UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

HISTORIA DE VIDA DE CINCO ESPECIES DE BAÉTIDOS (EPHEMEROPTERA: BAETIDAE) EN LA QUEBRADA GONZÁLEZ, PARQUE NACIONAL BRAULIO CARRILLO

Danny Vásquez Acosta

Tesis preparada para optar por el grado de

LICENCIATURA EN BIOLOGIA CON ÉNFASIS EN RECURSOS ACUÁTICOS

Sede Rodrigo Facio II-2009

MIEMBROS DEL TRIBUNAL DE TRABAJO FINAL

M.Sc. Monika Springer, Directora de Tesis _____

Ph.D. Wills Flowers, Lector de Tesis _____

Dr. Paul Hanson Snortum, Lector de Tesis _____

M.Sc. Gerardo Umaña Villalobos, Miembro del Tribunal _____

Dra. Virginia Solís Alvarado, Presidenta del Tribunal _____

RECONOCIMIENTOS

Quiero agradecer especialmente a Dios por todo.

A mi familia por su infinito e incondicional apoyo.

A Monika por su guía, orientación y estímulo constante.

A Wills y a Paul por todos sus invaluables comentarios.

Al Parque Nacional Braulio Carrillo, Sector Quebrada González

Al Laboratorio 170 de Entomología

A Gloria especialmente, así como a Eduardo y a Rolier por la asistencia en el campo.

A Jeffrey por la gran ayuda con la estadística.

A GB por sus ideas y comentarios

A Eddy por su atenta colaboración en el laboratorio.

A Kenji por las increíbles fotos de los adultos

A todos mis compañeros de la 170

A Mari y a Yessica por el montón de trámites

A Rodolfo Tenorio por toda la información del parque nacional

Al ICE por suministrar los datos de precipitación

ÍNDICE GENERAL

RECONOCIMIENTOS…… iii
ÍNDICE GENERAL……. iv
ÍNDICE DE FIGURAS……. v
ÍNDICE DE TABLAS…….. vi
RESUMEN…….. vii
Capítulo

1. INTRODUCCIÓN……... 1

Justificación…….. 1
Objetivos de la investigación……... 2
Estado actual del conocimiento……..... 2
Área de estudio y descripción del sitio……. 6

2. MÉTODOS DE TRABAJO……..... 10

Recolecta de fauna bentónica……... 10
Recolecta de ninfas de Baetidae……..... 11
Identificación de las morfoespecies.…… 12
Crecimiento y sexo de las ninfas…….. 13
Crianza de adultos y asociaciones ninfa-adulto……... 13
Fecundidad……15
Análisis de datos……... 16
Factores físico-químicos……... 19

3. FAUNA BENTONICA……. 20

Composición de la fauna bentónica…….. 20
Calidad biológica del agua……....28
Factores físico-químicos……29

4. HISTORIA DE VIDA DE CINCO ESPECIES DE BAÉTIDOS……. 31

Taxonomía……31
Descripción breve de las morfoespecies……33
Crianza de adultos y asociaciones ninfa-adulto……40
Historias de vida…… 44
Conclusiones……..63

APENDICE……. 65
BIBLIOGRAFÍA……67

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1 Mapa del sitio de estudio…….…. 7
Figura 1.2 Ubicación del sitio de muestreo dentro del P.N. Braulio Carrillo…… 8
Figura 1.3 La Quebrada González…….…..… 9
Figura 2.1 Red acuática tipo D……..…..…..… 11
Figura 2.2 Técnica de muestreo empleando la red tipo D…….…. 11
Figura 2.3 Método de recolecta directa…….…..…… 11
Figura 2.4 Ojos de Baetidae, macho de *Camelobaetidius* sp. 2….…….…….…….…... 14
Figura 2.5 Ojos de Baetidae, macho de *Baetodes* sp. 2…….…….…….…….…….. 14
Figura 2.6 Ojos de Baetidae, hembra de *Baetodes* sp. 2…….…….…….…….…….. 14
Figura 2.7 Trampa de crianza……. 17
Figura 2.8 Plataforma con trampas de crianza……... 17
Figura 2.9 Ninfas hembras de *Camelobaetidius* sp. 2…… 17
Figura 2.10 Búsqueda de ninfas maduras……... 18
Figura 2.11 Depositando ninfas en las trampas…….. 18
Figura 2.12 Revisión del estado y condición de las ninfas……. 18
Figura 2.13 Subimago a salvo en un vaso seco…….. 18
Figura 2.14 Colocación del techo de plástico……. 18
Figura 2.15 Vista panorámica del sitio de estudio…….. 18
Figura 3.1 Macroinvertebrados, octubre 2007…… 24
Figura 3.2 Macroinvertebrados, abril 2008…… 24
Figura 3.3 Ephemeroptera, octubre 2007……... 25
Figura 3.4 Ephemeroptera, abril 2008…… 25
Figura 3.5 Baetidae, octubre 2007…….. 25
Figura 3.6 Baetidae, abril 2008…….. 25
Figura 3.7 Trichoptera, octubre 2007……. 27
Figura 3.8 Trichoptera, abril 2008…….. 27
Figura 3.9 Clasificación biológica de las aguas……. 29

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 4.1 Tubérculos en el abdomen…… 32
Figura 4.2 Branquias coxales con un solo filamento……..32
Figura 4.3 Branquias coxales con dos filamentos……...32
Figura 4.4 Pronoto con tubérculo……32
Figura 4.5 *Baetodes* sp. 1, abdomen…… 32
Figura 4.6 *Baetodes* sp. 6, abdomen…… 32
Figura 4.7 *Baetodes* sp. 7, pronoto……..32
Figura 4.8 *Baetodes* sp. 4, pronoto……..32
Figura 4.9 *Camelobaetidius* sp. 1, uñas tarsales…… 33
Figura 4.10 *Camelobaetidius* sp. 2, uñas tarsales…… 33
Figura 4.11 *Baetodes* sp. 1, cuerpo……36
Figura 4.12 *Baetodes* sp. 1, pronoto y mesonoto……36
Figura 4.13 *Baetodes* sp. 1, fémures……36
Figura 4.14 *Baetodes* sp. 1, detalle del fémur…… 36
Figura 4.15 *Baetodes* sp. 1, branquias abdominales…… 36
Figura 4.16 *Baetodes* sp. 2, cuerpo……37
Figura 4.17 *Baetodes* sp. 2, detalle de segmentos abdominales 6-10……37
Figura 4.18 *Baetodes* sp. 2, tubérculos abdominales……37
Figura 4.19 *Baetodes* sp. 2, fémures……37
Figura 4.20 *Baetodes* sp. 3, cuerpo……37
Figura 4.21 *Baetodes* sp. 3, abdomen……..37
Figura 4.22 *Baetodes* sp. 3, detalle de segmentos abdominales 6-10……37
Figura 4.23 *Baetodes* sp. 4, cuerpo……38
Figura 4.24 *Baetodes* sp. 4, branquias coxales……38
Figura 4.25 *Baetodes* sp. 4, tubérculos abdominales……38
Figura 4.26 *Baetodes* sp. 5, fémures……38
Figura 4.27 *Baetodes* sp. 5, abdomen……...38

