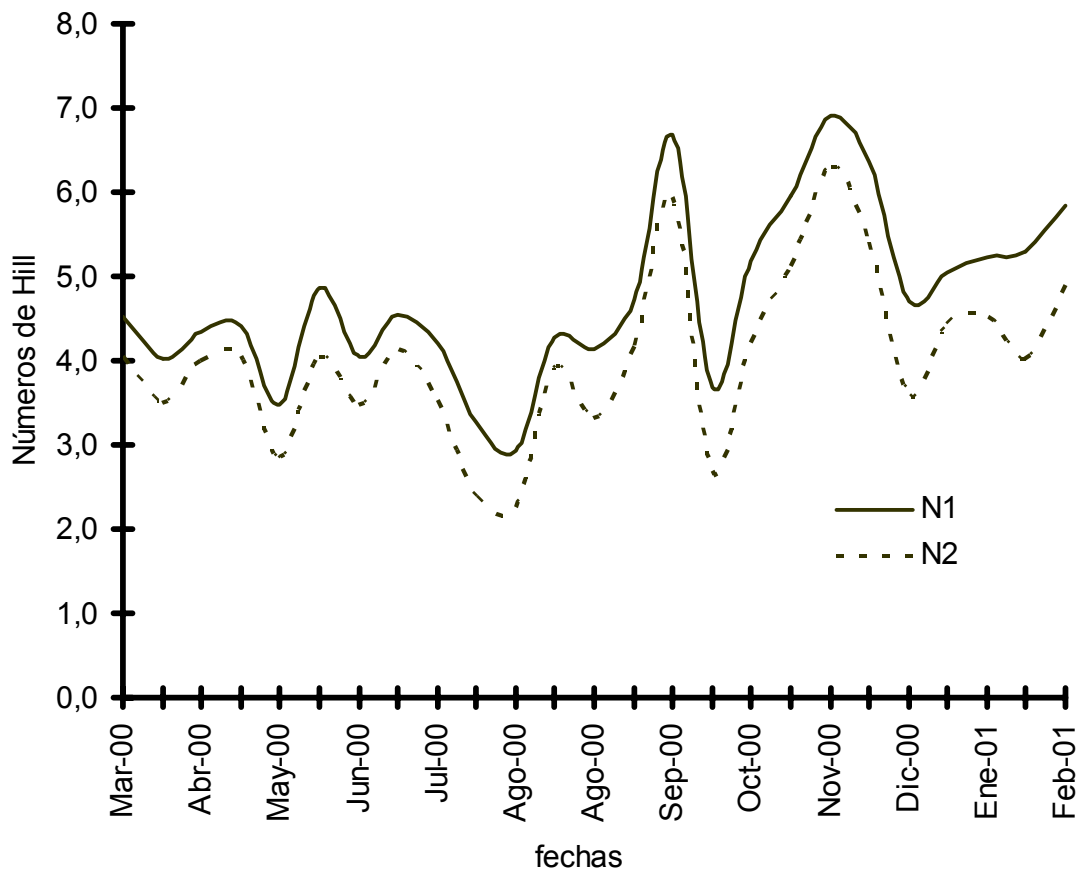


Figura 1.17. Valores de la diversidad de los géneros de efemerópteros del río La Picón, para el período de muestreo.

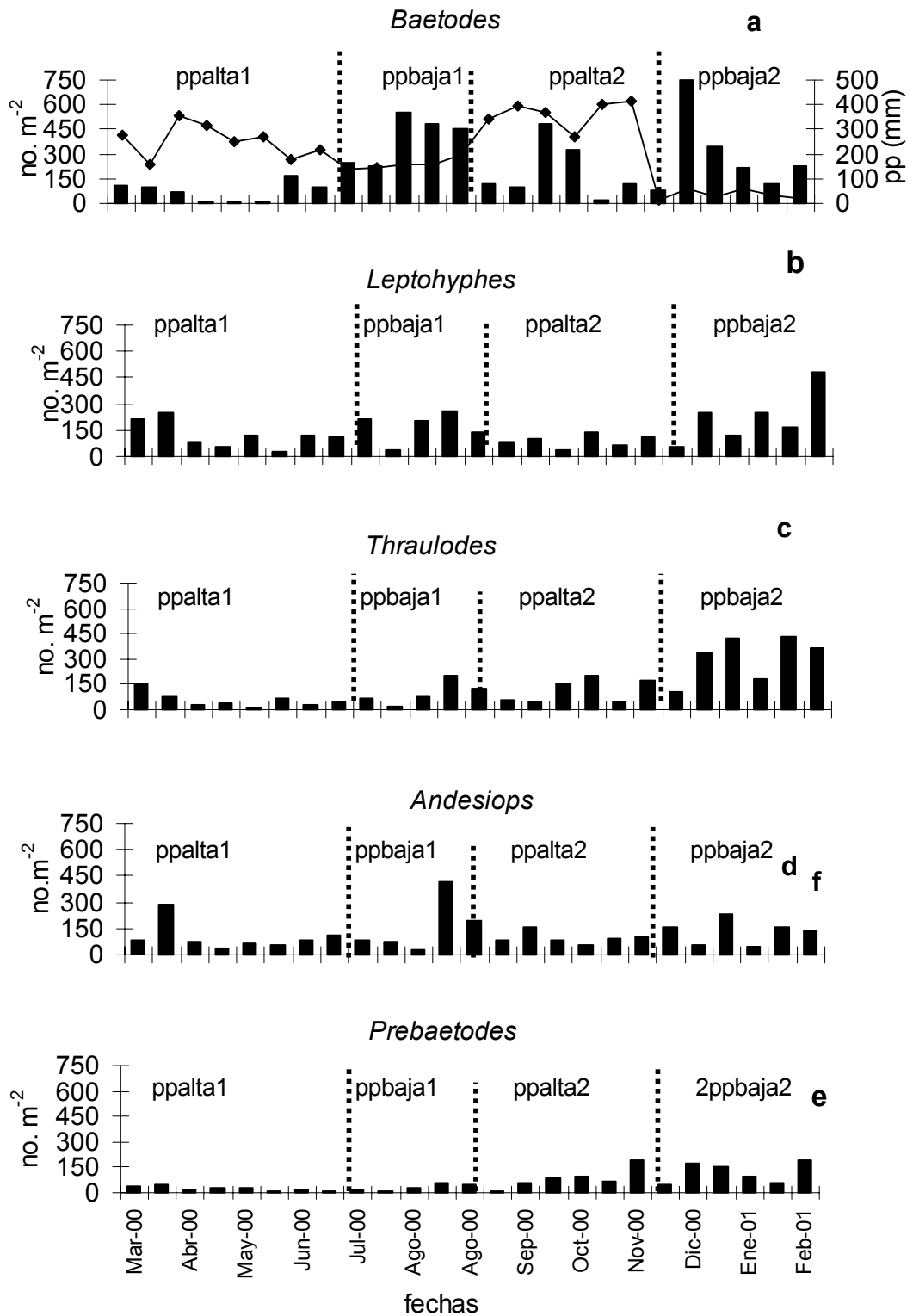


Figura 1.18. Valores de la densidad de a) *Baetodes*, b) *Leptohyphes*, c) *Thraulodes*, d) *Andesiops* y e) *Prebaetodes* en el río La Picón, durante el periodo de muestreo. Se indica la precipitación en línea negra. 52



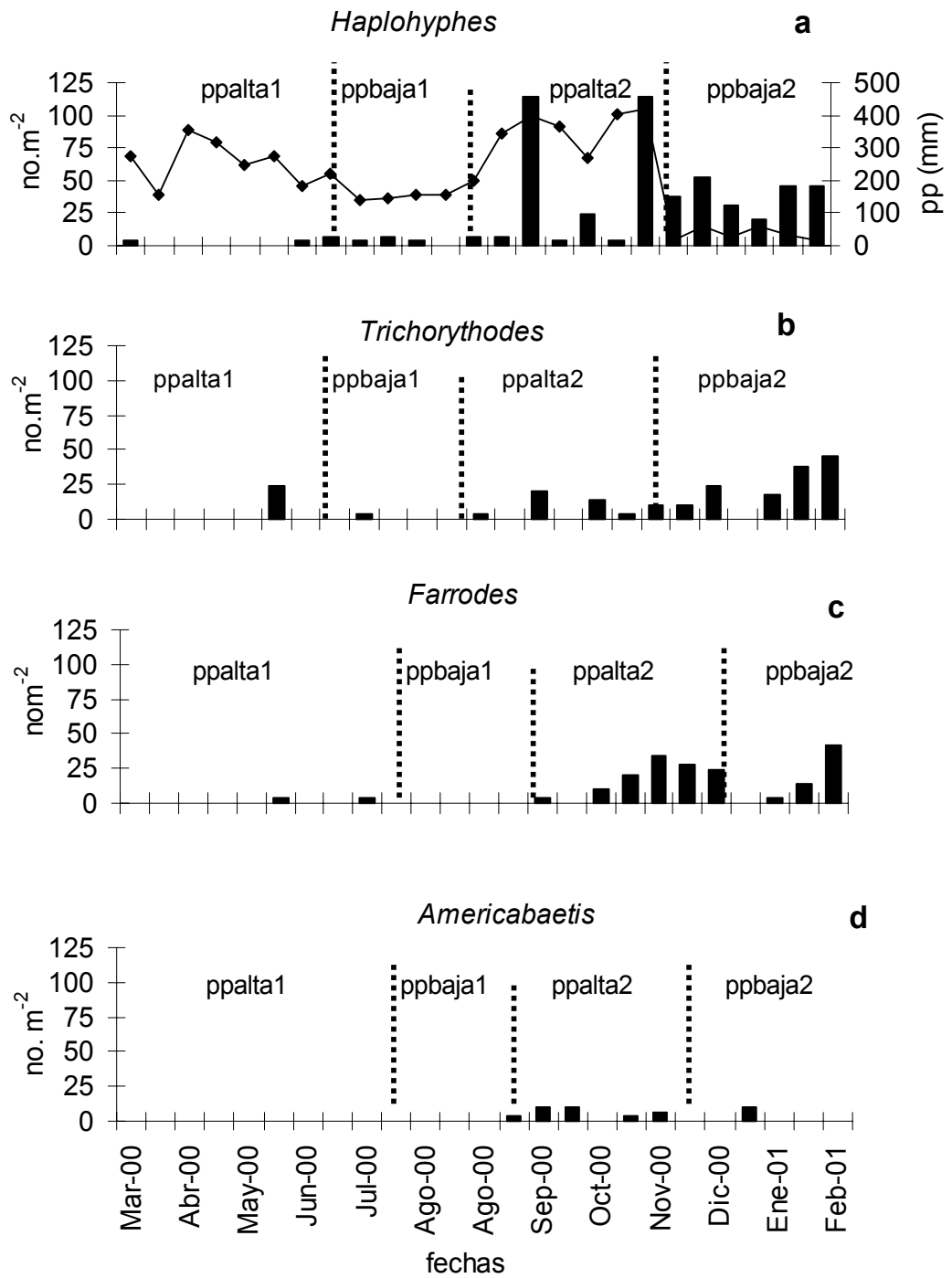


Figura 1.19. Valores de la densidad de a) *Haplohyphes*, b) *Trichorythodes*, c) *Farrodes* y d) *Americabaetis* en el río La Picón durante el período de muestreo. Se indica la precipitación en línea negra.

*Farrodes* y *Americabaetis* se colectaron en algunas épocas y sus densidades resultaron ser bajas (figura 1.19). Únicamente *Americabaetis* se relacionó positivamente con la precipitación acumulada ( $r_s = 0.458$  para  $p < 0.05$ ). Aún cuando la mayoría de los géneros, no mostraron relaciones significativas con la precipitación acumulada durante 30 días previos al muestreo, es evidente que para los géneros *Baetodes*, *Leptohyphes* y *Thraulodes* las densidades disminuyeron en los meses de mayor precipitación y viceversa. En general, desde diciembre a febrero los valores de precipitación tienden a ser mucho menores y es precisamente en esos meses donde hay un mayor repunte de la densidad de estos géneros.

Con el propósito de determinar cuales variables ambientales afectan la variación temporal de la densidad de los géneros de efemerópteros, se utilizó un análisis de componentes principales (ACP). El ordenamiento generado con esta metodología (figura 1.20a) separó claramente las fechas de muestreo en dos grupos. En los dos cuadrantes del lado izquierdo del gráfico se encuentran todas las fechas de muestreo que mostraron las mayores densidades de los géneros de efemerópteros (todas las fechas de enero, febrero y diciembre junto con una de las fechas de agosto, octubre, septiembre y noviembre). Mientras que, en los dos cuadrantes del lado derecho del gráfico se ubicaron las restantes fechas correspondientes a las épocas con menor densidad de géneros (marzo, abril, mayo, junio, julio, y algunas de agosto, septiembre, octubre y noviembre). La abundancia de los diferentes géneros se representa en el gráfico con vectores. Así es posible

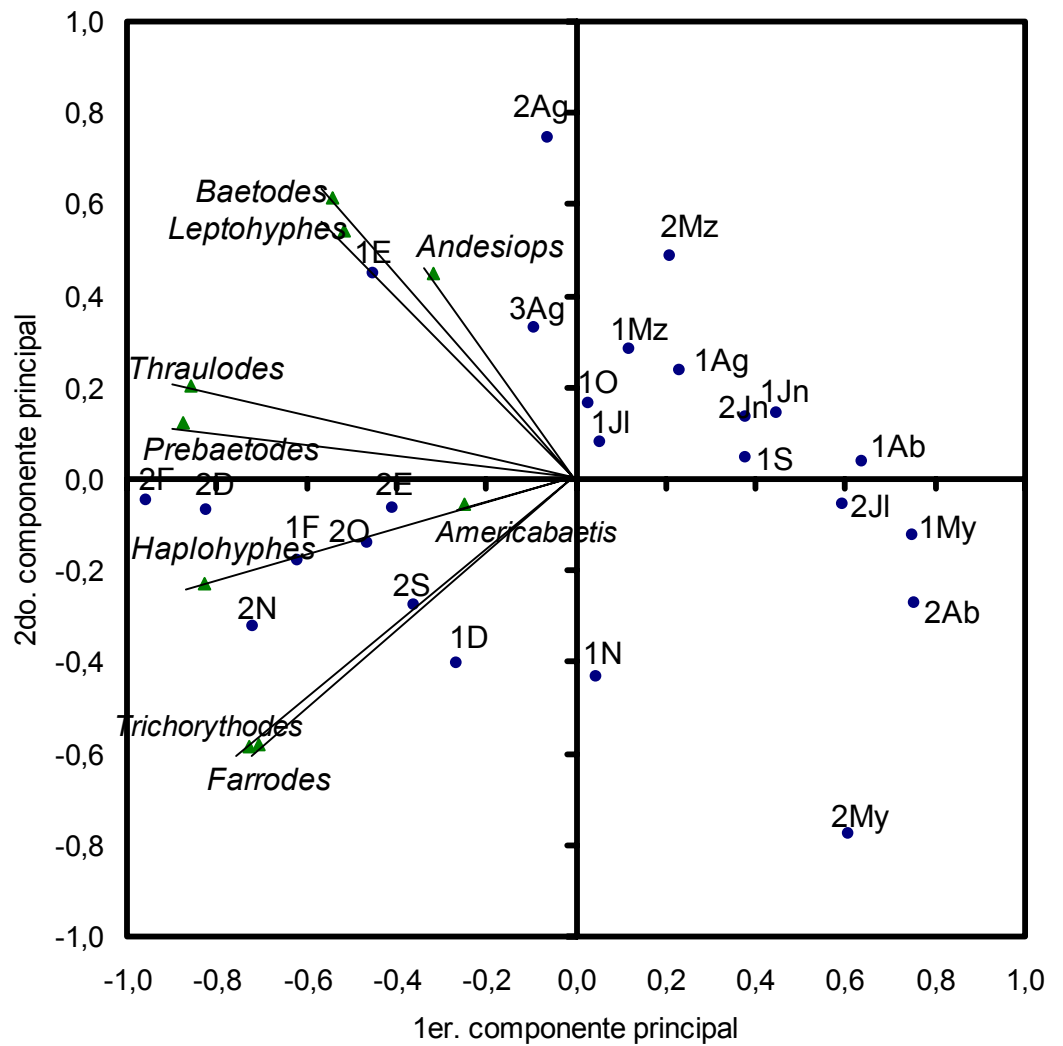


Figura 1.20a. Análisis de Componentes Principales (ACP). Ordenamiento de las fechas de muestreo en función de la densidad de los géneros de efemerópteros del río La Picón. Las flechas representan la correlación de los géneros con los componentes principales. (Identificación de las fechas en apéndice).

visualizar que los géneros *Trichorythodes*, *Haplohyphes*, *Farrodes* y *Americabaetis* fueron muy abundantes en aquellas fechas localizadas en el cuadrante inferior izquierdo. Mientras que, los géneros *Baetodes*, *Andesiops*, *Prebaetodes*, *Leptohyphes* y *Thraulodes* fueron muy abundantes en las fechas ubicadas en el cuadrante superior izquierdo.

Las variables ambientales tales como, el pH, la temperatura del agua ( $T^{\circ}\text{C}_{\text{ag}}$ ), la temperatura del aire ( $T^{\circ}\text{C}_{\text{ai}}$ ), la velocidad de la corriente (Veloc), descarga (Q), y la precipitación (pp30p), presentaron valores significativamente altos durante las fechas que mostraron la menor densidad de géneros, que a su vez se corresponden con los meses de mayor precipitación. Mientras que, la alcalinidad (alcalin), la turbidez (turbid), la dureza (durz), el oxígeno disuelto (OD) y el porcentaje de oxígeno disuelto (%O<sub>2</sub>), tendieron a aumentar significativamente hacia las fechas donde la densidad de los géneros fue mayor, que se corresponden a los meses de menor precipitación (Figura 1.20b, tabla 1.4).

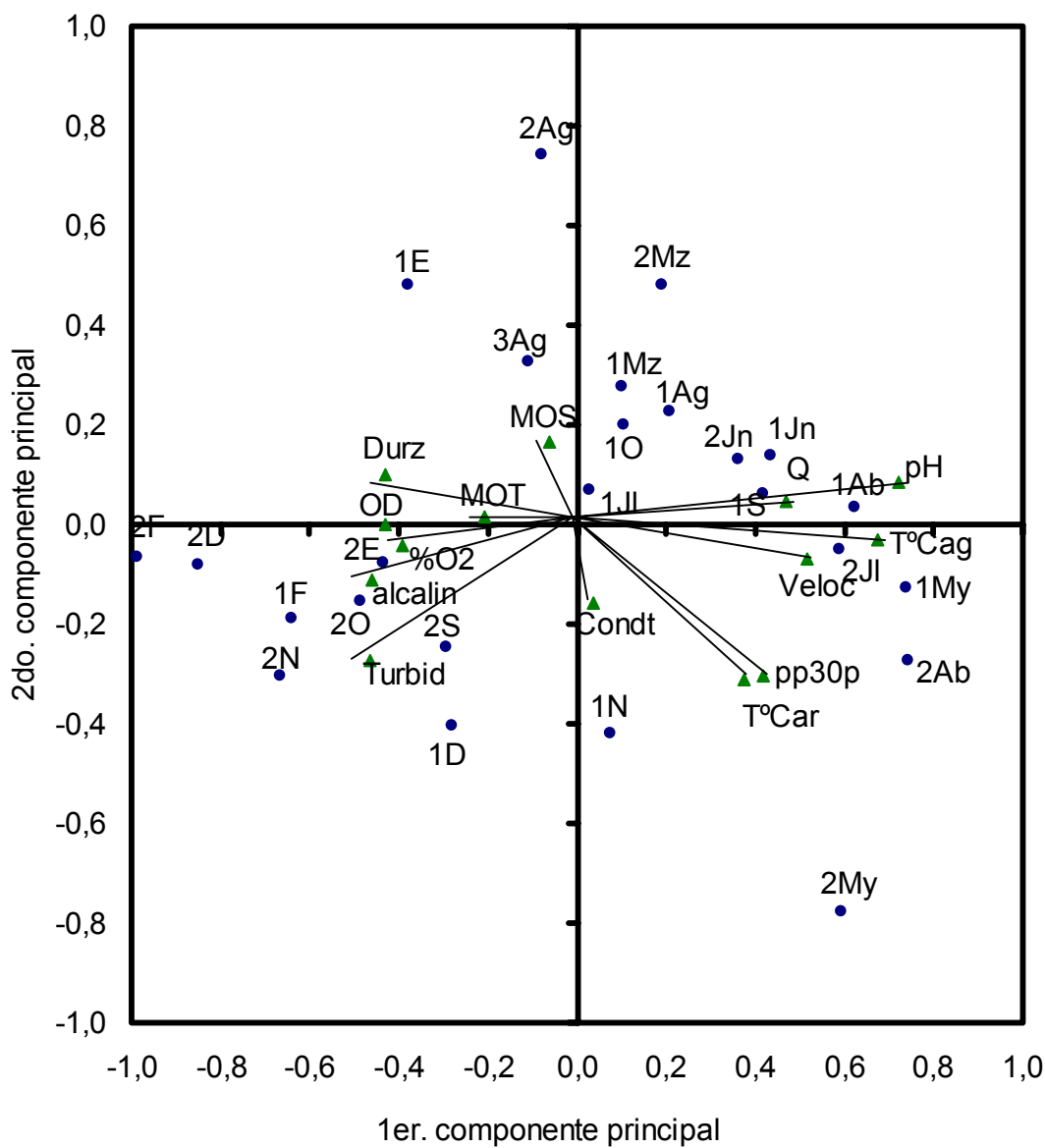


Figura 1.20b. Análisis de Componentes Principales (ACP). Ordenamiento de las fechas de muestreo y correlación de las variables ambientales con los ejes del ordenamiento. Las flechas representan la correlación de las variables ambientales con los componentes principales (Para las abreviaturas de las variables ambientales ver apéndice).

Tabla 1.4. Análisis de Componentes Principales. Variación de la composición y densidad de géneros de efemerópteros del río La Picón, en un ciclo anual. Valores de Correlación (Pearson) de los géneros de efemerópteros y las variables ambientales con los tres primeros componentes principales (77.046% de varianza acumulada).

Géneros y variables ambientales	1er. Componente	2do. Componente	3er. Componente
<i>Prebaetodes</i>	-0,876***	0,127	-0,123
<i>Andesiops</i>	-0,319	0,458*	-0,298
<i>Baetodes</i>	-0,541**	0,616**	0,009
<i>Americabaetis</i>	-0,247	-0,057	-0,921***
<i>Leptohyphes</i>	-0,518**	0,542**	0,501**
<i>Thraulodes</i>	-0,857***	0,204	0,047
<i>Farrodes</i>	-0,727***	-0,585**	0,157
<i>Haplohyphes</i>	-0,829***	-0,230	-0,196
<i>Trichorythodes</i>	-0,706***	-0,419*	0,248
pH	0,740***	0,096	0,240
Temperatura del agua (°C)	0,680***	-0,030	0,049
Temperatura del aire (T°C)	0,378	-0,311	0,018
Conductividad	0,035	-0,156	-0,005
Oxígeno disuelto (mg/l)	-0,442*	0,005	-0,115
% de oxígeno disuelto	-0,408*	-0,048	-0,133
Turbidez (NTU)	-0,495*	-0,293	-0,464*
Alcalinidad (mg/l)	-0,445*	-0,099	0,251
Dureza (mg/l)	-0,456*	0,086	0,112
Materia Orgánica Suspendida "MOS" (g/m <sup>2</sup> )	-0,054	0,171	0,115
Materia Orgánica Total (g/m <sup>2</sup> )	-0,205	0,019	0,084
Velocidad (m/s)	0,525**	-0,067	0,116
Descarga Q (m <sup>3</sup> /s)	0,469*	0,044	-0,043
Precipitación (mm)	0,379	-0,329	-0,494*
<b>%varianza acumulada</b>	<b>43,758</b>	<b>18,510</b>	<b>14,778</b>
* P≤0,05	** P≤0,01	*** P≤0,001	

## Adultos de Ephemeroptera

La densidad de los adultos y subadultos colectados durante las primeras horas de la noche fue expresada en número de individuos por hora de captura. La densidad de efemerópteros adultos varía entre los meses de alta y baja precipitación (figura 1.21). En contraste con la densidad de ninfas, la densidad de adultos no parece depender de las precipitaciones ( $r_s -0.137$   $p > 0.05$ ). Esta variable fue considerablemente mayor entre julio y noviembre, lapso que incluye el primer período de bajas precipitaciones (julio-agosto) y el segundo período de altas precipitaciones (octubre-noviembre); y presentó valores relativamente bajos en los meses de enero a junio, lapso donde se incluye un período de bajas precipitaciones (enero-marzo) y un período de precipitaciones altas (abril-junio).

Los géneros que se lograron identificar en el estadio de adulto fueron, *Baetodes*, *Leptohyphes*, *Thraulodes*, *Andesiops*, *Prebaetodes*, *Americabaetis* y *Farrodes* (figura 1.22). En contraste con el porcentaje de individuos por géneros observados para las ninfas, *Andesiops* presentó el mayor porcentaje de captura, (32.32%), seguido de *Leptohyphes* (23.59%), a la par con *Baetodes* (23,22%) mientras que, *Thraulodes* ocupó el cuarto lugar (11.32%).

Las densidades de *Leptohyphes* y *Baetodes* fueron altas entre el primer período de precipitaciones bajas y el segundo período de precipitaciones altas (figura 1.23a, b). *Andesiops* mostró principalmente, una mayor densidad durante el primer período de precipitación baja y con muy pocos individuos colectados durante el segundo período de precipitación alta (figura 1.23c). La

mayor colecta de *Prebaetodes* ocurrió en el primer período de precipitación baja (figura 1.23d). *Thraulodes* fue el único que estuvo presente durante casi todas las fechas de muestreo (figura 1.23e). Para *Americabaetis* la mayor colecta ocurrió durante el segundo período de precipitación alta (figura 1.23f). Del género *Farrodes* sólo se colectó un individuo.



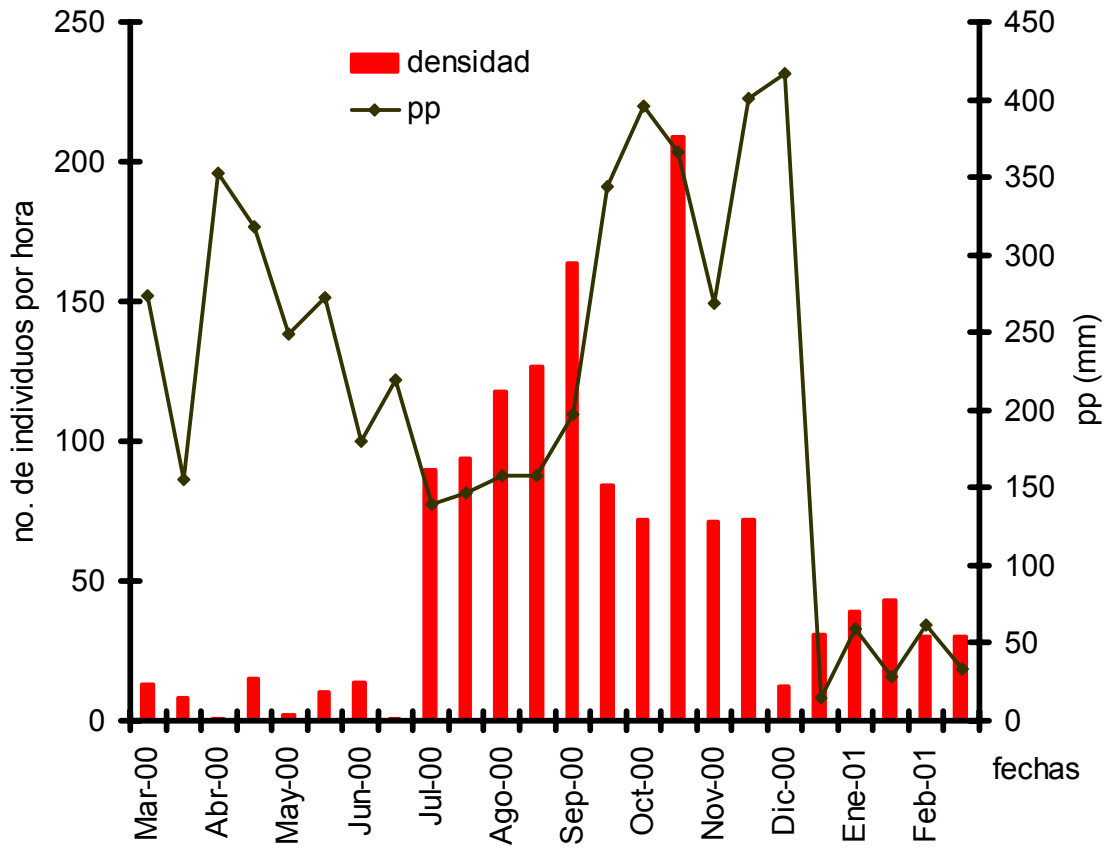


Figura 1.21. Valores de densidad de los efemerópteros (adultos) del río La Picón y los valores de precipitación acumulada los treinta días previos a cada fecha de muestreo.

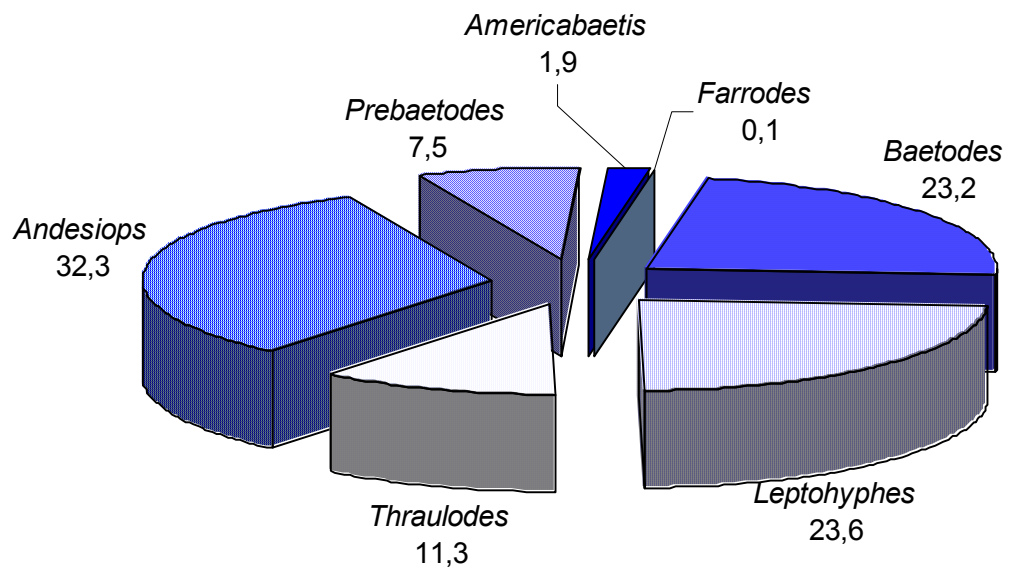


Figura 1. 22. Distribución porcentual del número de individuos adultos de los géneros de efemerópteros presentes en el río La Picón.

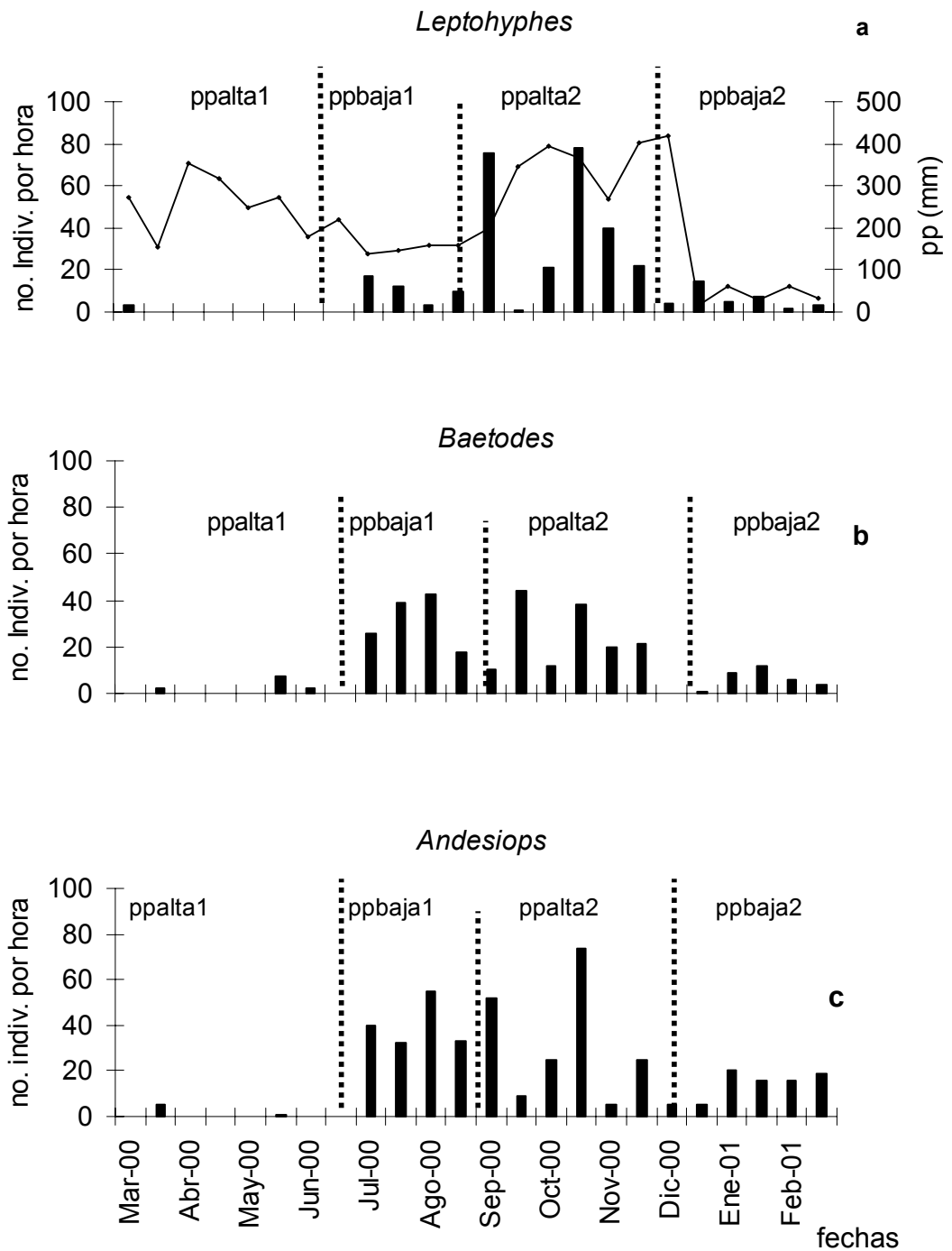


Figura 1.23. Valores de densidad de los géneros de efemerópteros (adultos) del río La Picón. a) *Leptohyphes*, b) *Baetodes* y c) *Andesiops*. La línea negra indica la precipitación.

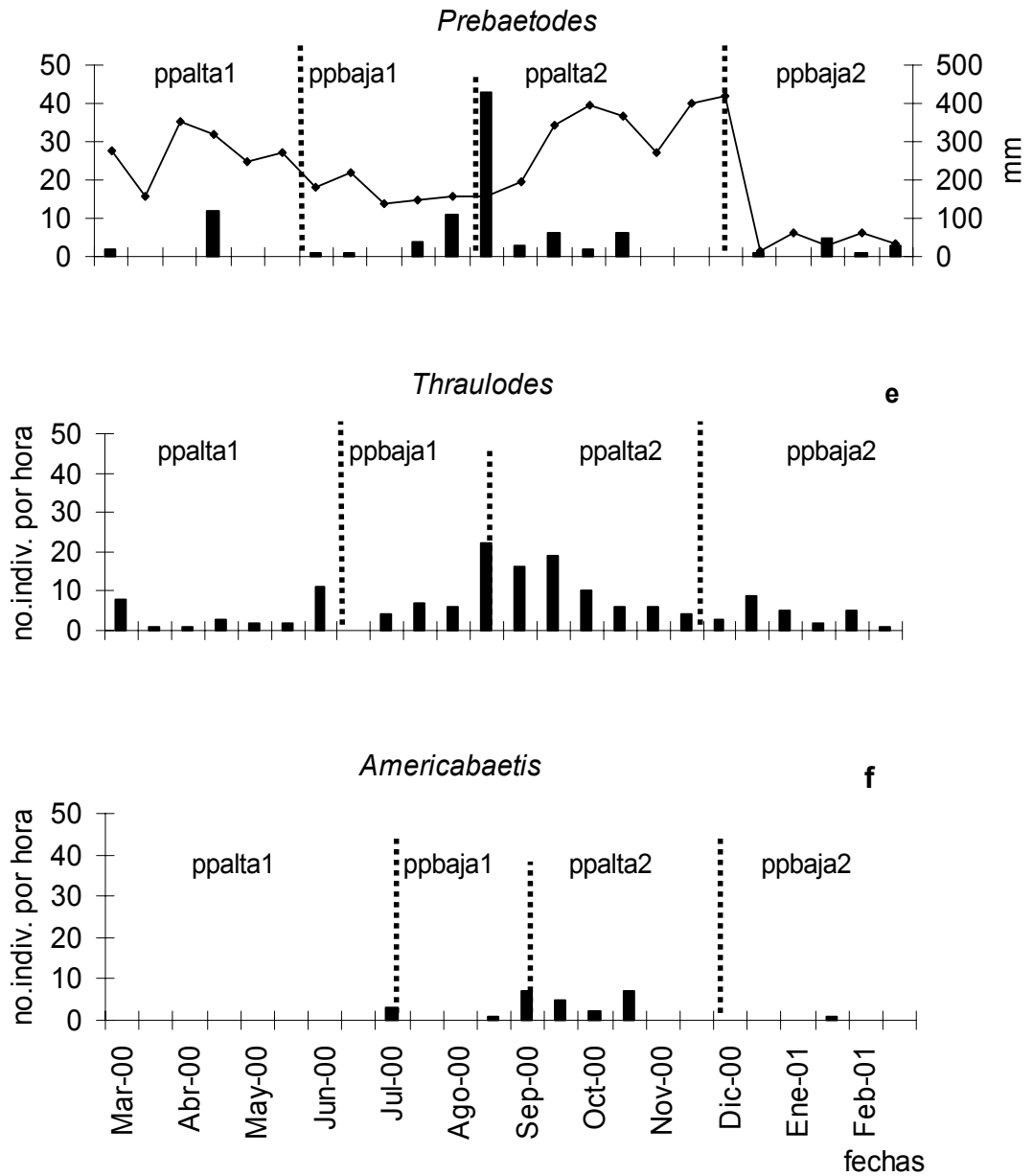


Figura 1.23. (...Continuación) Valores de densidad de los géneros de efemerópteros (adultos) del río La Picón. d) *Prebaetodes*, e) *Thraulodes* y f) *Americabaetis*. La línea negra indica la precipitación.