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 4.28 *Baetodes* sp. 6, fémures……..39
Figura 4.29 *Baetodes* sp. 6, branquias abdominales……..39
Figura 4.30 *Baetodes* sp. 6, detalle de branquias abdominales……39
Figura 4.31 *Baetodes* sp. 6, branquia abdominal individual……39
Figura 4.32 *Baetodes* sp. 6, detalle de últimos segmentos abdominales……39
Figura 4.33 Hembra y macho de *Camelobaetidius* sp. 2……40
Figura 4.34 Hembra y macho de *Camelobaetidius* sp. 1……40
Figura 4.35 *Baetodes* sp. 1, macho adulto……42
Figura 4.36 Morfoespecie no determinada de *Baetodes*, macho adulto……42
Figura 4.37 *Camelobaetidius* sp. 1, macho adulto……43
Figura 4.38 *Camelobaetidius* sp. 2, macho adulto……43
Figura 4.39 *Camelobaetidius* sp. 2, vista dorsal……43
Figura 4.40 *Camelobaetidius* sp. 2, detalle de los ojos…….. 43
Figura 4.41 Hábitat típico de las ninfas *Baetodes* sp. 1……45
Figura 4.42 Distribución de frecuencias de tamaño, *Baetodes* sp. 1……46
Figura 4.43 Periodos de emergencia, *Baetodes* sp. 1…… 47
Figura 4.44 Periodos de emergencia, *Baetodes* sp. 2…… 47
Figura 4.45 Periodos de emergencia, *Baetodes* sp. 3…… 47
Figura 4.46 Periodos de emergencia, *Camelobaetidius* sp. 1……... 47
Figura 4.47 Periodos de emergencia, *Camelobaetidius* sp. 2……... 47
Figura 4.48 Distribución de frecuencias de tamaño, *Baetodes* sp. 2……49
Figura 4.49 Distribución de frecuencias de tamaño, *Baetodes* sp. 3……51
Figura 4.50 Hábitat típico de las ninfas maduras de *Camelobaetidius* sp. 1……... 53
Figura 4.51 Distribución de frecuencias de tamaño, *Camelobaetidius* sp. 1…….. 54
Figura 4.52 Distribución de frecuencias de tamaño, *Camelobaetidius* sp. 2……...55
Figura 4.53 Promedios de precipitación mensual……..57
Figura 4.54 Relación precipitación/abundancia de *Baetodes* sp. 1……... 59

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 4.55 Relación precipitación/abundancia de *Baetodes* sp. 2……..……..……... 59
Figura 4.56 Relación precipitación/abundancia de *Baetodes* sp. 3……..……..……... 59
Figura 4.57 Relación precipitación/abundancia de *Camelobaetidius* sp. 1……..…….. 59
Figura 4.58 Relación precipitación/abundancia de *Camelobaetidius* sp. 2…… 59

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro I. Síntesis de la fauna bentónica ……21
Cuadro II. Taxa considerados como no comunes o muy raros ……23
Cuadro III. Número de morfoespecies de Baetidae……26
Cuadro IV. Registro de variables físico-químicas ……30
Cuadro V. Número de subimagos e imagos criados……41
Cuadro VI. Promedio de huevos (y rango)/morfoespecie……47

RESUMEN

Características de la historia de vida de cinco especies de Baetidae fueron estudiadas durante un periodo de un año en la Quebrada González, una quebrada de primer orden en el Parque Nacional Braulio Carrillo.

La fauna bentónica encontrada en esta quebrada durante dos periodos diferentes de ese año fue ampliamente dominada por Ephemeroptera (42,5% y 37% de la composición relativa de los macroinvertebrados recolectados). En total se recolectaron 39 familias y al menos 74 géneros de macroinvertebrados (más del 99 % de los organismos recolectados fueron insectos acuáticos). Según el índice BMWP'-CR, la calidad biológica del agua en el sitio de estudio fue catalogada como excelente.

Se encontró una alta diversidad de Baetidae (al menos 13 morfoespecies), principalmente del género *Baetodes* (siete morfoespecies). Claves taxonómicas fueron construidas para separar las morfoespecies tanto de este género como del género *Camelobaetidius* (dos morfoespecies) en la Quebrada González.

Ninfas de tres morfoespecies de *Baetodes* y dos morfoespecies de *Camelobaetidius* fueron recolectadas mensualmente con una red acuática tipo D. Mediciones del ancho de la cabeza de las ninfas mostraron un amplio rango de tamaños dentro de cada una de las especies a través de todo el año. Para todas las especies estudiadas, ninfas maduras con estuches alares negros fueron encontradas durante todos los meses.

A pesar del hecho de que el Sector Quebrada González es considerado como de clima estable y no estacional, fluctuaciones en los patrones de abundancia de las ninfas indican lo contrario. Una parte de la variabilidad observada en los patrones de abundancia de esas especies se pudo explicar en función de la cantidad de precipitación mensual.

La emergencia de los subimagos ocurrió al finalizar el atardecer, principalmente entre las 6:00 pm y las 6:30 pm. Los subimagos criados vivieron cerca de 10 horas o menos hasta la emergencia del imago, aproximadamente a las 4:00 am. Los imagos o adultos sobrevivieron cerca de tres días en el laboratorio. El promedio de huevos por hembra (ya sea adultas o ninfas maduras) fue de 795 huevos por hembra (rango 426-1106) para *Baetodes* sp. 1, para *Baetodes* sp. 2 fue de 981 (rango 702-1295) y para *Baetodes* sp. 3 de 708 (rango 406-1045). Además el promedio de huevos fue de 638 (rango 341-1054) para *Camelobaetidius* sp.1 y de 405 (rango 247-610) para *Camelobaetidius* sp. 2.

Un desarrollo asíncrono con múltiple traslape de generaciones, acompañado de un largo periodo de emergencia y reproducción continua, son tres rasgos que sugieren una historia de vida multivoltina para las cinco morfoespecies. La alta temperatura del agua (promedio anual de 21,4 ºC,) a través de todo el año contribuye a estos patrones de historia de vida. El multivoltinismo de estos efemerópteros conforma un patrón general multivoltino para la mayoría de los insectos acuáticos en regiones tropicales.

CAPITULO 1
INTRODUCCIÓN

Justificación del proyecto

Cuando se recolecta una muestra de organismos bentónicos en una quebrada o río de Costa Rica, es muy común encontrar que el orden de los efemerópteros domine la composición de macroinvertebrados (Springer 2008). En general, se trata de un grupo de insectos que habita aguas de buena calidad y que presenta una alta sensibilidad a la contaminación y a los cambios ambientales. Esta condición les confiere ser utilizados por el ser humano como indicadores biológicos, y los convierte en una herramienta útil para evaluar el estado de salud de los ecosistemas acuáticos y la calidad del agua en los ríos y quebradas (Rosenberg y Resh 1993, Roldán-Pérez 1996, Brittain y Sartori 2003, Fernández y Springer 2008). Los efemerópteros, junto con los otros órdenes de insectos acuáticos y demás grupos de macroinvertebrados, son muy utilizados en programas de biomonitoreo acuático.

Desafortunadamente, la rica diversidad de efemerópteros que existe en nuestro país se encuentra muy poco estudiada. Muchas especies se encuentran aun sin describir, mientras que aspectos de su biología, ecología e historia de vida son prácticamente desconocidos.

La determinación de patrones de la historia de vida entre miembros estrechamente relacionados de la misma comunidad o entre comunidades a lo largo de gradientes ambientales, es crítica para la comprensión de relaciones ecológicas básicas. Los datos de la historia de vida generados para cinco especies diferentes de baétidos que coexisten en Quebrada González permitirán también contribuir con información dirigida a mejorar en un futuro, la precisión y eficiencia de índices bióticos apropiados para Costa Rica.

El sitio estudiado no presenta ningún tipo de impacto antropogénico, lo que permite estudiar las poblaciones en sus condiciones naturales. Esta investigación pretende contribuir al conocimiento de los efemerópteros y de los insectos acuáticos en general, en quebradas tropicales.

Objetivos de la investigación

Objetivo general

Estudiar la historia de vida de cinco especies de baétidos (Ephemeroptera: Baetidae) en la Quebrada González.

Objetivos específicos

- Detectar posibles patrones en el crecimiento larval, así como determinar el tipo de desarrollo que presentan las cinco especies de baétidos estudiadas.
- Determinar patrones de emergencia de los adultos y fecundidad de las hembras para cada una de las especies.
- Realizar asociaciones taxonómicas entre las ninfas y los adultos.

Estado actual del conocimiento

La historia de vida de los insectos incluye tanto al ciclo vital como a los eventos asociados con dicho ciclo. Butler (1984) menciona como parámetros de historia de vida eventos tales como el desarrollo, el crecimiento, la mortalidad, la reproducción, la dispersión, la fenología y el voltinismo[1]. En el caso de los insectos acuáticos, existe una gran diversidad de estrategias con respecto a sus historias de vida. Estos patrones se dan a

[1] Voltinismo: frecuencia con la cual un ciclo de vida se completa en un periodo de un año.

nivel de población, y suelen describirse en términos de la magnitud y la duración de los parámetros individuales de su historia de vida en un hábitat específico (Sweeney 1984).

El conocimiento de la historia de vida de los insectos acuáticos resulta fundamental para muchos estudios ecológicos de agua dulce (Butler 1984, Yunjun y Xiaoyu 2007). Por ejemplo, algunos de sus parámetros son esenciales para aplicar los métodos de campo desarrollados para estimar producción secundaria (Benke 1984) o para implementar con éxito el uso de los insectos en el biomonitoreo acuático (Flowers y Hilsenhoff 1978, Johnson *et al*. 1993). Muchos de los modelos usados para predecir las consecuencias de las futuras estrategias de conservación también requieren datos de la historia de vida (Rustigian *et al*. 2003).

Los efemerópteros (orden Ephemeroptera) constituyen un grupo de insectos acuáticos que aporta gran parte de la biomasa y de la producción generada por los macroinvertebrados, en ambientes dulceacuícolas (Brittain 1982). Se les encuentra en una amplia variedad de hábitats, incluyendo aguas estancadas o con fuerte corriente; las quebradas y ríos de segundo y tercer orden con sustratos pedregosos son los sitios de mayor diversidad (Edmunds y Waltz 1996). Las ninfas, sobre las cuales se ha concentrado la mayoría de los estudios taxonómicos y biológicos son utilizadas extensivamente como indicadores biológicos de contaminación y de cambios ambientales (Brittain y Sartori 2003). Con respecto a sus historias de vida, existe una clara diferencia entre las especies de las zonas templadas y las tropicales. De acuerdo con Clifford (1982), Brittain (1982) y Newbold *et al*. (1994), muchas especies de las regiones templadas tienen historias de vida univoltinas o semivoltinas, con ciclos de vida de un año o más y periodos reproductivos estacionales, es decir, con la emergencia del adulto y la oviposición restringida a un breve periodo, altamente sincronizado. Muchas de ellas mantienen el univoltinismo sobre amplios

rangos latitudinales (Clifford 1982). Sin embargo, en algunas especies las poblaciones son univoltinas en el sur y parte de la mitad de su rango templado, y se vuelven semivoltinas en áreas más al norte (Newbold *et al.* 1994). Otras especies presentan una historia de vida multivoltina en una parte de la quebrada y bivoltina en otra sección de la misma quebrada, lo cual evidencia la influencia que tiene la temperatura del agua en el ciclo de vida (Newell y Minshall 1978).

La gran mayoría de las especies examinadas pertenecen a quebradas de aguas frías en altas latitudes (>40ºN) del hemisferio norte. La relativa sincronía en el desarrollo que experimentan los efemerópteros en este tipo de ambientes generalmente origina cohortes larvales bien definidas que pueden ser seguidas a través de datos de campo (Lauzon y Harper 1988).

Por su parte, los efemerópteros de las regiones tropicales habitan quebradas donde las temperaturas del agua pueden exceder los 20ºC por más de seis meses al año (Jacobi y Benke 1991). A diferencia de lo que ocurre en zonas templadas, el conocimiento de las historias de vida de estos insectos en el trópico es escaso. Una predicción general realizada por Clifford *et al.* (1973) sostiene que la mayoría de especies tropicales deberían tener una historia de vida multivoltina, no estacional y con un desarrollo asíncrono. Estudios en regiones tropicales de Australia (Marchant 1982) y África (Gillies y Knowles 1990) son consistentes con este tipo de historia de vida corta; sin embargo, los datos disponibles para el trópico son aún demasiado limitados como para probar esta hipótesis (Sweeney *et al*. 1995). A diferencia de lo que ocurre en las zonas templadas, en las quebradas tropicales muchas especies de efemerópteros emergen a través de todo el año, aunque algunas especies tienen un período corto de emergencia (Wolda y Flowers 1985).

Dentro del orden Ephemeroptera, la familia Baetidae se encuentra ampliamente distribuida a nivel mundial. Es una de las dos familias del orden, especialmente importante en términos de abundancia y diversidad y representa una cuarta parte de las especies de efemerópteros conocidas (Brittain y Sartori 2003).

Los baétidos tienen a menudo un desarrollo más rápido que otros insectos acuáticos, producto de un rápido desarrollo del huevo y de la ninfa (Jackson y Sweeney 1995). Por ejemplo, el multivoltinismo a veces es común para *Baetis* spp. en muchas zonas templadas donde otros efemerópteros son univoltinos (Clifford 1982). Tasas de crecimiento medidas por Benke y Jacobi (1986) y tiempos de desarrollo larval de menos de dos semanas para *Baetis quilleri* en una quebrada en un desierto al suroeste de los Estados Unidos (Gray 1981) sugieren el equivalente de al menos diez generaciones por año que podrían ser posibles en ambientes de aguas cálidas. Los miembros de la familia Baetidae tienen además una gran flexibilidad en sus historias de vida, las cuales se encuentran fuertemente influenciadas por la temperatura (Clifford 1982). Muchos de los estudios sobre las historias de vida de los efemerópteros se han llevado a cabo en esta familia, principalmente en el género *Baetis* (Jacobi y Benke 1991).