## DISCUSION

El número de géneros encontrados en esta investigación es mayor al señalado por Chacón & Segnini (1996) en un estudio sobre la deriva de las ninfas de efemerópteros efectuado cerca de la desembocadura del río La Picón, muy cerca del sitio de nuestro del presente estudio. En el trabajo de estos autores no se señala la presencia de *Americabaetis*, *Andesiops*, *Prebaetodes*, *Haplohyphes* y *Farrodes*. Sin embargo, el porcentaje de individuos para los géneros comunes a los dos estudios fue similar. Posiblemente, en el trabajo antes citado, los géneros *Americabaetis*, *Andesiops* y *Prebaetodes* fueron incluidos dentro del género *Baetis*, el cual actualmente es considerado como un complejo de especies (Domínguez et al. 2001).

Se demostró estadísticamente que existe una clara variación temporal en la densidad total de los géneros de las ninfas de efemerópteros, la cual parece estar asociada al patrón de precipitación anual. Resultados similares han sido encontrados por Jacobsen & Encalada (1998) para toda la comunidad bentónica de ríos andinos ecuatorianos y Flecker & Feifarek (1994), para la comunidad bentónica de dos ríos andinos, ubicados en la misma zona geográfica que el río objeto de este estudio y Rincón & Cressa (2000) para los macroinvertebrados de un río del noroeste de Venezuela. Igualmente Maldonado et al. (2000) encontraron que la precipitación es un factor determinante de las marcadas variaciones temporales en la densidad y composición de la comunidad de efemerópteros presentes en cuatro ríos que

drenan dentro del Parque Nacional Guatopo (Venezuela). Las precipitaciones, dependiendo de su duración, intensidad y frecuencia, pueden modificar la descarga del flujo de agua, que cuando es repentina e intensa, conlleva una alteración del sustrato y por ende un barrido del mismo, junto con toda la comunidad bentónica que alberga (Resh et al. 1988, McCabe & Gotelli 2000, Lytle 2001). Bajo esta premisa se considera que el efecto de la precipitación sobre la descarga puede ser la principal perturbación física que estructura a las comunidades en los ríos neotropicales, siendo más evidente su efecto en los pequeños ríos andinos de montaña donde las lluvias son estacionales y frecuentemente torrenciales. El efecto de las precipitaciones también puede analizarse a través de variables medidas directamente en el río, que se relacionan estrechamente con las mismas, por ejemplo, la descarga o caudal. En nuestro caso esta variable se correlacionó significativamente con la densidad y composición de géneros de efemerópteros, sólo en el análisis de componentes principales. Igualmente, algunas variables como el pH, la temperatura del agua y del aire, que tienden a aumentar hacia las fechas de mayor precipitación, tal como lo demostró el ACP, también estuvieron significativamente relacionadas con la composición y la densidad. El efecto de las precipitaciones sobre la calidad química del agua se produce porque las lluvias continuas y de cierta intensidad generan un aumento en la escorrentía superficial, lo cual trae como consecuencia un mayor arrastre de sedimentos orgánicos e

inorgánicos hacia los cuerpos de agua, lo que modifica, entre otros, a los valores de pH, turbidez, alcalinidad y dureza.

Aun cuando no se encontraron relaciones significativas entre la densidad de efemerópteros y la mayoría de las variables físico-químicas los resultados del ACP indican que dichas variables si pueden estar influenciando a la densidad y la composición de los géneros de efemerópteros presentes en el río La Picón.

Un hecho notable de los resultados fue la observación de bajos valores de correlación entre la densidad de cada género de efemerópteros y la precipitación, aun cuando los gráficos evidenciaron fluctuaciones de la densidad de los géneros de acuerdo con la estacionalidad de las lluvias. Otros investigadores se han encontrado ante una situación similar. Jacobsen & Encalada (1998), observaron para ríos andinos de Ecuador, correlaciones bajas pero significativas, entre la composición de la biota y el caudal o descarga, así como de la temperatura del agua, la alcalinidad y otras variables no evaluadas en esta investigación. Los autores expusieron que las bajas correlaciones son producto, en mayor parte, de las técnicas estadísticas empleadas para el análisis. Por su parte, Dudgeon (1989) expuso que las bajas correlaciones que comunmente se obtienen entre las variables ambientales y la composición de la fauna acuática, se deben al alto grado de inestabilidad de los ecosistemas lóticos, lo cual genera una alta variabilidad ambiental. Variabilidad que puede llegar a estar pobremente descrita por las correlaciones.

Con respecto a la densidad de adultos de efemerópteros, se observó que la misma aunque no estuvo sincronizada con los cambios en la precipitación, si estuvo afectada por la estacionalidad de las lluvias:

En el período correspondiente a los meses de marzo a junio, se observó una baja densidad de adultos. Dichos meses estuvieron caracterizados por precipitaciones altas y una tendencia en el aumento de la temperatura ambiente. En el mes de marzo debió observarse una mayor densidad de adultos, previo al comienzo de las lluvias que comúnmente aumentan su volumen en el mes de abril, pero no fue así. Una posible explicación puede atribuirse al hecho de que las lluvias se adelantaron en el mes de marzo, según se observó en el gráfico de precipitación, interfiriendo en el desarrollo normal de los individuos. Las especies presentes en el río La Picón deben responder al patrón bimodal de precipitaciones que presenta la región. Por lo tanto sí las precipitaciones aumentan predeciblemente a partir del mes de abril, debería observarse una mayor densidad de adultos en los meses previos, al menos en marzo, pues según Newbold et al. (1994) y Lytle (2002), una mayor emergencia de adultos junto con cortos períodos de maduración permiten a las especies escapar de las lluvias torrenciales. Pero en nuestro estudio, estas últimas se presentaron justo en marzo, mes en el cual ocurrieron precipitaciones de hasta 90 mm en 24 horas, que lograron barrer el sustrato junto con la fauna que lo habitaba, tal como se reflejó en las bajas densidades de ninfas para este período.



En el siguiente período que abarca los meses de julio y agosto, se observó un aumento de la densidad de adultos de efemerópteros. Dicho período estuvo caracterizado por la disminución de las precipitaciones pero sin llegar a los valores mínimos que se observaron de diciembre a febrero. Aun cuando hubo un descenso apreciable de la cantidad de lluvias, no se pueden considerar como meses secos porque la precipitación mensual siempre fue superior a los 100 mm. Adicionalmente, en dichos meses la temperatura fue mayor, al menos en un grado, en comparación con la temperatura del período que comprendió diciembre a enero. Lo anteriormente expuesto nos hace presumir que bajos valores de precipitación que no ocasionen barridos del sustrato conjuntamente con el aumento de la temperatura ambiente y posiblemente una mayor duración en el fotoperíodo (que ocurre en estos meses), deben favorecer el incremento de la densidad de adultos.

El siguiente período a analizar corresponde a los meses de septiembre a noviembre, en los cuales se siguió observando la emergencia de adultos pero con una tendencia a la disminución de sus densidades, debido probablemente al aumento sustancial del volumen de precipitaciones. Por lo tanto, la precipitación durante dicho período parece ser el factor determinante en la regulación de la emergencia. El repunte de la densidad observado en el segundo muestreo de octubre se debió principalmente, a un aumento en la emergencia de los géneros *Leptohyphes* y *Andesiops*, cuyas densidades aumentaron considerablemente por razones desconocidas.

Aun cuando en la presente investigación no se evaluaron los períodos de crecimiento y maduración de los efemerópteros, la presencia de ninfas y adultos de los géneros más dominantes durante prácticamente todo el muestreo hace presumir que estos deben presentar ciclos de vidas cortos. Para el trópico los investigadores han observado ciclos de vidas cortos para algunas especies de efemerópteros. Jackson & Sweeney (1995) en un estudio sobre el desarrollo de huevos y larvas en ríos de costa Rica, encontraron ciclos de vida cortos para morfotipos de efemerópteros de las familias Baetidae (*Acerpenna*), Leptohyphidae (*Leptohyphes Trichorythodes*) y Leptophlebiidae (*Thraulodes*). Por su parte Clifford (1982) expuso que la mayoría de las especies de efemerópteros del neotrópico deben presentar ciclos de vida cortos con estrategias reproductivas de tipo multivoltinas, es decir, se reproducen durante todo el año.

Por ultimo, nos queda el segundo período de precipitación baja (diciembre a febrero). Este período estuvo caracterizado por precipitaciones escasas (época seca) y por bajos valores de la temperatura ambiente. Para esta época se determinó que las ninfas de efemerópteros presentaron los mayores valores de densidad de todo el ciclo anual, sin embargo, la densidad de los adultos fue relativamente baja. Estos resultados aparentemente son contradictorios, puesto que se esperaba que el aumento de la densidad de ninfas, observado en la figura 1.8, estuviese acompañado por un aumento en la densidad de adultos. Una posible explicación es que la emergencia de

adultos está afectada en forma conjunta por otros factores distintos a la precipitación, que pueden ser tanto abióticos como bióticos.

Desde el punto de vista del efecto de los factores abióticos, es probable que la temperatura y el fotoperíodo influyan en la regulación de la emergencia, conjuntamente con la precipitación. Las evidencias aportadas por otros autores (Lehmkuhl 1979, Vannote & Sweeney 1980, Ward & Stanford 1982, Sweeney 1984, Newbold et al. 1994, Lytle 2002) demuestran que la temperatura junto con el fotoperíodo controlan, entre otros procesos, los patrones de historia de vida, el crecimiento, la maduración, la reproducción y la nutrición, de los insectos acuáticos. Para el período de diciembre a enero se observaron valores bajos en la temperatura ambiental, especialmente en la temperatura del agua. Según Sweeney (1984) una disminución de al menos un grado en la temperatura ambiental, puede ser suficiente para retardar fisiológicamente el desarrollo de los insectos.

En cuanto al fotoperíodo, el mismo es considerado como una señal ambiental predecible que indica el comienzo de las estaciones y la duración de la luz solar en el día, especialmente en las zonas templadas (Sweeney 1984, Nylin & Gotthard 1998, Lytle 2002). En este sentido, se presume que la duración del día ejerce un control sobre la metamorfosis desde el estado inmaduro al estado adulto (Sweeney 1984, Lytle 2002). Pero para evaluar su efecto regulador se hace necesario tomar en cuenta las características del hábitat (Sweeney 1984) y la latitud (Power et al. 1988). Con respecto al fotoperíodo, los meses de diciembre a febrero están caracterizados por

presentar días cortos pero, aun cuando algunos estudios se han realizado en las zonas templadas (ver referencias en Sweeney 1984, Power et al. 1988, Nylin & Gotthard 1998, Lytle 2002), no se tiene información para el trópico que nos permita explicar el efecto probable del fotoperíodo sobre la reproducción y desarrollo de los insectos acuáticos.

Si bien es cierto que el efecto de los factores anteriormente descritos no fue estudiado en esta investigación, las variaciones durante el período de muestreo en la abundancia de las ninfas y de los adultos hacen suponer que los mismos junto con la precipitación y los factores bióticos, pueden ser claves para explicar la disparidad entre los cambios anuales en la densidad de adultos y los cambios anuales en la densidad de ninfas observados.

Las interacciones bióticas conjuntamente con la precipitación, la temperatura y el fotoperíodo pueden ejercer una regulación indirecta sobre la emergencia de los adultos, durante el período mencionado (diciembre-febrero). Tal presunción se basa en la observación de las mayores abundancias de casi todos los taxa en el estadio inmaduro, que se observaron en el río La Picón durante dicho período. Muchas evidencias demuestran que un aumento en la densidad de los taxa, producto de un ambiente físico relativamente estable, en nuestro caso con mínimas precipitaciones, puede traer como consecuencia el establecimiento de interacciones bióticas (Huston 1979, Palmer et al. 1996, Lytle 2001, Lytle 2002). En el caso de las interacciones competitivas, Huston (1979) planteó mediante el modelo de exclusión competitiva, que después de ocurridos los

eventos perturbadores, comienza un proceso de colonización que genera un aumento en la diversidad. Posteriormente el establecimiento de especies fuertemente competidoras conlleva a una disminución de las densidades de los taxa poco competidores y su posterior exclusión. En el caso de la depredación, la densidad de los depredadores también puede regular la densidad de las especies depredadas (Peckarsky et al. 2001). En este sentido, se presume que aún cuando la densidad de ninfas de efemerópteros es alta, la misma es afectada por las posibles presiones producto de las interacciones, tanto de competencia como de depredación, lo cual indirectamente pudieran estar afectando la emergencia de los adultos, si consideramos a las ninfas maduras como posibles presas preferenciales.

En conclusión, en el período de diciembre a enero debe ocurrir un retardo en la emergencia de efemerópteros, debido principalmente a la escasez de precipitaciones, haciéndose el ambiente más propicio para la regulación de la comunidad a través de las interacciones bióticas, que han de regular los niveles poblacionales de las especies presentes y debido a los bajos valores de la temperatura ambiental, que junto con la presencia de días cortos, pueden retardar la emergencia de los organismos acuáticos.

## CONCLUSION

El orden Ephemeroptera fue el grupo más dominante en abundancia dentro de la comunidad de macroinvertebrados del río La Picón. Este orden estuvo representado por tres familias (Baetidae, Leptohyphidae y Leptophlebiidae) y nueve géneros siendo *Baetodes* el más común y *Americabaetis* el más raro.

Las densidades de ninfas de los géneros del orden Ephemeroptera fluctuaron en un ciclo anual, relacionándose principalmente a la estacionalidad de las lluvias. Para la mayoría de los géneros la densidad aumentó en los meses de menor precipitación y disminuyó en los meses de mayor precipitación, sin embargo, sólo *Thraulodes*, *Leptohyphes*, *Baetodes* y *Americabaetis* se relacionaron significativamente con la precipitación.

Las variables ambientales medidas directamente en el río, que aumentaron sus valores en los períodos de mayor volumen de precipitaciones, parecen estar relacionadas con la variación temporal de la densidad de géneros de efemerópteros según los resultados observados en el ACP. El pH, la temperatura del agua y del aire, la velocidad de la corriente y descarga, presentaron valores altos en las fechas que mostraron la menor densidad de géneros, que a su vez se corresponden con los meses de mayor precipitación. Mientras que, la alcalinidad, la turbidez, la dureza, el oxígeno disuelto y el porcentaje de oxígeno disuelto, presentaron los mayores valores

en las fechas donde la densidad de algunos géneros fue mayor, y que se corresponden con los meses de menor precipitación.

Los cambios estacionales en la densidad de adultos no evidenciaron una total correspondencia con la variación en la densidad de ninfas. Se presume que la precipitación conjuntamente con la temperatura ambiental, el fotoperíodo y las interacciones bióticas a nivel de las ninfas durante el período de precipitación mínima (diciembre – enero) deben regular la emergencia durante el ciclo anual. Las observaciones obtenidas en este estudio, dejan abierta las interrogantes para futuras investigaciones sobre el efecto de la temperatura y del fotoperíodo en los insectos acuáticos del neotrópico.

## **CAPITULO II:**

**Variación espacial de la densidad, composición y diversidad  
de géneros de efemerópteros**



## INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas lóticos los hábitats o biotopos son las unidades homogéneas que conforman el lecho de un río. Dentro de este contexto los términos hábitat y homogéneo, están circunscritos a una escala local. Así, aquellas zonas dentro del segmento de un río que presenten características similares en cuanto a la composición de sustrato, la velocidad de la corriente (Sheldon & Haick 1981, Pringle 1988, Pringle et al. 1988, Statzner et al. 1988, Brown & Brussock 1991) y la materia orgánica acumulada (Allan 1995, Yule 1996a), corresponderán a un tipo de hábitat particular (Pringle et al. 1988, Palmer et al. 1991). De acuerdo con esas características los hábitats pueden ser divididos en deposicionales y erosionales (Brown & Brussock 1991, Cummins & Merritt 1996).

En los hábitats deposicionales se ubican los remansos, que topográficamente son considerados como depresiones (Allan 1995). Están caracterizados por presentar aguas relativamente profundas de corrientes lentas y constantes que originan un flujo laminar (Statzner et al. 1988), con acumulación de sedimento fino en forma de arena y arcilla, de hojarasca y otros detritus (Scarsbrook & Townsend 1993, Yule 1996b, Allan 1995, Cummins & Merritt 1996). Sin embargo, en los ríos de montañas es muy común encontrar remansos con un sustrato grueso (Statzner et al. 1988).

En los hábitats erosionales se ubican los rápidos, que topográficamente son considerados como cimas (Allan 1995). La corriente de

agua a través de éstos es irregular y de mayor velocidad, produciendo flujos turbulentos de poca profundidad (Statzner et al. 1988). En ellos se acumula un sustrato grueso de grava, de cantos rodados de tamaño variado; así como de hojarasca y detritus entre los intersticios del sustrato (Allan 1995, Cummins & Merritt 1996, Scarsbrook & Townsend 1993, Yule 1996b).