En Costa Rica muy pocos estudios tratan aspectos relacionados con la historia de vida de los efemerópteros, y por lo tanto de baétidos. En varias quebradas de Guanacaste, Jackson y Sweeney (1995) estimaron el tiempo para el desarrollo de los huevos y para el desarrollo larval de 35 especies de insectos acuáticos, entre ellas, cinco especies de efemerópteros. Entre estas cinco especies, se encuentra una del género *Americabaetis*. En otro estudio llevado a cabo en las mismas quebradas, Sweeney *et al*. (1995) dieron a conocer la primera evidencia de semivoltinismo para un efemeróptero tropical (*Euthyplocia*

hecuba), lo cual demostró que no todas las especies de efemerópteros tropicales son multivoltinas.

En la Quebrada González, en el Parque Nacional Braulio Carrillo, se puede encontrar una alta diversidad de baétidos (al menos 13 morfoespecies) (obs. pers.), fácilmente separables a nivel morfológico. Tres morfoespecies del género *Baetodes* y dos de *Camelobaetidius*, muy comunes y abundantes en esta quebrada, presentan poblaciones con un alto potencial para realizar un estudio sobre las historias de vida de los efemerópteros en una quebrada tropical.

Área de estudio y descripción del sitio

Esta investigación fue llevada a cabo en la Quebrada González, una quebrada de primer orden ubicada en el Sector Quebrada González, Parque Nacional Braulio Carrillo. Este parque nacional es el más grande del Área de Conservación Cordillera Volcánica Central, con una extensión de 47000 hectáreas. Se sitúa además en la vertiente Caribe, en una de las zonas más montañosas y húmedas de Costa Rica. Específicamente, el Sector Quebrada González recibe un promedio de precipitación anual de 7626 mm (medidos entre1988 y 2008). Durante la década de los setenta, parte de los terrenos donde hoy en día se ubica este sector, correspondían a potreros (Rodolfo Tenorio, comunicación personal). Treinta años después, la recuperación natural y la protección de los recursos muestran un sector caracterizado por bosque secundario con muchos años de regeneración. La carretera Braulio Carrillo (Ruta 32) entre San José y Guápiles atraviesa tanto el parque como la misma Quebrada González, la cual es un pequeño tributario del Río Sucio.

El sitio de estudio en la Quebrada González se ubicó aproximadamente 2 km aguas arriba de la confluencia con el Río Sucio, 42 km al norte de San José (10º09.679' N,

083º56.222' W, 480 m.s.n.m.) (Figs. 1.1-1.2). Todo el trabajo de campo se concentró en un tramo de unos 500 m de largo. Este tramo, y en general toda la quebrada, se caracteriza por tener una fuerte pendiente y un sustrato completamente rocoso (Fig. 1.3). Aunque se encuentran rocas de todos los tamaños, son las grandes las que sobresalen, no solo por su tamaño sino también por su cantidad. Fue muy común encontrar grandes ramas o incluso árboles enteros caídos en medio del cauce. La combinación de una fuerte pendiente con un sustrato pedregoso produce abundantes zonas de corriente con aguas muy bien oxigenadas. Solamente dos especies de peces fueron observados en este tramo de la quebrada: el chupapiedras *Gobiesox nudus* (Gobiesocidae) y una olomina indeterminada (Poecilidae).

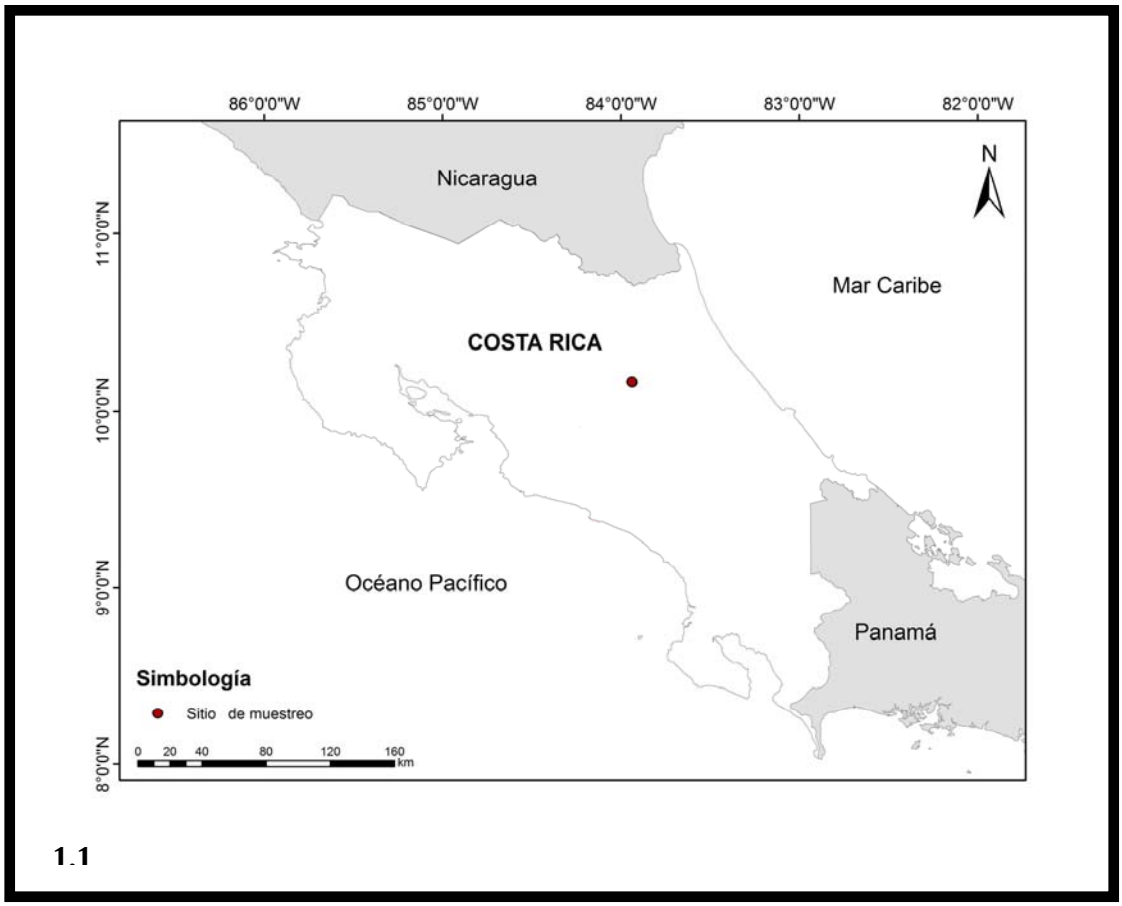


Figura. 1.1. Mapa del sitio de estudio.