Posiblemente sea el sustrato la característica de los hábitats que más ha recibido atención. Minshall (1984) expuso que el sustrato actúa directamente sobre los insectos como medio para su existencia. Está compuesto por varios tipos de materiales tanto orgánicos como inorgánicos. Puede ser descrito en función del tamaño de la partícula, el área, la estabilidad, la heterogeneidad, la textura, los espacios porosos y la cantidad y tipo de materia orgánica. Los hábitats que contienen sustratos de tamaño variado, que permiten la retención de detritus en los espacios intersticiales, presentan una mayor heterogeneidad (Minshall 1984). Se presume que a mayor heterogeneidad, la diversidad y coexistencia de los organismos deben ser altas al compararse con hábitats cuyas características físicas resulten menos heterogéneas (Minshall 1984).

El sustrato es muy afectado por las perturbaciones que son producto de los aumentos o disminuciones del caudal. Así tenemos, que los lechos con predominio de grava y arena son muy afectados por la variación en la descarga de agua mientras que, los lechos con sustratos de mayor tamaño en los que predominan cantos rodados son menos afectados (Resh et al. 1988).

Los remansos, presentan lechos con mayor proporción de grava y arena, y por lo tanto son áreas que físicamente pueden ser muy alteradas por los grandes cambios de caudal, trayendo como consecuencia la pérdida de los refugios que protegen a la fauna tanto del caudal como de los depredadores (Brown & Brussock 1991). Contrariamente los rápidos son hábitats más estables dentro del río, debido al gran tamaño de los cantos rodados, los que en su mayoría están sumergidos en el fondo del lecho, siendo así más resistentes al barrido ante severos aumentos en la descarga del flujo de agua. De modo que en comparación con los remansos los rápidos deben ser hábitats relativamente más estables, con una mayor acumulación de hojarasca, ramas y detritus tal como lo han evidenciado en ríos tropicales varios autores (Yule 1996a; Scarsbrook & Townsend 1993; Death & Winterbourn 1995; Rosser & Pearson 1995 & Yule 1996a), por lo que cabría esperar que los rápidos también fuesen hábitats más diversos. 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 erosionales como en los deposicionales

De acuerdo a lo expresado en los párrafos anteriores se puede presumir que en un río de montaña la fauna bentónica presente en los hábitats de rápidos y remansos, debe diferenciarse en cuanto a composición y abundancia, mientras que la diversidad, según Allan (1995), no debe diferir. Con el propósito de someter a prueba las hipótesis anteriores en esta

investigación nos propusimos determinar, para un grupo de organismos de la comunidad bentónica como las ninfas de insectos del orden Ephemeroptera, los cambios espaciales en la composición, abundancia y diversidad de los géneros que habitan los rápidos y remansos en un río de montaña de los andes venezolanos. Para ello:

1.- Se comparó, a lo largo de un año, la composición, abundancia y diversidad de los géneros de efemerópteros entre rápidos y remansos, y se determinó la relación de la velocidad de la corriente y la materia orgánica con la distribución espacial de dichos géneros.

2.- Se establecieron relaciones entre la densidad de los géneros de efemerópteros y la densidad de los taxa mas importantes del resto de la comunidad.

## **MATERIALES Y METODOS**

### **Muestras de Macroinvertebrados**

En cada tipo de hábitat (rápido y remanso) se colectaron tres muestras de macroinvertebrados con una red de Surber con un área de muestreo de 0.0961 m<sup>2</sup> y una porosidad de 300 μm. Las muestras colectadas dentro de cada uno de los hábitats 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 ordenes de insectos fueron identificados hasta familia o el nivel mas bajo posible con ayuda de la claves de Merritt & Cummins (1996) y de Wiggins (1998) para los tricopteros.

### **Variables ambientales**

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 tanto en los rápidos como en los remansos, se separó en dos fracciones: una *ultragruesa* conformado por la materia orgánica retenida en un tamiz con un diámetro de abertura de 1,68

cm y otra fracción *fin*a conformada por la materia orgánica retenida en un tamiz con un diámetro de abertura de 300  $\mu\text{m}$ . El procedimiento para la medición de la materia orgánica fue descrito en el primer capítulo.

### **Análisis Estadístico**

Para evaluar los cambios espaciales en la densidad de los géneros de efemerópteros a lo largo del ciclo anual y evidenciar cuales de las variables ambientales estuvieron asociadas a dichos cambios, se efectuó un Análisis de Componentes Principales (ACP). A los valores de densidad se les aplicó la transformación  $\log(X+1)$  para estandarizar los datos.

La diversidad en rápidos y remansos, fue estimada mediante los números de Hill ( $N_1$  y  $N_2$ ) donde,  $N_1 = e^{-H}$  y  $N_2 = 1/D$ , siendo  $H$  = índice de diversidad de Shannon-Wiener y  $D$  = índice de diversidad de Simpson. La comparación de la diversidad entre ambos hábitats se realizó con la prueba no paramétrica de rangos de Mann-Whitney.

Para evaluar los cambios espaciales de los géneros de efemerópteros conjuntamente con el resto de los taxa encontrados en el río La Picón, se utilizó un Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) y un TWINSPLAN (Two Indicator Species Analysis). En principio, no se pudo usar un ACP como él que fue hecho con los efemerópteros, debido a que muchos taxa estuvieron ausentes en una gran cantidad de fechas. Este hecho determina que la matriz de datos (fechas x taxa) contenga numerosos ceros y se produzca el indeseado efecto herradura que limita la potencia del ACP como

método de ordenamiento (Fariñas 1996). En su lugar se utilizó en forma complementaria un Análisis de Correspondencia Linealizado y un TWINSPAN (Two Indicator Species Analysis). Este último también se usó para evaluar la asociación entre los taxa de la comunidad de macroinvertebrados a través del tiempo y el espacio. El TWINSPAN tiene la particularidad de realizar clasificaciones, en este caso de las fechas que corresponden a rápidos y remansos, y posteriormente en bases a dicha clasificación permitir obtener la clasificación de los taxa de acuerdo a sus preferencias ecológicas (Hill 1979). Los parámetros considerados para éste análisis fueron: la categorización de la densidad de cada taxa en pseudoespecies, la clasificación de grupos hasta diez niveles y la determinación de hasta diez taxa como indicadores de cada grupo.

## **RESULTADOS**

La comparación, entre los rápidos y los remansos, de la velocidad de la corriente (figura 2.1) y la fracción fina de la materia orgánica (MOF) (figura 2.2) mostró que estas variables resultaron significativamente diferentes ( $p < 0.05$ ) entre ambos hábitats (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), entre ambos hábitats, no se encontraron diferencias significativas (figura 2.2) (Mann-Whitney:  $Z_{obs} = 0.3$  y  $U_{obs} = 83$ ,  $p > 0.05$ , respectivamente). Por el contrario, el cociente materia

orgánica fina sobre materia orgánica ultragruesa (MOF/MOUG) resultó diferente entre ambos hábitats ( $U_{obs}=21$ ,  $p<0.05$ ) (figura 2.3). De acuerdo a los resultados los hábitats de rápidos del río La Picón se caracterizan 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 ultragruesa no parece diferir entre ambos hábitats.

Los resultados del ACP (figura 2.4) 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*, *Leptohyphes*, *Prebaetodes*, *Thraulodes* y *Andesiops* (tabla 2.1), 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*, *Farrodes* y *Trichorythodes*, determinando la separación de la mayoría de los puntos de muestreo asociados con los remansos. También se evidencia de



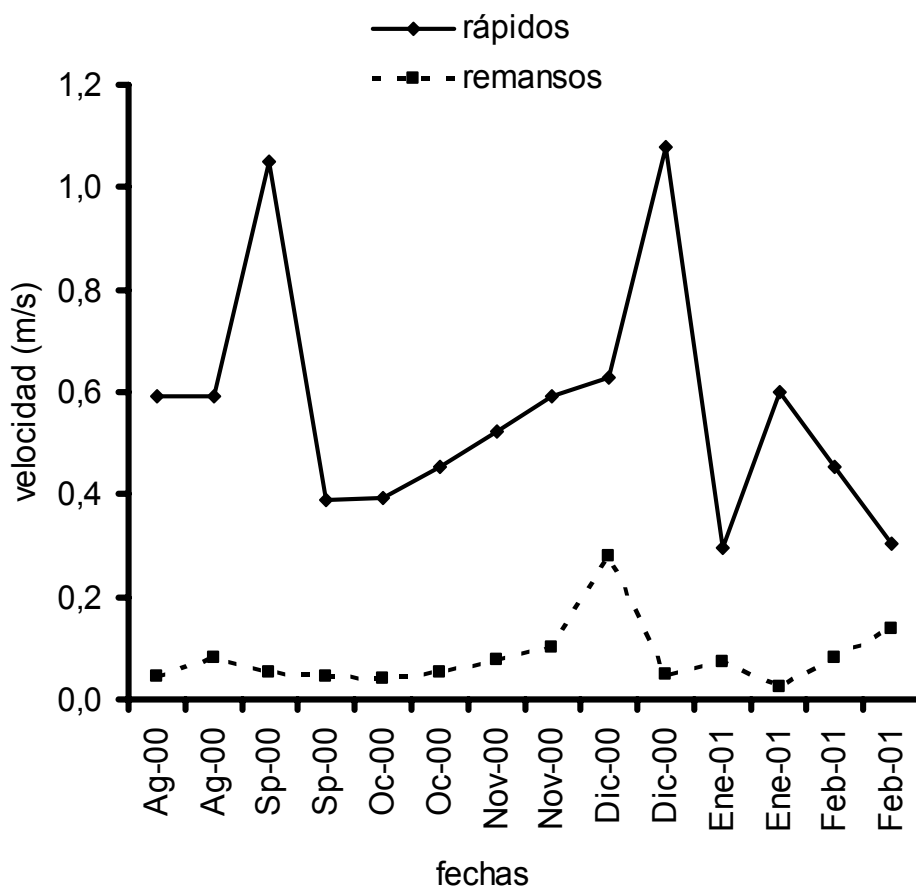


Figura 2.1. Valores de velocidad de la corriente en hábitats de rápidos y de remansos en el río La Picón, durante el período de muestreo de agosto 2000 a febrero 2001.

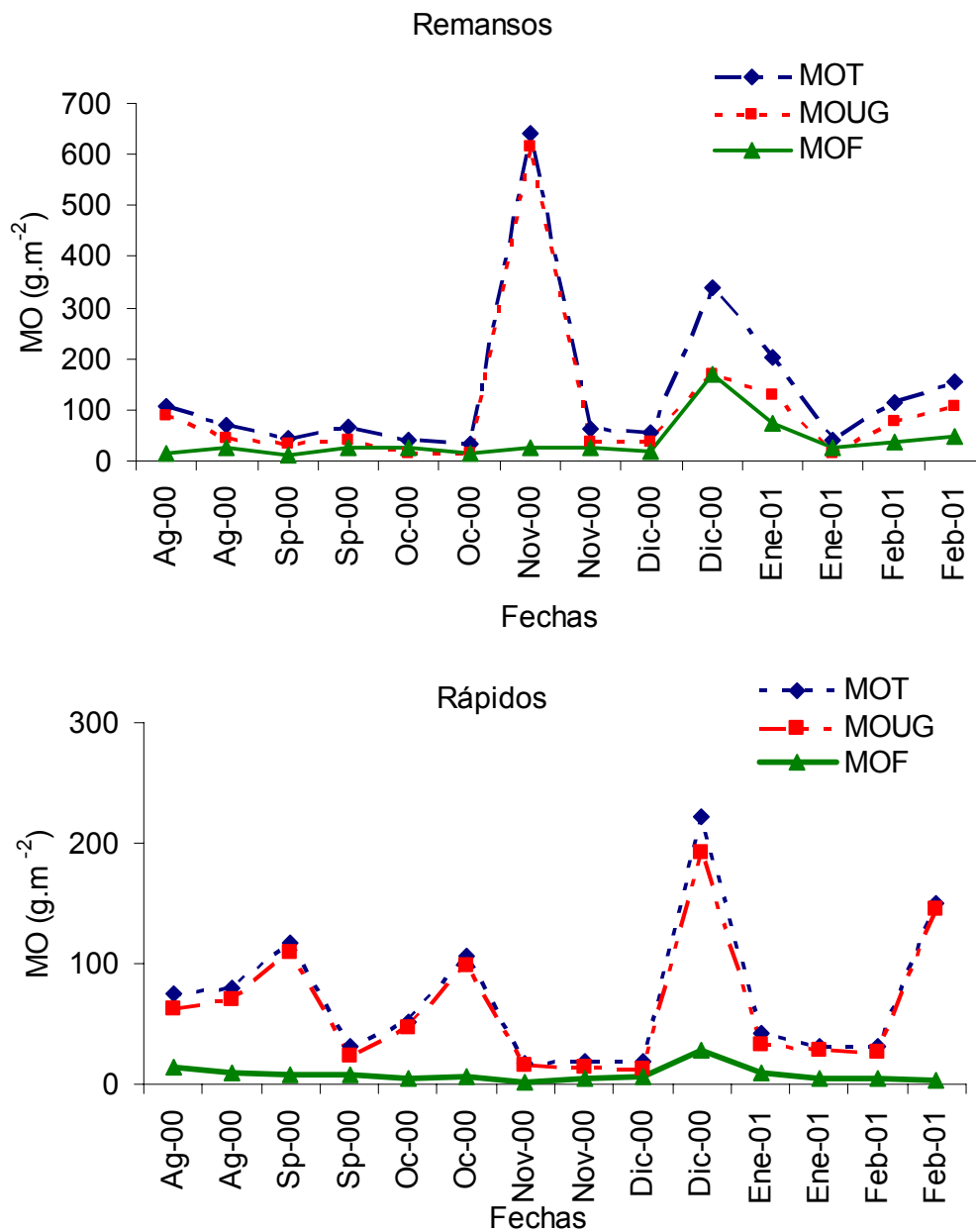


Figura 2.2. Valores de materia orgánica en hábitats de rápidos y remansos del río La Picón durante el período de muestreo de agosto 2000 a febrero 2001. MOT= Materia Orgánica Total, MOUG= Materia Orgánica Ultra Gruesa y MOF= Materia Orgánica Fina.

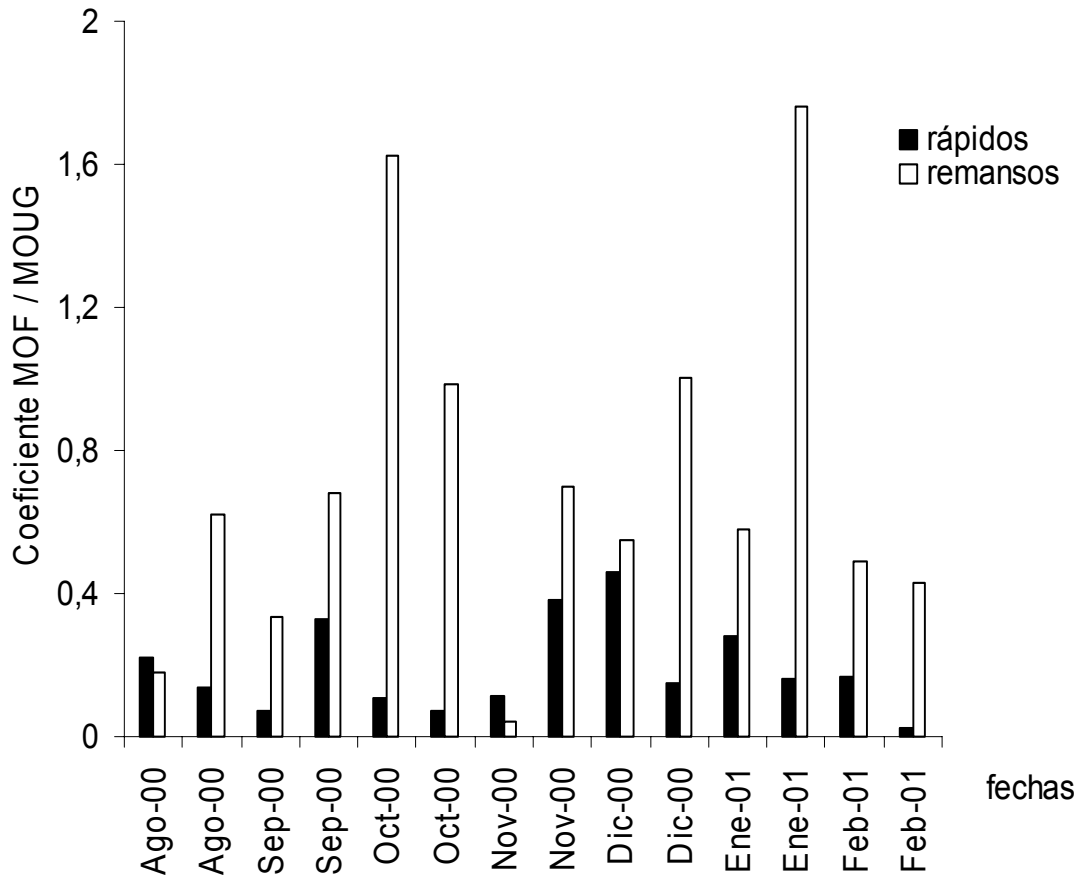


Figura 2.3. Coeficiente de materia orgánica fina (MOF) sobre materia orgánica ultra gruesa (MOUG), para cada hábitat (rápidos y remansos) del río La Picón.