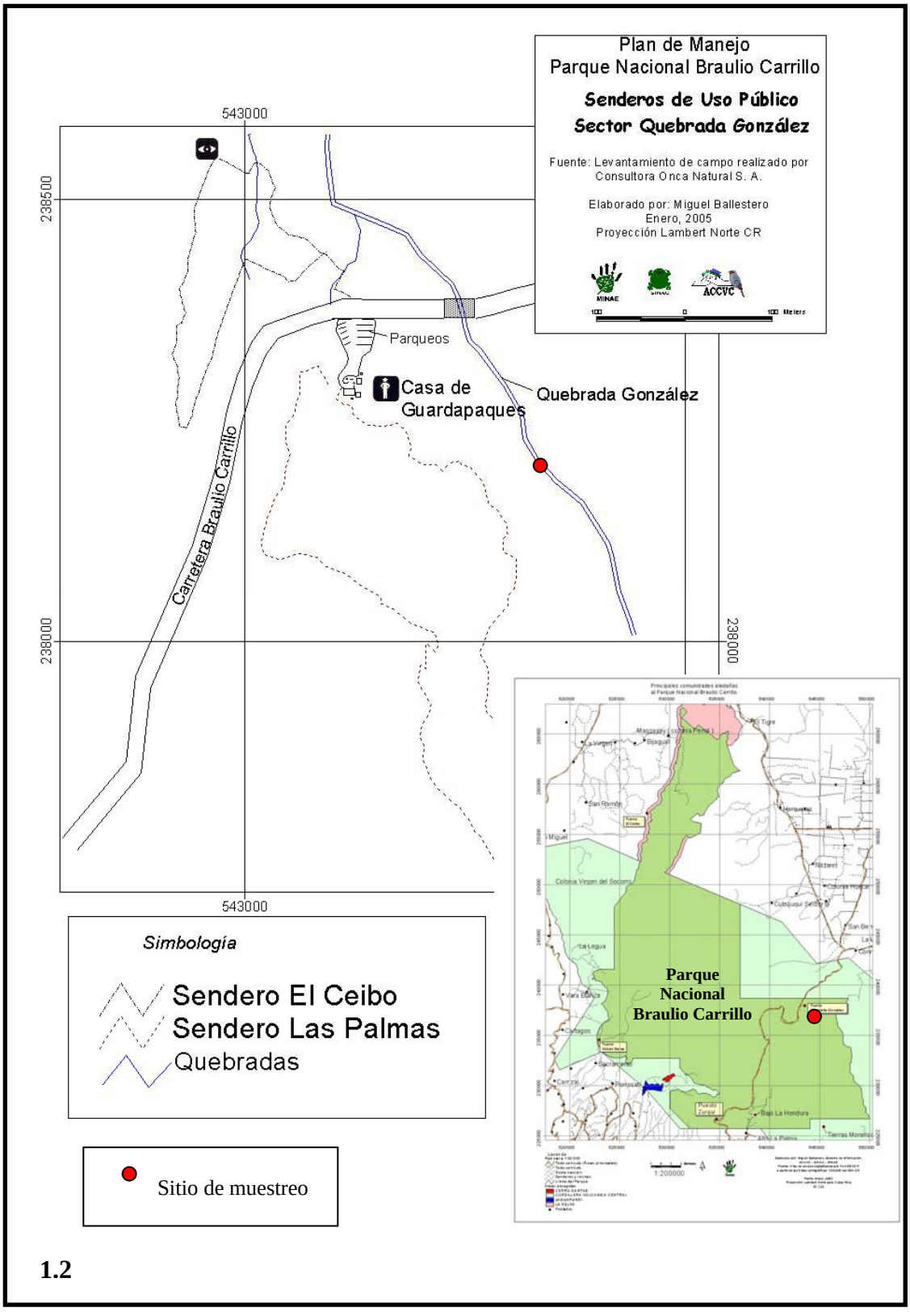


Figura 1.2. Ubicación del sitio de muestreo dentro del Parque Nacional Braulio Carrillo.

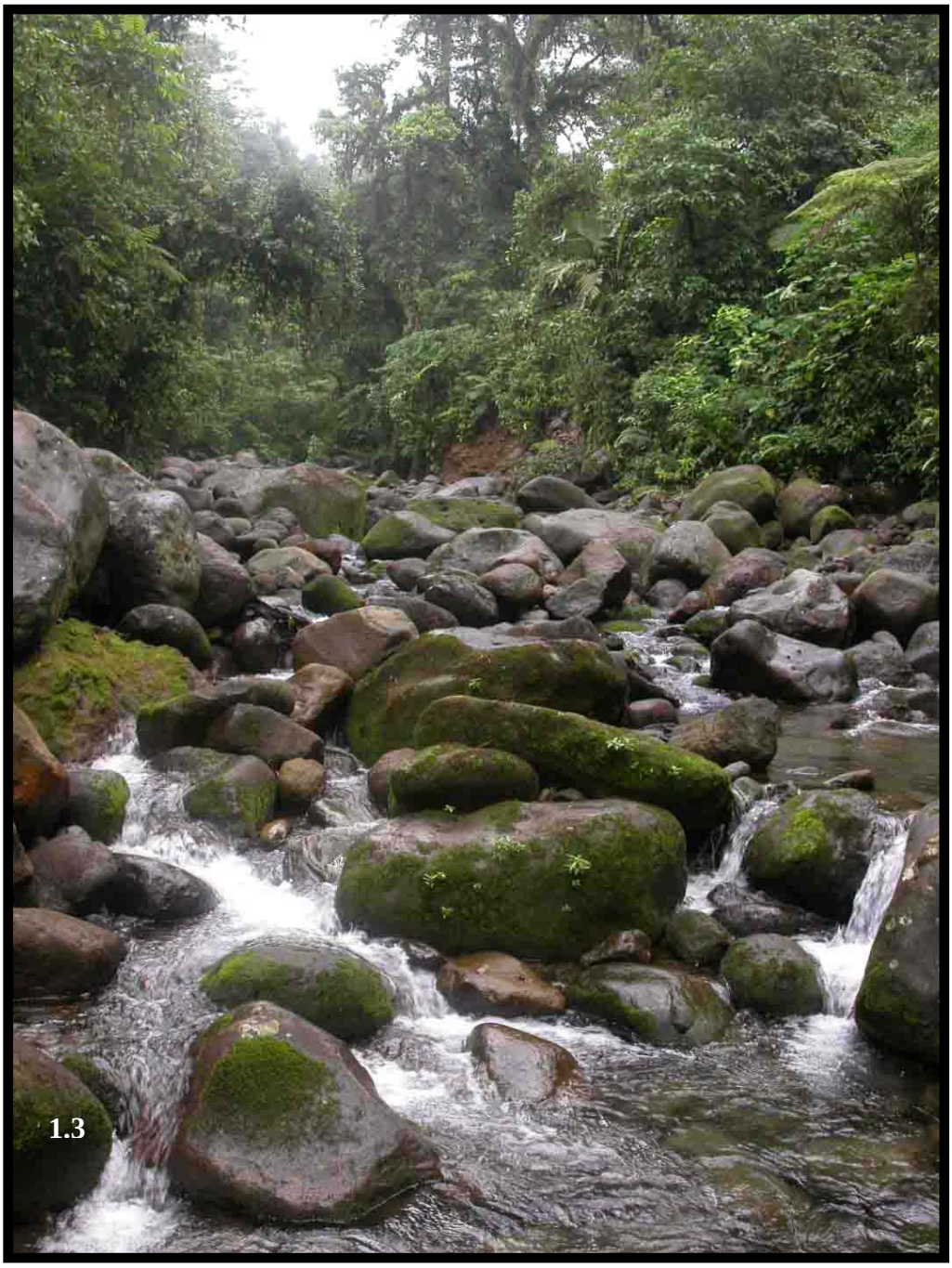


Figura 1.3. La Quebrada González, parte del tramo donde se realizó el trabajo de campo.