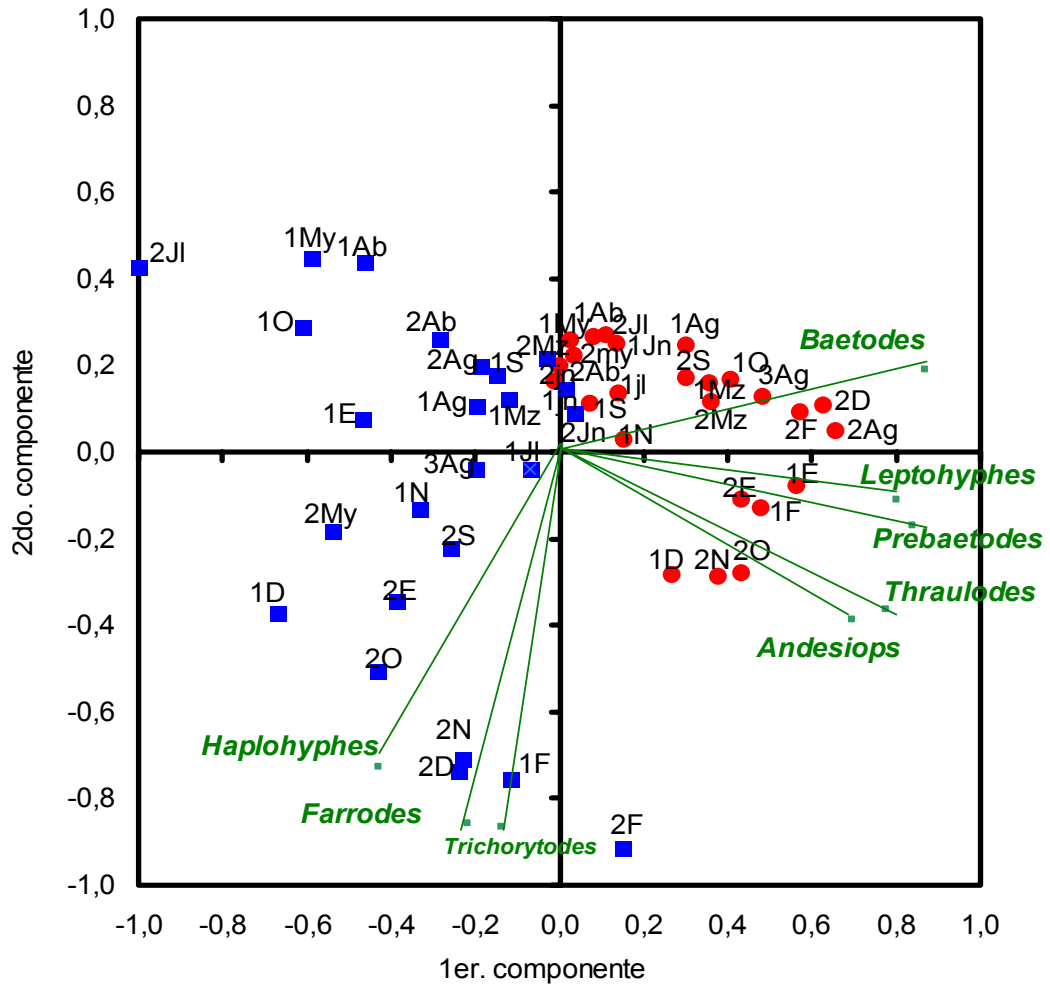


Figura 2.4. Análisis de Componentes Principales. Ordenamiento de las fechas de muestreo que corresponde a los hábitats de rápidos y remansos del río la Picón (25 fechas) (identificación de las abreviaturas de las fechas en apéndice).

Tabla 2.1. Valores de Correlación (Pearson) para los géneros de Ephemeroptera con los dos primeros componentes del Análisis de Componentes Principales (ACP) para las 25 fechas de muestreo.

<b>Géneros</b>	<b>1er. Componente</b>	<b>2do. Componente</b>
<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*
<b>Varianza acumulada</b>	<b>42.778%</b>	<b>29.568 %</b>

\* $p \leq 0.001$

los resultados del ACP que estos últimos géneros alcanzan densidades relativamente altas en los remansos sólo en ciertas fechas.

Se desarrolló un nuevo ACP que incluyó los datos de la materia orgánica y la velocidad de la corriente, obtenidos a partir del mes de agosto. A pesar de la eliminación de las fechas previas (marzo-julio), la distribución de la nube de puntos que corresponde a 14 fechas muestreadas se mantuvo (figura 2.5). Los géneros *Prebaetodes*, *Andesiops*, *Baetodes*, *Leptohyphes* y *Thraulodes*, predominan en los rápidos, donde la velocidad es significativamente mayor ( $p \leq 0.05$ ). Los géneros *Farrodes*, *Haplohyphes* y *Trichorythodes*, mantienen su predominio para ciertas fechas en los remansos, que están caracterizados por bajas velocidades de la corriente y una débil pero significativa acumulación de materia orgánica fina (MOF). La velocidad de la corriente aumenta significativamente hacia los puntos que representan a los rápidos y la fracción fina de materia orgánica aumenta para muchos puntos de muestreo que se corresponde con los remansos (figura 2.5, tabla 2.2).

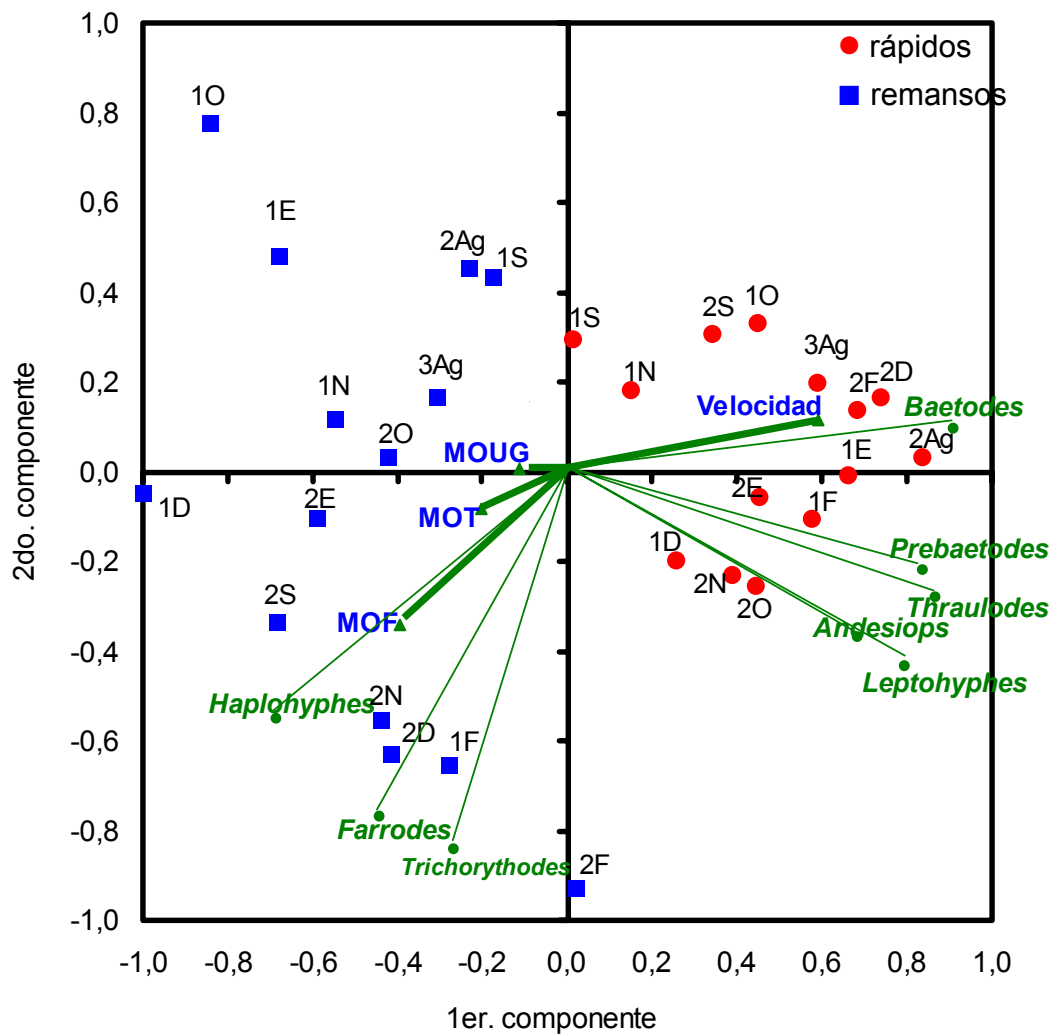


Figura 2.5. Análisis de Componentes Principales. Ordenamiento de las fechas de muestreo que corresponde a los hábitats de rápidos y remansos del río la Picón (14 fechas) (identificación de las abreviaturas de las fechas en apéndice).

Tabla 2.2. Valores de correlación de los géneros de Ephemeroptera, la velocidad de la corriente, las fracciones de materia orgánica con los dos primeros componentes del Análisis de Componentes Principales para las 14 fechas de muestreo que incluyen las variables ambientales.

<b>Géneros y variables ambientales</b>	<b>1er Componente</b>	<b>2do. Componente</b>
<i>Prebaetodes</i>	0.837*	-0.221
<i>Andesiops</i>	0.687*	-0.368
<i>Baetodes</i>	0.908*	0.093
<i>Leptohyphes</i>	0.797*	-0.434
<i>Haplohyphes</i>	-0.685	-0.551
<i>Trichorythodes</i>	-0.266	-0.843*
<i>Thraulodes</i>	0.869*	-0.279
<i>Farrodes</i>	-0.443	-0.769*
Velocidad de la corriente (m/s)	0.592**	0.117
Materia Orgánica Total (MOT)	-0.203	-0.082
Materia Orgánica Fina (MOF)	-0.393**	-0.342**
Materia Orgánica Gruesa (MOG)	-0.112	0.006
<b>Varianza acumulada</b>	<b>51.541 %</b>	<b>25.812 %</b>

\*  $p \leq 0.001$

\*\*  $p \leq 0.05$



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 ( $Z_{\text{obs}} = -4.49$ ,  $p \leq 0.05$ ), según se aprecia en la figura 2.6, donde se observa que este hábitat es el que más contribuyó a la densidad total de efemerópteros.

La evaluación de los cambios de densidad de los géneros de efemerópteros a lo largo del ciclo anual tanto en rápidos como remansos mostró que los géneros *Prebaetodes*, *Andesiops*, *Leptohyphes*, *Thraulodes* y *Baetodes* (figura 2.7) fueron mucho más abundantes en los rápidos, mientras que los géneros *Haplohyphes*, *Trichorythodes*, *Farrodes* y *Americabaetis* (figura 2.8) lo fueron en los remansos, aunque en el caso de *Americabaetis* su presencia ocurrió a partir del mes de septiembre.

No se observaron diferencias significativas entre rápidos y remansos en función de la diversidad de los géneros, para cada fecha de muestreo, (Mann-Whitney:  $Z_{\text{obsrv}} = -1.68$   $p > 0.05$ ). 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 2.9). Sin embargo, se observaron fluctuaciones en el número de géneros durante el muestreo para ambos hábitats (figura 2.10), los remansos presentaron las mayores fluctuaciones y comúnmente albergaron un

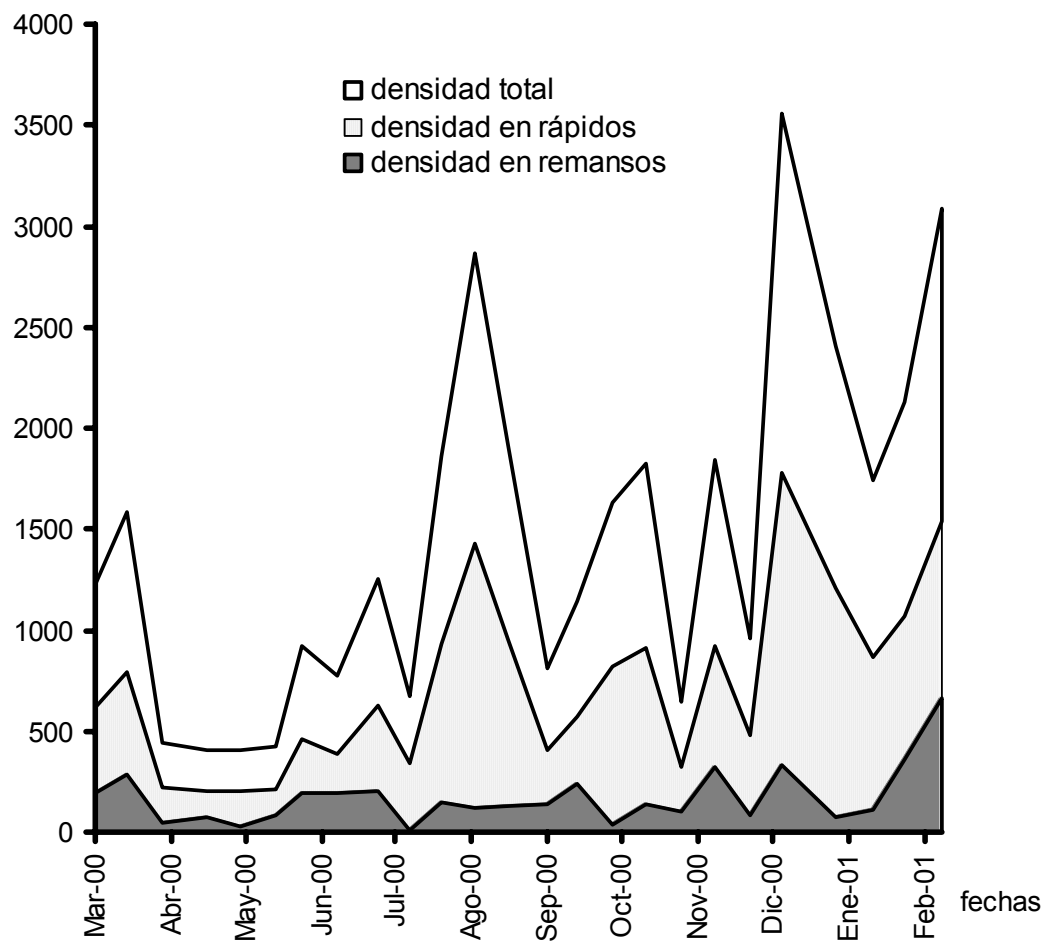


Figura 2.6. Densidad de efemerópteros en rápidos y remansos del río la Picón, durante el período de muestreo.

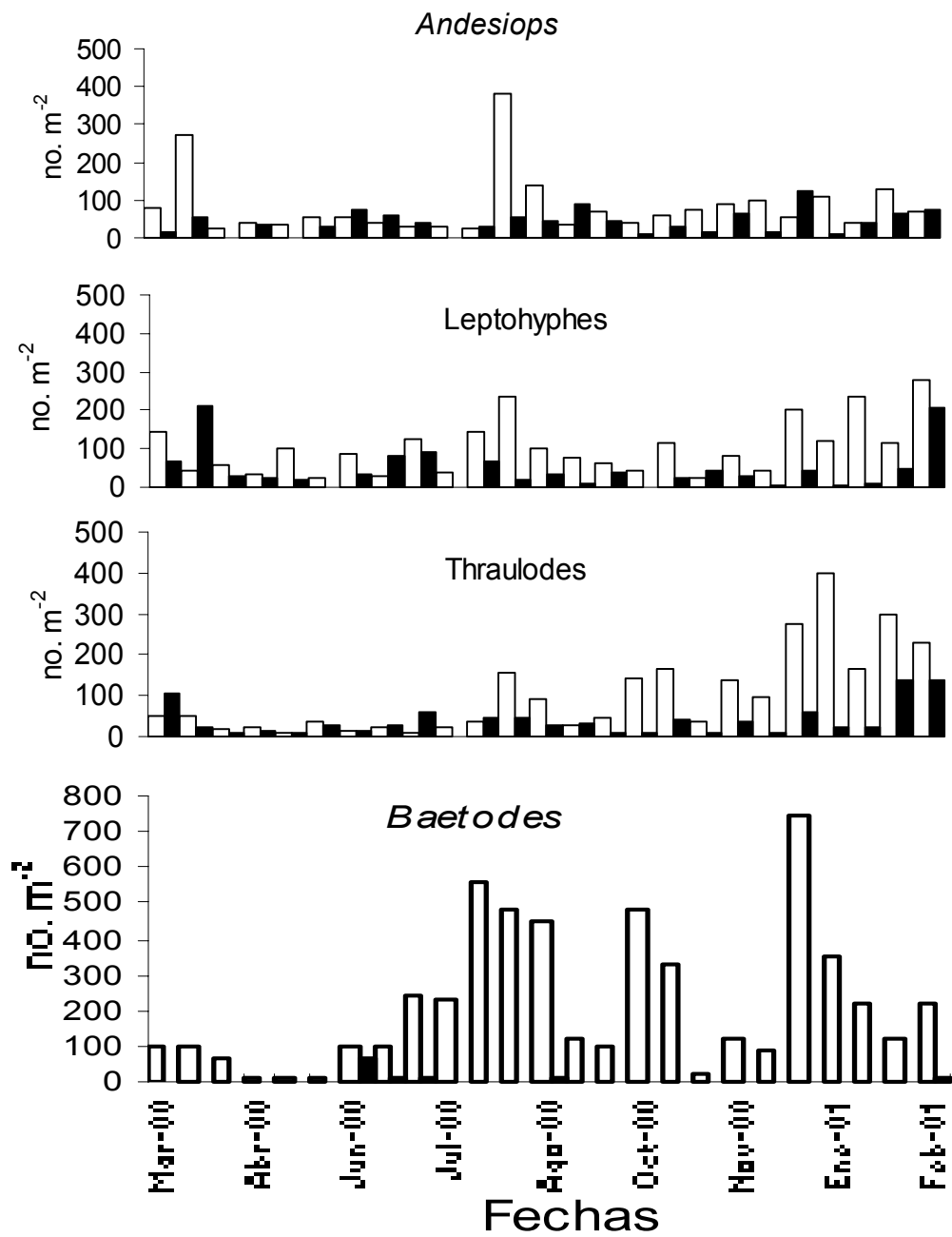


Figura 2.7. Densidad de géneros de efemerópteros del río La Picón predominantes en hábitats de rápidos. (Barras negras= densidad en remansos y barras blancas= densidad en rápidos).

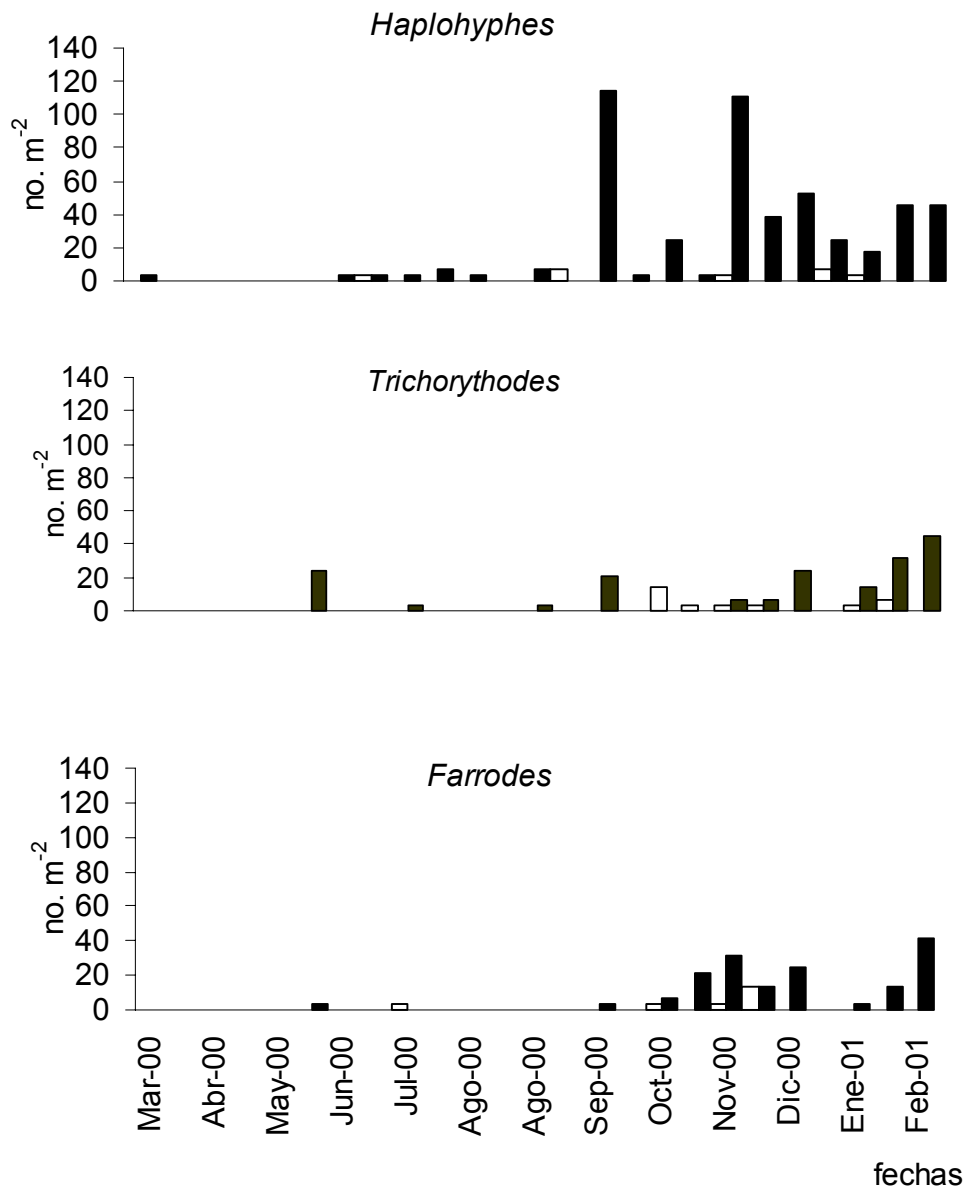


Figura 2.8. Densidad de géneros de efemerópteros del río La Picón predominantes en hábitats de remansos. (Barras negras= densidad en remansos y barras blancas= densidad en rápidos).