CAPITULO 2
MÉTODOS DE TRABAJO

Recolecta de fauna bentónica

Adicional a las recolectas mensuales de las cinco especies de Baetidae, también se recolectaron dos muestras de macroinvertebrados bentónicos en dos diferentes épocas del año (octubre del 2007 y abril del 2008). Ambas muestras de fauna bentónica fueron recolectadas en el mismo tramo de la Quebrada González donde se recolectaron las ninfas de baétidos.

Se utilizó una red acuática tipo D (500 µm) para recolectar a los macroinvertebrados (Fig. 2.1). La técnica consistió en colocar la boca de la red en contra de la corriente y luego remover las piedras, los troncos y la hojarasca que estuvieran enfrente de la red (Fig. 2.2). Igualmente se realizaron “lavados” con la mano sobre la superficie de las rocas con el fin de desprender a los organismos. Una vez en la red, y directamente en el campo, los macroinvertebrados fueron depositados en un recipiente con etanol al 70 % para su preservación. Esta técnica, conocida como recolecta directa se realizó con ayuda de una pinza entomológica (Fig. 2.3), y aunque no se definió exactamente un tiempo para realizar dichas recolectas, el esfuerzo total de muestreo en cada uno de los dos meses se estimó entre seis y siete horas. Propiamente, la acción se concentró en muestrear la mayoría de los diferentes microhábitats existentes en el sitio de estudio, abarcando desde los “rápidos” hasta las zonas de agua estancada. En el laboratorio, todos los especimenes fueron contados e identificados a nivel de género, y solamente en algunos casos, a nivel de familia o subfamilia.



Figuras 2.1 - 2.3. Equipo y trabajo de campo en Quebrada González. (2.1) Red acuática tipo D; (2.2) Técnica de muestreo empleando la red tipo D; (2.3) Método de recolecta directa.

Recolecta de ninfas de Baetidae

Las recolectas de ninfas de las cinco especies de baétidos estudiadas fueron llevadas a cabo mensualmente, desde mayo del 2007 hasta abril del 2008. Las ninfas fueron recolectadas empleando la misma red acuática tipo D (500 µm) utilizada para recolectar a

los macroinvertebrados, y bajo la misma técnica de recolecta directa. Sin embargo, en este caso la acción se concentró en los “rápidos” y en general en todas las zonas con corriente, principal hábitat donde suelen encontrarse las ninfas de Baetidae. El esfuerzo total de muestreo mensual se estimó entre ocho y diez horas, las cuales fueron distribuidas muchas veces en dos días.

Con el fin de evitar un sesgo a la hora de recolectar las ninfas (las ninfas más grandes son más fáciles de recolectar), y dado que el objetivo posterior era realizarles mediciones y analizar patrones de crecimiento, se estableció como norma (lo cual se cumplió en la medida de lo posible) recoger todas las ninfas presentes en la red después de cada roca individual, conjunto de rocas o hábitat muestreado, sin importar el tamaño de dichas ninfas (de esta forma se incluyeron hasta los individuos más pequeños). Fue así como la mayor parte del tiempo de muestreo se invirtió en sacar a las ninfas de la red (Fig. 2.3).

La recolecta de especímenes en Quebrada González contó con el permiso de investigación respectivo otorgado por el Ministerio del Ambiente y Energía, Sistema Nacional de Áreas de Conservación, a través del Área de Conservación Cordillera Volcánica Central (Resolución Nº ACCVC -R-INV- 122-07, Pasaporte de Investigación Nº 660). Todo el material recolectado será depositado en la Colección de Entomología Acuática del Museo de Zoología de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

Identificación de las morfoespecies

Se construyeron claves taxonómicas (a nivel de ninfas) para separar a todas las morfoespecies de *Baetodes* (siete en total) y *Camelobaetidius* (dos en total) presentes en el tramo estudiado de la Quebrada González. La construcción de estas claves se basó

principalmente en características taxonómicas utilizadas por Nieto (2004) para las ninfas del género Baetodes, y las utilizadas por la misma Nieto (2003) para el género *Camelobaetidius*. Adicionalmente, se utilizaron las diferencias en los patrones de coloración de las ninfas durante la separación de las morfoespecies.

Crecimiento y sexo de las ninfas

Para todas las morfoespecies y para cada uno de los meses, se midió el ancho de la cabeza (al 0.025 mm más cercano) de cada una de las ninfas recolectadas que estuvieron en buen estado (entendiéndose por buen estado una ninfa que conserve los caractéres necesarios para ser identificada y que conserve su cabeza completa). Este trabajo se realizó utilizando un microscopio de disección equipado con un micrómetro ocular (40x de magnificación), en el Laboratorio de Entomología de la Escuela de Biología (UCR).

Paralelamente a las mediciones, las ninfas fueron sexadas mediante la observación simple de sus ojos (los machos poseen ojos más grandes que las hembras; y cada ojo de los machos se encuentra dividido en dos secciones, Figs. 2.4-2.6). A pesar de que las ninfas muy pequeñas no pudieron ser sexadas, eso no impidió que sí se les midiera el ancho de la cabeza.

Crianza de adultos y asociaciones ninfa-adulto

El proceso de obtener subimagos a partir de ninfas maduras requirió la construcción de trampas de crianza. Estas trampas consistieron de vasos plásticos con tapa y ventanas laterales cubiertas con una malla fina para permitir el paso del agua (Fig. 2.7), tal y como lo describen Edmunds *et al*. (1976).



Figuras 2.4 - 2-6. Ojos de Baetidae (ninfas). (2.4). Macho de *Camelobaetidius* sp. 2; (2.5) Macho de *Baetodes* sp. 2; (2.6) Hembra de *Baetodes* sp. 2.

Entre los meses de mayo del 2007 y enero del 2008, y durante los días de crianza, las trampas se instalaron sobre una plataforma de estereofon con capacidad para 15 trampas, ubicada en una de las orillas de la quebrada (Fig. 2.8). Seguidamente, se procedió a la búsqueda y recolecta exclusiva de ninfas maduras, las cuales fueron fácilmente identificables gracias a sus estuches alares negros (Fig. 2.9). El método más efectivo para recolectarlas consistió en sacar las rocas del agua directamente con la mano, para luego revisarlas con detenimiento (Fig. 2.10). Las ninfas encontradas fueron retiradas cuidadosamente con ayuda de una pinza entomológica y depositadas en un recipiente con agua de la misma quebrada, con el objetivo de mantenerlas con vida mientras eran trasladadas a las trampas de crianza (Fig. 2.11).

Aunque en la mayoría de los casos se depositó únicamente una ninfa por trampa, en varias ocasiones también se utilizó la crianza en masa, concretamente con *Baetodes* sp. 1 y *Camelobaetidius* sp. 1. Las ninfas de estas dos morfoespecies generalmente fueron muy abundantes, así como fáciles de reconocer en el campo, por lo que en una sola trampa se depositaron hasta cinco individuos de la misma especie.

Debido a que la mortalidad dentro de las trampas llegó a ser relativamente común en algunas ocasiones, fue necesario revisar con frecuencia el estado y la condición de las ninfas (Fig. 2.12). Las ninfas muertas fueron retiradas de las trampas, preservadas en etanol al 70 % y reemplazadas por nuevos individuos. Esta revisión periódica también fue necesaria en espera de hallar algún subimago. Una vez emergidos los subimagos, estos se trasladaron inmediatamente a vasos secos (Fig. 2.13). Este procedimiento se realizó con extremo cuidado tanto para evitar un posible escape del subimago como para evitar cualquier contacto de sus alas con el agua. Dicho contacto probablemente lo imposibilitaría concluir con éxito su metamorfosis a imago o adulto tan sólo unas horas más tarde. Cada imago o subimago criado se conservó en un frasco con etanol al 70 % junto a la correspondiente exuvia de la ninfa. Las crianzas sirvieron para hacer las asociaciones correspondientes entre las ninfas y los adultos de cada morfoespecie.

Definitivamente para poder realizar los trabajos de crianza en la Quebrada González fue necesaria la implementación de un “techo” que protegiera contra la lluvia. Un techo temporal construido con plástico resultó una alternativa fácil de instalar todos los meses y además muy funcional (Figs. 2.14-2.15).

Fecundidad

La fecundidad se obtendrá a partir del conteo directo de cada uno de los huevos producidos por las hembras adultas o en su defecto, por hembras en estado de subimago. Subimagos o imagos criados fueron usados en *Baetodes* sp. 1 y en *Camelobaetidius* sp. 1, mientras que ninfas maduras con estuches alares negros fueron utilizadas en las otras tres morfoespecies. Aunque se lograron criar algunas hembras adultas de *Baetodes* sp. 3 y *Camelobaetidius* sp. 2, el número de individuos no fue suficiente para realizar disecciones.

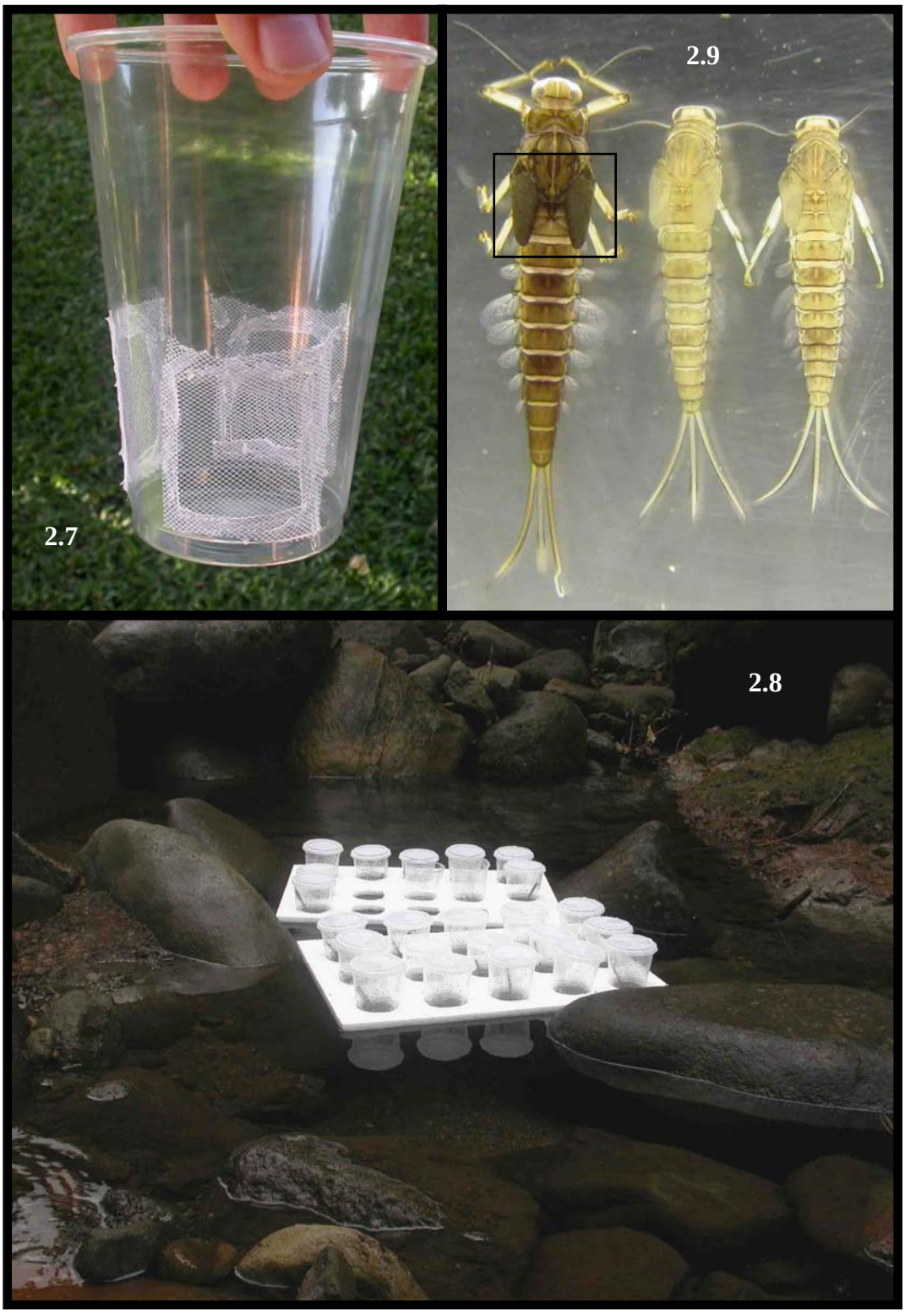
Para extraer los huevos del abdomen se realizó una disección longitudinal a lo largo del mismo. Este corte se consiguió mediante el uso de un alfiler entomológico. Los huevos fueron sacados uno por uno o en pequeños grupos, y al mismo tiempo se fueron contabilizando. En algunos individuos este proceso se volvió lento y tedioso, sobretodo porque la mayoría de los huevos se encontró formando masas de diferentes tamaños difíciles de separar. Es importante detallar que en todos los especimenes disectados se encontraron huevos incluso a la altura de la unión cabeza-tórax. Por lo tanto esto implicó la disección completa del tórax, incluyendo la ruptura de fuertes músculos.

Análisis de datos

Se utilizó el índice biológico BMWP'-CR (Biological Monitoring Working Party modificado para Costa Rica) según lo establecido en el Decreto Ejecutivo No. 33903-MINAE-S (Reglamento para la Evaluación y Clasificación de la Calidad de Cuerpos de Agua Superficiales), para evaluar la calidad biológica del agua en el tramo estudiado de la Quebrada González.

Regresiones lineales simples fueron hechas para ver la relación entre la precipitación (mm) y la abundancia (número de individuos) de los baétidos estudiados.