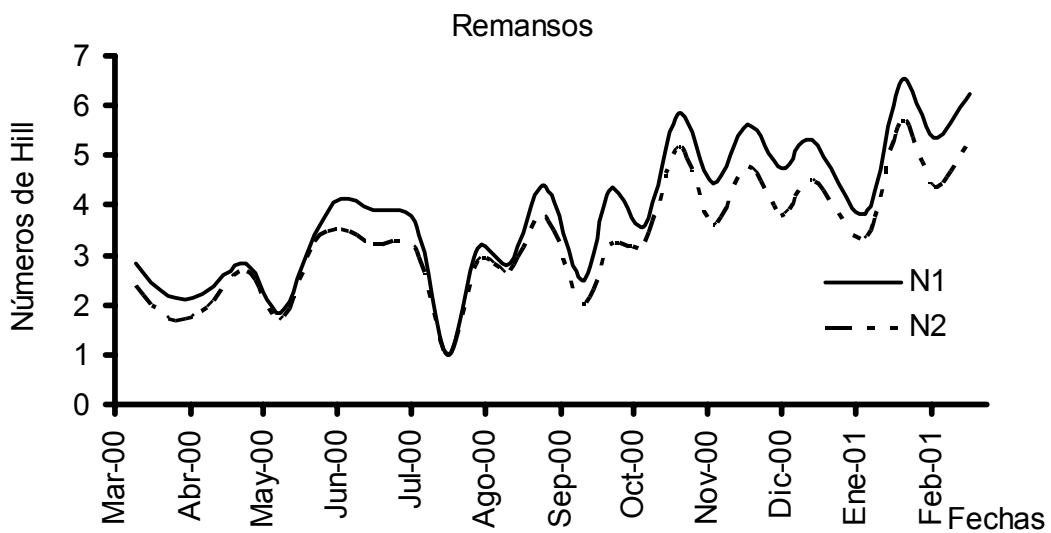
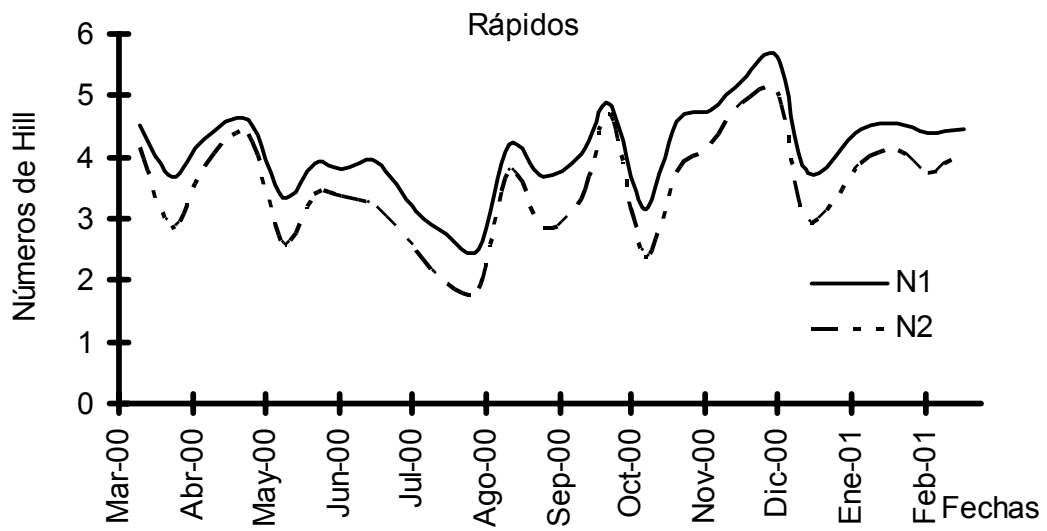


Figura 2.9. Diversidad en rápidos y remansos del río la Picón (Números de Hill N1 y N2).

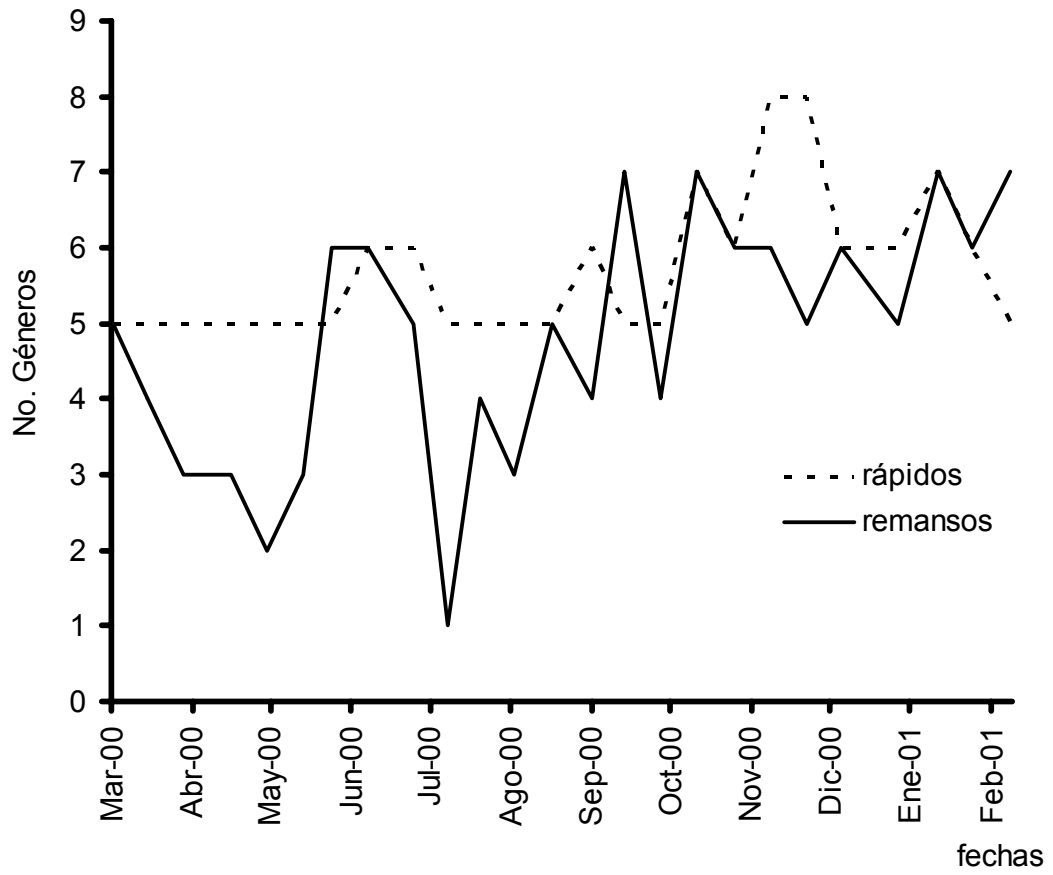


Figura 2.10. Número de géneros de efemerópteros presentes en rápidos y remansos del río La Picón, durante el período de muestreo.

menor número de géneros. En los rápidos el número de géneros presentes fue más o menos constante.

Con el propósito de comparar la densidad de efemerópteros contra la densidad del resto de los taxa de la comunidad, tanto en los rápidos como en los remansos, se efectuó un Análisis de Correspondencia Linealizado, en lugar de un Análisis de Componentes Principales, el cual no funcionó, tal como lo evidenció la poca varianza acumulada por los tres primeros ejes de ordenamiento, la cual no superó el 60% de la variación total.

Los resultados del ACL demuestran que los hábitats de rápidos poseen una fauna característica de macroinvertebrados. La nube de puntos que corresponde a los rápidos se separó hacia el lado izquierdo del gráfico, mientras que, la nube de puntos que representa a los remansos se distribuyó hacia el lado derecho (figura 2.11). Existe una zona de sobreposición entre rápidos y remansos.

La diferencia entre rápidos y remansos estuvo determinada por algunos géneros o morfotipos (figura 2.12). De acuerdo a la correlación con los ejes del ACL y a la posición dentro del gráfico de ordenamiento, se tiene que: los géneros del orden Ephemeroptera: *Prebaetodes*, *Baetodes*, *Leptohyphes*; la familia Simuliidae del orden Diptera; 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, tienden a presentar mayores densidades en los hábitats de rápidos (tabla 2.3). Mientras que, los géneros *Leptohyphes*, *Trichorythodes*, *Farrodes* del

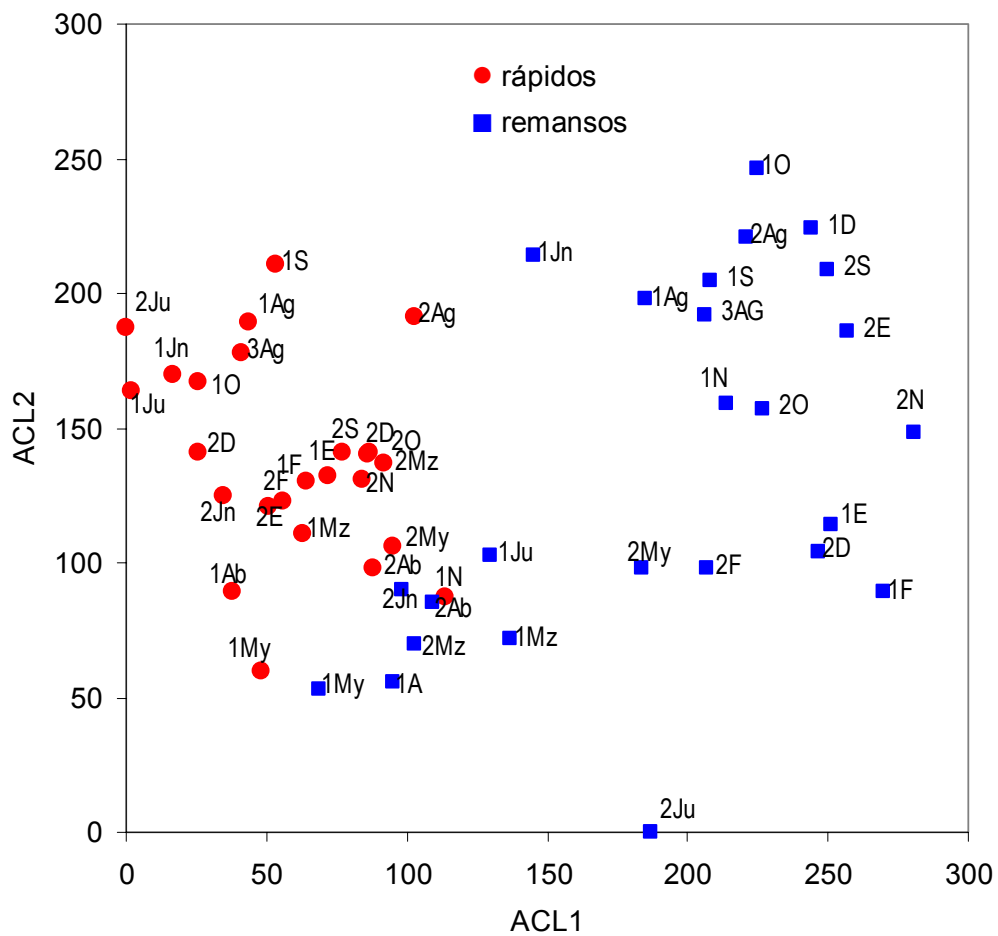


Figura 2.11. Análisis de Correspondencia Linealizado. Ordenamiento de rápidos y remansos del río la Picón, en función de toda la comunidad bentónica.



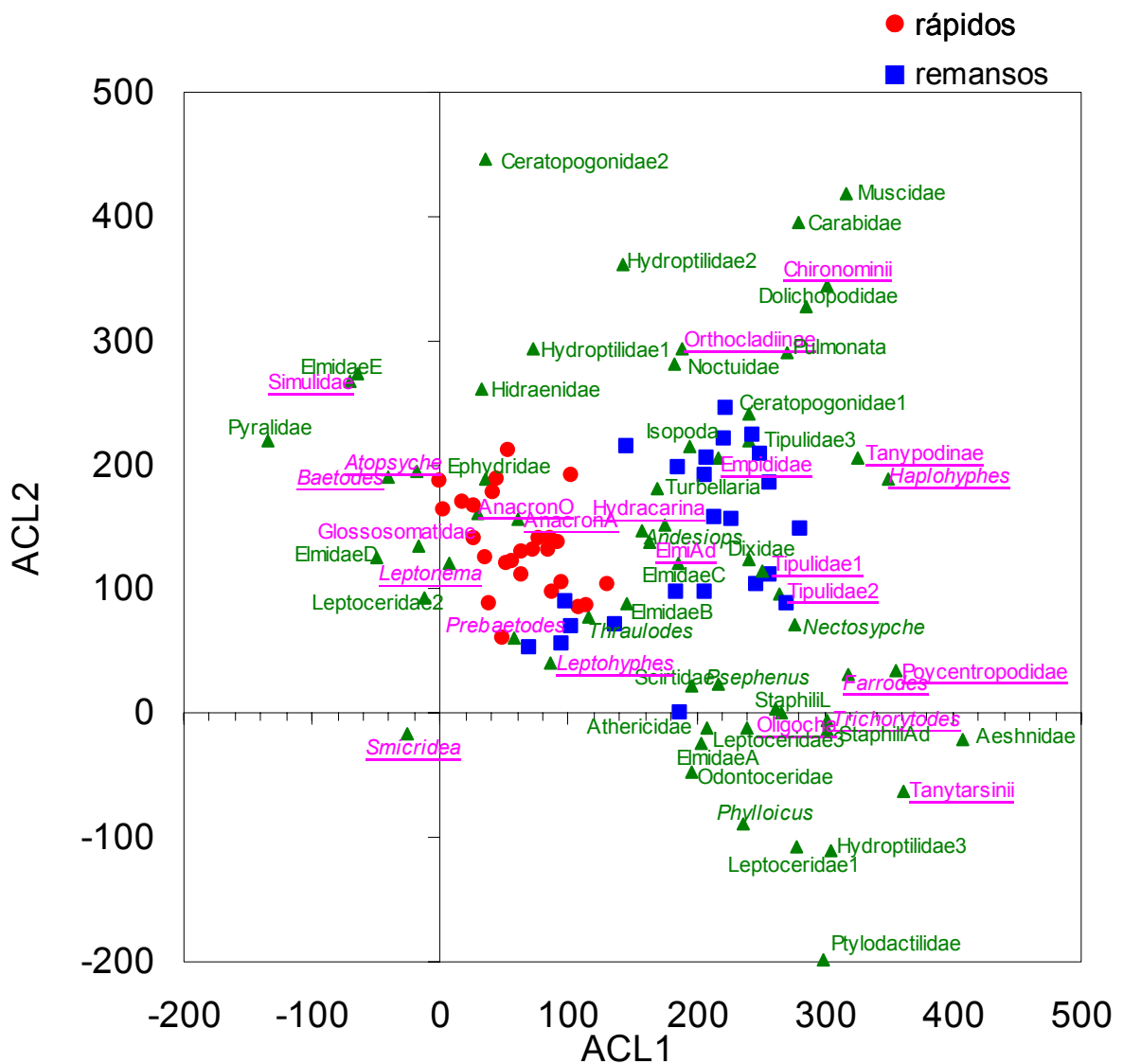


Figura 2.12. Análisis de Correspondencia Linealizado. Ordenamiento de rápidos y remansos del río La Picón, en función de toda la comunidad bentónica. Los Morfotipos subrayados corresponden a aquellos taxa que se correlacionaron significativamente con los ejes (ACL1 y/o ACL2).

Tabla 2.3: Valores de Correlaciones entre los géneros o morfotipos de la comunidad bentónica del río La Picón y los tres primeros ejes del Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL).

Ordenes	Géneros o morfotipos	ACL1	ACL2	ACL3
Ephemeroptera	<i>Prebaetodes</i>	-0.383*	-0.035	-0.234
	<i>Baetodes</i>	-0.562**	0.233	-0.336
	<i>Leptohyphes</i>	-0.436*	-0.075	-0.071
	<i>Farrodes</i>	0.496**	-0.027	0.080
	<i>Haplohyphes</i>	0.616**	0.124	0.262
	<i>Trichorythodes</i>	0.475**	0.032	0.032
Diptera	Simulidae	-0.526**	-0.224	-0.224
	Empididae	0.170	0.169	-0.434*
	Tipulidae 1	0.354	0.271	-0.444*
	Tipulidae 2	0.412	0.026	-0.420
	Tanypodinae	0.617**	0.166	0.253
	Chironominae	0.642**	0.507**	-0.420*
	Tanytarsiini	0.392*	-0.145	-0.195
	Orthoclaadiinae	0.033	0.442*	-0.299
Trichoptera	<i>Atopsyche</i>	-0.542**	0.230	-0.342
	Glossosomatidae	-0.404*	0.053	-0.288
	<i>Leptonema</i>	-0.490**	0.082	-0.307
	<i>Smicridea</i>	-0.606**	-0.133	0.067
	Polycentropodidae	0.503**	-0.007	0.399*
Coleoptera	Elmidae (adultos)	-0.079	-0.108	-0.434*
Plecoptera	<i>Anacronueria A</i>	-0.413*	0.163	0.119
	<i>Anacroneuria O</i>	-0.507**	0.162	0.166
Hydracarina		-0.043	0.085	-0.375
Oligochaeta		0.415*	-0.106	0.080

\*  $p \leq 0.01$

\*\*  $p \leq 0.001$

orden Ephemeroptera; las familias Empididae, Tipulidae (morfotipos 1 y 2), Chironomidae (Tanypodinae, Chironominae, Orthocladiinae, Tanytarsiini) del orden Diptera, la familia Polycentropodidae del orden Trichoptera, y otros macroinvertebrados bentónicos como Oligochaeta (Annelida) y Hydracarina (Aracnida), tienden a presentar mayores densidades en los hábitats de remansos.

Con el propósito de verificar el ordenamiento de las fechas correspondientes a los hábitats de rápidos y los hábitats de remansos, obtenido por el Análisis de Correspondencia Linealizado, se desarrolló un TWINSpan basado en la densidad de todos los taxa. Este análisis corroboró los resultados arrojados por el ACL (figura 2.13), ya que se obtuvo una clara separación entre rápidos y remansos, con la excepción de tres fechas correspondiente a remansos que fueron agrupadas con los rápidos en la primera división. Por lo tanto, 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. 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 los taxa que componen a la comunidad de macroinvertebrados del río La Picón, se evaluaron los resultados arrojados por el TWINSPAN para la clasificación de Taxa. En primer lugar, se obtuvieron dos grandes grupos, uno de ellos ubicado en la mitad superior de la figura 2.14 (por encima de la línea punteada), el cual está constituido por taxa que mostraron mayores abundancias en los hábitats de rápidos, según los resultados obtenidos previamente en el ACL y el TWINSPAN. El otro gran grupo ubicado en la mitad inferior de la figura, concentró a aquellos taxa que mostraron preferencias por los remansos.

Las divisiones posteriores de ambos grupos, dieron origen a grupos mas pequeños los cuales evidenciaron asociaciones específicas entre determinados taxa. Por lo tanto para los efemerópteros se presume que sus presencias y abundancias estarán relacionadas con las presencias y las abundancias de aquellos taxa con los que se encuentran estrechamente asociados (figura 2.14).

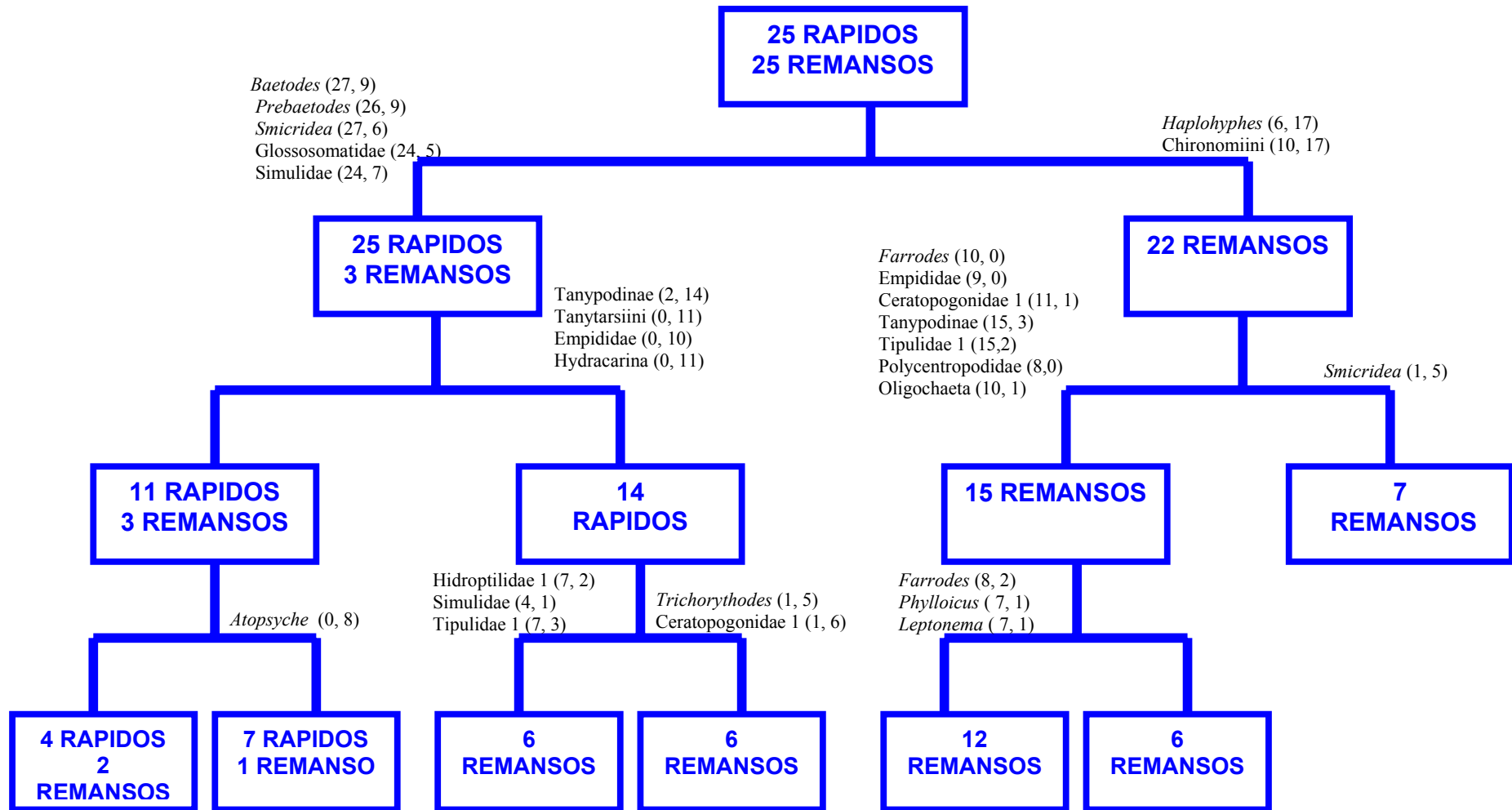


Figura 2.13. TWINSPAN. Clasificación de rápidos y remansos del río La Picón, basada en la densidad de los taxa presentes en la comunidad bentónica

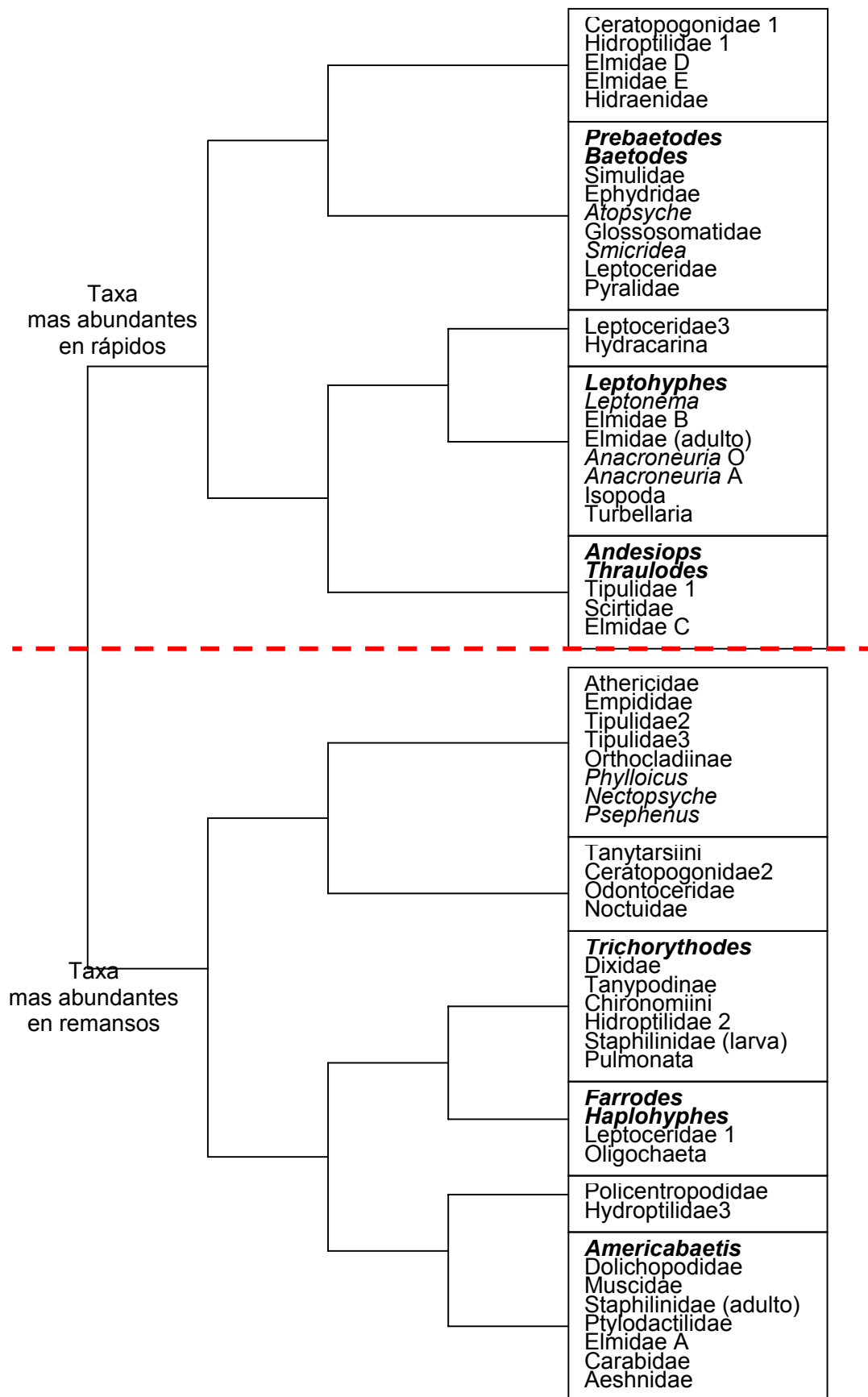


Figura 2.14. Asociación de los macroinvertebrados presentes en el río La Pición durante el muestreo, utilizando el TWINSpan. Los efemerópteros han sido resaltados en negritas.

## 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 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 & Twonson (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. *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 ultragruesa, 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. *en prensa*). *Haplohyphes* se encuentra en hábitats con abundante hojarasca y presencia de cantos rodados (Zúñiga et al. 1997). Por último *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. *en prensa*). De los restantes géneros no se encontró información.

No obstante haber observado diferencias entre los rápidos y los remansos en cuanto a la abundancia 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 *Baetodes* cuya presencia en este hábitat pudo ser accidental dada la baja frecuencia de ocurrencia. 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 mas 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. La mayor dispersión de la nube de puntos que representan a los remansos en el ACL, indica que en el tiempo se produjo una mayor diferenciación en cuanto a composición y densidad de la comunidad de macroinvertebrados de éste hábitat, en contraste con la diferenciación mostrada por los rápidos cuya nube de puntos es mucho menos dispersa. Se puede pensar que esta situación deriva de la poca resistencia de los remansos ante aumentos considerables en la descarga, producto de las altas precipitaciones. Mientras que, los rápidos mantienen mucho más la composición faunística a través del tiempo 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, según el ACL y el TWINSPAN, los remansos están caracterizados por una mayor densidad de los géneros *Leptohyphes*, *Trichorythodes*, *Farrodes* y *Haplohyphes* del orden Ephemeroptera; las familias Empididae, Tipulidae (morfotipos 1 y 2), Chironomidae (Tanypodinae, Chironominae, Orthoclaudiinae, Tanytarsiini), Ceratopogonidae (morfotipo 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 & Merritt 1980, Merritt & Cummins 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 chironómidos (Merritt & Cummins 1996), por lo 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. Estos morfotipos en su mayoría son considerados dentro del grupo funcional de colectores-filtradores, a excepción de *Anacroneuria* el cual es un depredador (Merritt & Cummins 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. El género, al igual que muchos 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 mas consumidos dentro del ecosistema natural (Dudgeon 1996, Peckarsky et al. 2001).

En el río La Picón *Anacroneuria* (Plecoptera, Perlidae) parece ser, el depredador invertebrado mas importante dentro de la comunidad bentónica, pues presentó densidades relativamente altas. En los períodos en los que las precipitaciones son mínimas, el aumento de sus densidades fue sustancial. 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.

En resumen, la densidad de los géneros de efemerópteros es diferente en cada uno de los hábitats observados dentro del lecho del río a lo largo de todo el muestreo. Esta variación espacial parece ser el producto de la influencia de los factores ambientales y posiblemente, de la influencia de las relaciones que estos organismos establezcan con el resto de los taxa que conforman la comunidad bentónica del río La Picón. Una mayor densidad de efemerópteros fue observada en los rápidos, cuyos sustratos ofrecen mayor resistencia al barrido producto de las altas descargas y también pueden servir de refugio ante los depredadores. Aun cuando los remansos presentaron las mas bajas densidades de efemerópteros y de los otros taxa, estos hábitats deben ofrecer una importante fuente de alimento, debido al mayor contenido de materia orgánica fina, que conjuntamente con un sustrato constituido por arena, grava y cantos rodados de variado tamaño, pueden hacer de los remansos, hábitats disponibles a un número de taxa similar al numero de taxa presentes en los rápidos.

## CONCLUSION

La composición y densidad de géneros de efemerópteros difieren en cada uno de los hábitats evaluados en el río La Picón. Los rápidos caracterizados por un flujo turbulento, un sustrato variado y poca acumulación de materia orgánica fina, alberga una mayor densidad de los géneros *Baetodes*, *Andesiops*, *Prebaetodes*, *Leptohyphes* y *Thraulodes*. Los remansos, caracterizados por un flujo lento y laminar, un predominio de arena, grava y pequeños cantos rodados de variado tamaño, alberga una mayor densidad de *Americabaetis*, *Trichorythodes*, *Haplohyphes* y *Farrodes*.

La diversidad de géneros de efemerópteros no difirió entre rápidos y remansos. Probablemente debido a que los remansos presentan un sustrato heterogéneos, conformado no solo por arena y grava, sino también por cantos rodados, lo cual los hace disponible para la mayoría de los géneros de efemerópteros con excepción de *Baetodes*.

Los remansos son menos resistentes al barrido del sustrato por efecto de las altas descargas, tal efecto puede ser evidenciado en los análisis multivariados (ACP, ACL y TWINSPAN). La nube de puntos observada en los gráficos derivados del Análisis de Componentes Principales y del Análisis de Correspondencia Linealizado, que representó a los remansos, mostró una mayor dispersión de dichos puntos, lo cual indica una mayor fluctuación de la densidad y de la composición de taxa, debido muy posiblemente, al efecto de las lluvias. Por el contrario, la menor dispersión de la nube de puntos que representa a los rápidos

indican que estos hábitats son más resistentes al barrido, por lo que la composición y densidad de la fauna es mas o menos similar en el tiempo.

Los géneros de efemerópteros presentaron asociaciones particulares con diferentes taxa a lo largo del muestreo y en cada uno de los hábitats evaluados.

## **CONCLUSION GENERAL**

El presente trabajo es un aporte más al conocimiento de la ecología de los efemerópteros neotropicales. Las variaciones temporales y espaciales de la abundancia y la composición de los géneros evidencian la necesidad de realizar futuras investigaciones, tanto biológicas como ecológicas, a nivel de las especies de efemerópteros presentes en nuestros cuerpos de agua. En tal sentido, dichas investigaciones deben estar dirigidas a evaluar:

.- El efecto de las precipitaciones y otras variables ambientales en la variación temporal de la abundancia y la composición de las especies en períodos superiores a un año de muestreo, con el propósito de encontrar patrones temporales que nos permitan predecir el estado de la comunidad en un determinado momento.

.- El efecto de los factores ambientales y biológicos que afectan la distribución de las especies a nivel del sustrato.

.- El efecto de ciertas variables ambientales, como la temperatura y el fotoperíodo, sobre el desarrollo de los individuos, conjuntamente con la determinación de la duración de los ciclos de vida de las especies presentes; entre otros.

En cuanto a los estudios taxonómicos de las especies de efemerópteros, Domínguez et al. (2001) expusieron que para los ríos neotropicales la información es considerablemente amplia solo en algunas regiones, como por ejemplo

Argentina, mientras que, para el resto de Sur América el conocimiento sistemático dista de ser completo. Considerando lo anteriormente expuesto, los estudios ecológicos serán acertados y confiables en la medida en que exista una información detallada sobre cuantas y cuales especies están presentes en las comunidades bentónicas del neotropico.

En este trabajo el incipiente análisis taxonómico de los adultos, junto con la ninfa correspondiente, determinó que para algunos géneros de efemerópteros, debe existir más de una especie en el río La Picón. Pero el lento avance en la producción de información taxonómica para las especies de efemerópteros presentes en Venezuela; la no manifestación o difícil observación de los caracteres diagnósticos en los primeros estadios ninfales, imposibilita en los actuales momentos realizar estudios de este tipo a nivel de especies.

Lo anteriormente expuesto nos lleva a concluir que: el emprender estudios ecológicos a nivel de especies, en nuestros ecosistemas lóticos, es uno de los grandes y más difíciles logros a alcanzar, considerando el acelerado deterioro al que están siendo sometidos los cuerpos de agua.

En los países desarrollados, ya hace algún tiempo entendieron que la información biológica extraída de los ecosistemas acuáticos es vital para comprender como los procesos degradativos producto de las actividades humanas, ponen en riesgo la calidad y la salud tanto de los cuerpos de agua como del hombre mismo (Karr 1991). En tal sentido, los efemerópteros a pesar de ser un grupo no muy numeroso en cuanto al número de especies existentes, sí se comparase con otros ordenes de insectos como por ejemplo los tricópteros y

coleópteros, es sin embargo un grupo clave dentro de las comunidades acuáticas, dada su abundancia (tal como se demostró en el presente estudio); su ubicación como consumidores primarios en la cadena alimenticia; las variadas respuestas de las diferentes especies ante los distintos grados de contaminación de las aguas; entre otros (Domínguez et al. 2001). Estas características ya evaluadas en los países mencionados, les han permitido a los mismos emprender investigaciones cuyo propósito ha sido determinar tanto la integridad biológica como la integridad física y química de sus ecosistemas acuáticos y tomar así medidas de saneamiento y/o restauración (Bradshaw 1996). En tales investigaciones los efemerópteros conjuntamente con otros ordenes importantes, ha formado parte de las métricas o índices utilizados para evaluar la integridad biológica de un cuerpo de agua. Un ejemplo de tales medidas es el índice ETP el cual se basa en la riqueza de los taxa que representan a los ordenes Ephemeroptera, Trichoptera y Plecoptera (Lenat 1988, Lenat & Crawford 1994, Wallace 1996).

Una vez que hayamos logrados los retos anteriormente mencionados en cuanto al conocimiento de la biología y la ecología no solo de los efemerópteros sino también de las demás especies de insectos acuáticos neotropicales, podremos abordar de manera precisa y certera los estudios de evaluación de la calidad de nuestros ecosistemas acuáticos. Y mediante proyectos en donde se integren la información biológica, geomorfológica, hidrológica, socio-económica y política, emprender de manera eficiente el manejo y restauración que han de requerir los cuerpos de agua que son vitales para la población humana en nuestro



continente, cuyo estado actual es de franco deterioro (Bucher et al. 1997, Olson et al. 1998).

## REFERENCIAS

- Allan D. J. & Flecker A. S. 1993. Biodiversity conservation in running waters. *BioScience*. **43**:32-43.
- Allan D. J. 1995. Stream ecology. structure and function. Chapman & Hall. London.
- Arunachalam M., Madhusoodanan Nair K. C., 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.
- Ataroff M. (En prensa). Selvas y bosques de montaña. In: Aguilera M., Azocar A. y Gonzalez-Jimenez E. (Eds.). Biodiversidad en Venezuela, Venezuela: CONICIT - Fundación Polar. Caracas
- Bradshaw A.D. 1996. Underlying principles of restoration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatics Sciences*. **53**(Suppl. 1):3-9.
- Brewin P. A., Newman T. M. & Ormerod S. J. 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 A. V. & Brussock P. P. 1991. Comparisons of benthic invertebrates between riffles and pools. *Hydrobiologia*. **220**:99-108.
- Bucher E., Castro G. & Floris V. 1997. Conservación de ecosistemas de agua dulce: Hacia una estrategia de manejo integrado de recursos hídricos. Banco Interamericano de Desarrollo. Washington D. C.
- Chacón M. M. & 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*. **11**:103-122.
- Chacón M. M., Segnini S. & Dominguez E. 1999. Three new species of *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Venezuela. *Aquatic Insects* **21**:249-57.
- Clifford H. F. 1982. Life cycles of mayflies (Ephemeroptera), with special reference to voltinism. *Quaestiones Entomologicae*. **18**:15-90.
- Conover W. J. 1980 Practical Nonparametric Statistics. Ed. John Wiley & Sons.
- Covich A. P. 1988. Geographical and historical comparisons of Neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of North America Benthological Society*. **7**:361-386.
- Cressa C. 1994. Structural changes of the macroinvertebrate community in a tropical river. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **25**:1853-1855.
- Cressa C. 1998. Community composition and structure of macroinvertebrates of river Camurí Grande, Venezuela. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **26**:1008-1011.
- Cummins K. W., & Merritt R. W. 1996. Ecology and distribution of aquatic insects. In: Merritt R. W., & Cummins K. W. (Eds). An introduction to the aquatic insect of North America. 3th edition. Publishing Company. USA:

- Death R. G. & Winterbourn M. J. 1995. Diversity patterns in stream benthic invertebrate communities: the influences of habitat stability. *Ecology*. **76**:1446-1460.
- Domínguez E. 1986. *Thraulodes bolivianus*, una nueva especie de la familia Leptophlebiidae, (Insecta: Ephemeroptera) de Bolivia. *Acta Zoologica Lilloana* **28**:149-53.
- Dominguez E. 1988. *Ecuaphlebia*: A new genus of Atalophlebiinae (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Ecuador. *Aquatic Insects*. **10**:228-35.
- Dominguez E. & Savage H. M. 1987. Two new species of *Farrodes* from continental South America with comments on the distribution of faunal components in Argentina (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. **22**:43-52.
- Dominguez E., Molineri C. & 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. & Peters W. L. 1992. Clave para ninfas y adultos de las familias de Ephemeroptera (Insecta) suramericanos. *Biología Acuática*. **16**. Instituto de Limnología "Dr. Raul A. Ringuelet", La Plata.
- Domínguez E., Hubbard M. D., Pescador M. L. & Molineri C. 2001. Capítulo I: Ephemeroptera. Pp 17-54. In: Fernández H. R. & 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
- Dudgeon D. 1989. The influence of riparian vegetation on the functional organization four Hong Kong stream communities. *Hydrobiologia*. **179**:183-194.
- Dudgeon D. 1996. The life history, secondary production and microdistribution of *Ephemerella* spp. (Ephemeroptera: Ephemeridae) in a tropical forest stream. *Archivos fur Hidrobiologie*. **135**:473-483.
- Fariñas M. 1996. Análisis de la vegetación y de sus relaciones con el ambiente mediante métodos multivariantes de ordenamiento. Trabajo de Ascenso. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela.
- Ferreira M. J. N. & Dominguez E. 1992. A new species of *Hermanella* (Ephemeroptera: Leptohlebiidae: Atalophlebiinae) from southeastern Brazil. *Aquatic Insects*. **14**:179-82.
- Flecker A. S. 1992. Fish predation and evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology*. **73**:438-448.
- Flecker A. S. & Feifarek B. 1994. Disturbance and temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology*. **31**:131-142.
- Flowers R. W. 1991. Diversity of stream-living insects in northwestern Panamá. *Journal of North America Benthological Society*. **10**:322-334.
- Flowers R. W. 1992. Review of the Genera of Mayflies of Panama, With a Checklist of Panamanian and Costa Rican species. Pp. 37-51 In Quintero D. &

- Aiello A (Eds.). Insects of Panama and Mesoamerica, Oxford, New York: Oxford University Press.
- Flowers R. W. & Dominguez E. 1992. New genus of Leptophlebiidae (Ephemeroptera) from Central and South America." *Annals of the Entomological Society of America*. **85**:655-61.
- Graca M. A. S ., Cressa C., Gessner M. O., Feio M. J., Callies K. A., & Barrios C. 2001. Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical stream. *Freshwater Biology*. **46**:947-957.
- Hill M. O. 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.
- Huston M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* **113**:81-99.
- Jackson J. K. & Sweeney B. W. 1995. Egg and larval development times for 35 species of tropical stream insects from Costa Rica. *Journal of North America Benthological Society*. **14**:115-130.
- Jacobsen D. & Encalada A. 1998. The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highlands streams in the wet and dry season. *Archives fur Hydrobiologie*. **142**:53-70.
- Jacobsen D., Schultz R. & Encalada A. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*. **38**:247-261.
- Karr J. R. 1991. Biological integrity: a long-neglected aspect of water resource management. *Ecological Applications*. **1**:66-84.
- Lehmkuhl D. M. 1979. Environmental Disturbance and Life Histories: Principles and Examples. *Journal of Fisheries Research Board Canadian*. **36**:329-34.
- Lenat D. R. 1988. Water quality of streams using a qualitative collection method for benthic macroinvertebrates. *Journal of North America Benthological Society*. **7**:222-233.
- Lenat D. R., & Crawford K. 1994. Effects of land use on water quality and aquatic biota of three North Carolina Piedmont streams. *Hydrobiologia*. **294**:185-199.
- Lind O. T. 1974. Handbook of common methods in limnology. The C. V. Mosby Company. USA.
- Lugo-Ortiz C. R. & McCafferty W. P. 1994. *Farrodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) in the Antilles: new species from Puerto Rico and review of the genus. *Entomological News*. **105**:263-66.
- Lugo-Ortiz C. R. & McCafferty W. P. 1995. New species stage description and records of *Baetodes* (Ephemeroptera) from Mexico and Central America. *Entomological News*. **106**:81-86.
- Lugo-Ortiz C. R. & McCafferty W. P. 1996a. Taxonomy of the Neotropical Genus *Americabaetis*, New Status (Insecta: Ephemeroptera: Baetidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. **31**:156-69.
- Lugo-Ortiz C. R. & McCafferty W. P. 1996b. Phylogeny and classification of *Baetodes* complex (Ephemeroptera: Baetidae), with description of the new genus. *Journal of North America Benthological Society*. **15**:367-80.

- Lytle D. A. 2001. Disturbance regimes and life-history evolution. *The American Naturalist*. **157**: 525-536.
- Lytle D. A. 2002. Flash floods and aquatic insect life-history evolution: evaluation of multiple models. *Ecology*. **83**: 370-385.
- Maldonado V., Pérez B. & Cressa C. 2001. Seasonal variation of Ephemeroptera in four streams of Guatopo Nacional Park, Venezuela. In: Dominguez E. (Eds.) Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera. Kluwe Academic / Plenum Publishers. New York.
- McCabe D. J. & Gotelli N. J. 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia*. **124**:270-279.
- McCafferty W. P. & Lugo-Ortiz C. R. 1992. Registros nuevos y notas los Ephemeroptera de Nicaragua. *Revista Nicaraguense de Entomología* **19**:1-7.
- McIntosh A. R. & Peckarsky B. L. 1999. Criteria determining behavioral responses to multiple predators by a stream mayfly. *Oikos*. **85**:554-564.
- Merritt R. W., Resh V. H. & Cummins K. W. 1996. Collecting, Sampling, and Rearing Methods for Aquatic Insect. In: Merritt R. W. & Cummins K. W. (Eds). An Introduction to the Aquatic Insects of North America. 3th Edition. Kendall/Hunt Publishing Company. Pages 12-28.
- Merritt R. W. & Cummins K. W. 1996. An Introduction to the Aquatic Insects of North America. 3th Edition. Kendall/Hunt Publishing Company. USA.
- Minshall W. G. 1984. Aquatic insect-substratum relationships. pp. 358-400. In: Resh V. H. and Rosenberg D. M (Eds.). The Ecology of aquatic insects. New York, USA: Praeger Publisher.
- Molineri C. 1999. Revision of the genus *Tricorythopsis* (Ephemeroptera: Leptohiphidae) with the description of four new species. *Aquatic Insects*. **21**:285-300.
- Molineri C. 2001. Una nueva especie de *Tricorythodes* (Ephemeroptera: Leptohiphidae) de la Argentina con notas de su biología. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*. **60**:61-66.
- Molineri C. & Flowers R. W. 2001. Primera Cita De *Allenhyphes* Hofmann y Sartori 1999 (Ephemeroptera: Leptohiphidae) Para América Continental. *Entomotropica* **16**:61-62.
- Newbold J. D., Sweeney B. W., & Vannote R. L. 1994. A model for seasonal synchrony in stream Mayflies. *Journal of North America Benthological Society*. **13**:3-18.
- Nylin S. & Gotthard K. 1998. Plasticity in life-history traits. *Annuals Review of Entomology*. **43**. 63-83.
- Olson D., Dinerstein E., Canevari P., Davidson I., Castro G., Morisset V., Abell R. & Toledo, E. 1998. Freshwater biodiversity of Latin America and the Caribbean: A conservation assessment. Biodiversity Support Program, Washington, D. C.
- Palmer C. G., O'Keeffe J. H. & Palmer A. R. 1991. Are macroinvertebrate assemblages in the Buffalo River, southern Africa, associated with particular biotopes? *Journal of North America Benthological Society*. **10**:349-357.

- Palmer M. A., Allan D. J. & Butman C. A. 1996. Dispersal as a Regional Process Affecting the Local Dynamics of Marine and Stream Benthic Invertebrates. *TREE*. **11**:322-26.
- Peckarsky B. L. 1980. Predator-prey interactions between stoneflies and mayflies: behavioral observations. *Ecology*. **61**. 932-943.
- Peckarsky B. L., Cooper S. D. & McIntosh A. R. 1997. Extrapolating from individual behavior to populations and communities in streams. *Journal of North America Benthological Society*. **16**: 375-390.
- Peckarsky B. L., Taylor B. W., McIntosh A. R., McPeck & Lytle D. A. 2001. Variation in mayfly Size at metamorphosis as a developmental response to risk of depredation. *Ecology*. **82**:740-757.
- Pescador M. L., Masteller E. C. & Buzby K. M. 1993. Composition and phenology of Ephemeroptera from a Tropical Rainforest stream at El Verde, Puerto Rico. *Journal of Kansas Entomologic Society*. **66**:151-159.
- Peters W. L. 1974. Redescription of *Terpides* Demoulin from St. Vincent, West Indies (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Proceedings of Entomological Society Washington*. **76**:178-85.
- Pringle C. M., Naiman R. J., Bretschko G.; Karr J. R., Oswood M.W., Webster J. R., Welcomme R. L. & Winterbourn M. J. 1988. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of North America Benthological Society*. **7**:503-524.
- Pringle C. M. & Ramirez A. 1998. Use of both benthic and drift sampling techniques to assess tropical stream invertebrate communities along an altitudinal gradient, Costa Rica. *Freshwater Biology*. **39**:359-373.
- Power M. E., Stout R. J., Cushing C. E., Harper P. P., Hauer F. R., Matthews W. J., Moyle P. B., Statzner B. & Wais I. R. 1988. Biotic and abiotic controls in river and stream communities. *Journal of North America Benthological Society*. **7**:456-479.
- Ramirez A. & Pringle C. M. 1998. Invertebrate drift and benthic community dynamics in a lowland neotropical stream, Costa Rica. *Hydrobiologia*. **386**:19-26.
- Ramírez M. E. 1999. Producción y descomposición de hojarasca en la selva nublada de la Mucuy, P. N. Nevada. Edo. Mérida. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Resh V. H., Brown A. V.; Covich A. P., Gurtz M. E., Li H. W., Minshall G. W., Reice S. R., Sheldon A. L., Wallace B.J. & Wissmar R. C. 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of North America Benthological Society*. **7**:433-455.
- Rincon J. E. & Cressa C. 2000. Temporal variability of macroinvertebrate assemblages in a neotropical intermittent stream in Northwestern Venezuela. *Archives fur Hydrobiologie*. **148**:421-432.
- Roldán G. 1980. Estudios limnológicos de cuatro ecosistemas neotropicales diferentes con especial referencia a su fauna de efemerópteros. *Actualidades Biológicas*. **9**:103-117.

- Rosser Z. C. & Pearson R. G. 1995. Responses of rock fauna to physical disturbance in two Australian tropical rainforest streams. *Journal of North America Benthological Society*. **14**:183-196.
- Savage H. M. 1986. Systematics of *Terpides* lineage from Neotropics: definition of the *Terpides* lineage, methods, and revision of *Fottkaulus* Savage & Peters. *SPIXIANA*. **9**. 255-270.
- Scarsbrook M. R & Townsend C. R. 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.
- Segnini S., Chacón M. M. & Dominguez E. (En prensa). Clase Insecta Orden Ephemeroptera. In: Aguilera M., Azocar A. & Gonzalez E. (Eds.). Biodiversidad en Venezuela. CONICIT - Fundación Polar. Caracas.
- Sheldon A. L. & Haick R. A. 1981. Hábitat selection and association of stream insects: a multivariate analysis. *Freshwater Biology*. **11**:395-403.
- Statzner B., Gore J. A. & Resh V. H. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of North America Benthological Society*. **7**:307-360.
- Stanford J. A., & Ward J. V. 1983. Insect species diversity as a function of environmental variability a disturbance in stream systems Pp. 265-278. In: Barnes J. R. & Minshall G. W (Eds.). Application and testing of general ecological theory. New York: Plenus Publishers.
- Sweeney B. W. 1984. Factors Influencing Life-History Patterns of Aquatic Insects. Pp. 56-100. In: Resh V. H. & Rosenberg D. M. (Eds.): The Ecology of Aquatic Insects. New York: Praeger Publishers.
- Traver J. R. 1943. New venezuelan mayflies. *Boletín de Entomología Venezolana*. **2**:79-98.
- Turcotte P. & Harper P. P. 1982a. Drift patterns in a high Andean stream. *Hydrobiologia*. **89**:141-151.
- Turcotte P. & Harper P. P. 1982b. The macroinvertebrate fauna of a small Andean stream. *Freshwater Biology*. **12**:411-419.
- Vannote R. L. & Sweeney B. W. 1980. Geographic analysis of thermal Equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. *The American Naturalist* .**115**:667-95.
- Vinson M. R., & Hawkins C. P. 1998. Biodiversity of stream insects: variation at local, basin and regional scales. *Annuals Review of Entomology*. **43**: 271-293.
- Wallace B. J. 1996. Biotic indices and stream ecosystem processes: results from an experimental study. *Ecological Applications*. **6**:140-151.
- Wallace B. J. & Merritt R. W. 1980. Filter-feeding ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*. **25**: 103-132.
- Wang T. Q., Sites R. W. & McCafferty W. P. 1998. Two new species of *Leptohyphes* (Ephemeroptera: Leptohyphidae) from Ecuador. *Florida Entomologist*. **81**:68-75
- Ward J. V. & Stanford J. A. 1982. Thermal responses in the evolutionary ecology of the aquatic insects. *Annuals Review of Entomology*. **27**:97-117.

- Wiggins G. B. 1998. Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera). 2nd Edition. University of Toronto Press. USA.
- Yule C. M. 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 C. M. 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 de C. M. C., Rojas de H. A. M. & Mosquera de A. S. 1997. Biological aspects of Ephemeroptera in rivers of southwestern Colombia (South America). Pp 261-268. **In**: Landolt P. & Sartori M. (Eds.). Ephemeroptera & Plecoptera: Biology – Ecology – Systematics. MTL. Fribourg.



## APENDICE

### Análisis de Componentes Principales: Abreviaturas de variables ambientales

Abreviaturas	Significado
pH	pH
T°Cag	Temperatura del agua (°C)
T°Cag	Temperatura del aire (T°C)
Condt	Conductividad
OD	Oxígeno disuelto (mg/l)
%O2	% de oxígeno disuelto
Turb	Turbidez (NTU)
Alcalin	Alcalinidad (mg/l)
Durz	Dureza (mg/l)
MOS	Materia Orgánica Suspendida (g/m <sup>2</sup> )
MOT	Materia Orgánica (g/m <sup>2</sup> )
MOF	Materia orgánica fracción fina
MOUG	Materia orgánica fracción ultragruesa.
Veloc	Velocidad (m/s)
Q	Descarga Q (m <sup>3</sup> /s)
pp30p	Precipitación acumulada 30 días previos a cada fecha de muestreo (mm)

## **Análisis de componentes principales y Análisis de Correspondencia**

### **Linealizado: Abreviaturas de fechas.**

1Mz	14 de marzo de 2000
2Mz	27 de marzo de 2000
1Ab	10 de abril de 2000
2Ab	28 de abril de 2000
1My	12 de mayo de 2000
2My	26 de mayo de 2000
1Jn	6 de junio de 2000
2Jn	20 de junio de 2000
1Ju	7 de julio de 2000
2Ju	20 de julio de 2000
1Ag	2 de agosto de 2000
2Ag	15 de agosto de 2000
3Ag	29 de agosto de 2000
1S	14 de septiembre de 2000
2S	26 de septiembre de 2000
1O	10 de octubre de 2000
2O	24 de octubre de 2000
1N	7 de noviembre de 2000
2N	21 de noviembre de 2000
1D	5 de diciembre de 2000
2D	18 de diciembre de 2000
1E	9 de enero de 2001
2E	24 de enero de 2001
1F	6 de febrero de 2001
2F	21 de febrero de 2001