A partir de los datos correspondientes a los anchos de cabeza de las ninfas, se elaboraron distribuciones de frecuencias de tamaño mensuales las cuales fueron graficadas en un histograma. Al final del periodo de estudio y para cada morfoespecie, se obtuvo un histograma resultante, en donde se analizó el patrón de crecimiento y el tipo de desarrollo de las ninfas a lo largo de todo el año.



Figuras 2.7 - 2.9. (2.7) Trampa de crianza; (2.8) Plataforma con trampas de crianza; (2.9) Ninfas hembras de *Camelobaetidius* sp. 2 en diferentes etapas de desarrollo. A la izquierda, ninfa madura con estuches alares negros.



Figuras 2.10 - 2.15. (2.10) Búsqueda de ninfas maduras; (2.11) Depositando ninfas en las trampas; (2.12) Revisión del estado y condición de las ninfas, y búsqueda de subimagos; (2.13) Subimago a salvo en un vaso seco; (2.14) Colocación del techo de plástico como protección ante la lluvia; (2.15) Vista panorámica del sitio de estudio mostrando la ubicación de las trampas.

Los períodos de emergencia de los adultos (y por lo tanto, épocas reproductivas) fueron determinados por la presencia de ninfas maduras con estuches alares negros en cada uno de los muestreos.

Para estimar la fecundidad (promedio del número de huevos) de cada una de las morfoespecies, un total de diez hembras, ya sea subimagos o imagos criados, o bien ninfas maduras fueron disectadas.

La combinación de algunos de estos parámetros junto con los histogramas resultantes se utilizó para interpretar las historias de vida de cada una de las cinco especies de baétidos.

Factores físico-químicos

En cada muestreo se empleó un medidor de conductividad WTW LF 330 para monitorear las siguientes variables físico-químicas del agua: temperatura (ºC), oxígeno disuelto (mg/l) y conductividad (µS/cm). Los datos de precipitación fueron suministrados por el Instituto Costarricense de Electricidad (ICE).

CAPITULO 3
FAUNA BENTONICA

Composición de la fauna bentónica

Se recolectaron en total 3049 macroinvertebrados (1740 en octubre del 2007 y 1309 en abril del 2008). Con excepción de ocho ácaros (Orden Hydracarina) y cuatro planarias (Orden Tricladida), que en conjunto representaron el 0,6% del total de organismos recolectados, el resto de organismos correspondió al grupo de los insectos acuáticos.

Entre los insectos acuáticos recolectados se encontraron miembros de nueve diferentes órdenes, lográndose identificar 35 familias y 70 taxa (incluidos 58 géneros debidamente identificados). Aunque no fueron recolectados durante los muestreos específicos de macroinvertebrados, la riqueza taxonómica encontrada se incrementa al tomar en cuenta a los géneros *Atherix* y *Limnophora*? (Orden Diptera), hallados durante las recolectas mensuales de baétidos. De esta forma el número de familias se eleva a 37 y el número de taxa a 72 (incluidos 60 géneros debidamente identificados). Finalmente, si a estos números correspondientes a insectos acuáticos se les agregan los ácaros y las planarias, el número total de familias alcanza los 39, mientras que el número total de taxa alcanza los 74. La lista completa de todos los insectos acuáticos, junto con el resto de macroinvertebrados se puede ver en el Apéndice 1.

El orden Trichoptera resultó ser el grupo más diverso, mostrando tanto el mayor número de familias (10 en total) como también el mayor número de taxa (18 en total) (Cuadro I). Cabe destacar que cuatro de las diez familias encontradas en este orden (Calamoceratidae, Helicopsychidae, Hydrobiosidae y Odontoceridae) son poco diversas en Costa Rica y están conformadas por tan sólo uno o dos géneros.

Cuadro I. Síntesis de la fauna bentónica encontrada en Quebrada González. Nota: “taxa” se refiere en su mayoría al nivel de género.

Orden	Nº Familias	Nº Taxa	Familias	Nº Taxa
Ephemeroptera	3	11	Baetidae	6
			Leptohyphidae	3
			Leptophlebiidae	2
Plecoptera	1	1	Perlidae	1
Odonata	3	5	Gomphidae	2
			Libellulidae	2
			Polythoridae	1
Hemiptera	2	4	Naucoridae	3
			Octheridae	1
Megaloptera	1	1	Corydalidae	1
Lepidoptera	1	1	Pyralidae	1
Trichoptera	10	18	Calamoceratidae	1
			Helicopsychidae	2
			Hydrobiosidae	1
			Hydroptilidae	5
			Hydropsychidae	2
			Leptoceridae	3
			Odontoceridae	1
			Philopotamidae	1
			Polycentropodidae	1
			Xiphocentronidae	1
Coleoptera	7	15	Dytiscidae	1
			Elmidae	9
			Hydraenidae	1
			Lutrochidae	1
			Psephenidae	1
			Ptilodactylidae	1
			Staphylinidae	1
Diptera	9	16	Athericidae	1
			Blephariceridae	1
			Ceratopogonidae	2
			Chironomidae	4
			Empididae	2
			Muscidae	1
			Psychodidae	2
			Simuliidae	1
			Tipulidae	2
Tricladida	1	1	Planariidae	1
Hidracarina	1	1	indet.	1
Total	39	74		74

Por el contrario, la familia Hydroptilidae con cinco géneros fue la tercera más diversa entre todas las familias de macroinvertebrados.

Los otros dos grandes grupos en cuanto a diversidad de familias y de géneros se refiere, correspondieron a los órdenes Diptera y Coleoptera. Mientras la familia Chironomidae fue la de mayor aporte (al menos tres subfamilias) dentro de Diptera, en el caso de Coleoptera lo fue la familia Elmidae (nueve géneros). Precisamente esta última familia fue la más diversa en el tramo estudiado de la Quebrada González. Lo interesante en Coleoptera es que las otras seis familias recolectadas estuvieron representadas solamente por un taxón (Cuadro I). El último grupo a destacar, aunque ocupando una cuarta posición es el orden Ephemeroptera. A pesar de que sólo se recolectaron tres familias pertenecientes a este orden, fueron 11 los géneros recolectados, de los cuales seis pertenecen a la familia Baetidae.

Un total de 22 taxa (30,5% de la fauna bentónica) fueron encontrados durante sólo uno de los dos muestreos, mientras que 16 taxa (22% de la fauna bentónica) fueron representados únicamente por un individuo. Es importante resaltar que aunque la mayoría de los taxa encontrados son comunes y de amplia distribución en el país, también se encontraron muchos taxa considerados como poco comunes, e incluso algunos como muy raros y de distribución restringida (Cuadro II) (Base de datos de la Colección de Entomología Acuática).

La composición de la fauna bentónica en la Quebrada González fue dominada claramente por el orden Ephemeroptera, comprendiendo primero el 42,5% y luego el 37% de la composición relativa de macroinvertebrados recolectados en el 2007 y en el 2008, respectivamente (Figs. 3.1-3.2). Los órdenes Trichoptera, Diptera y Coleoptera fueron en ese orden, y según su aporte, los siguientes grupos en importancia. En las Figuras 3.1-3.2

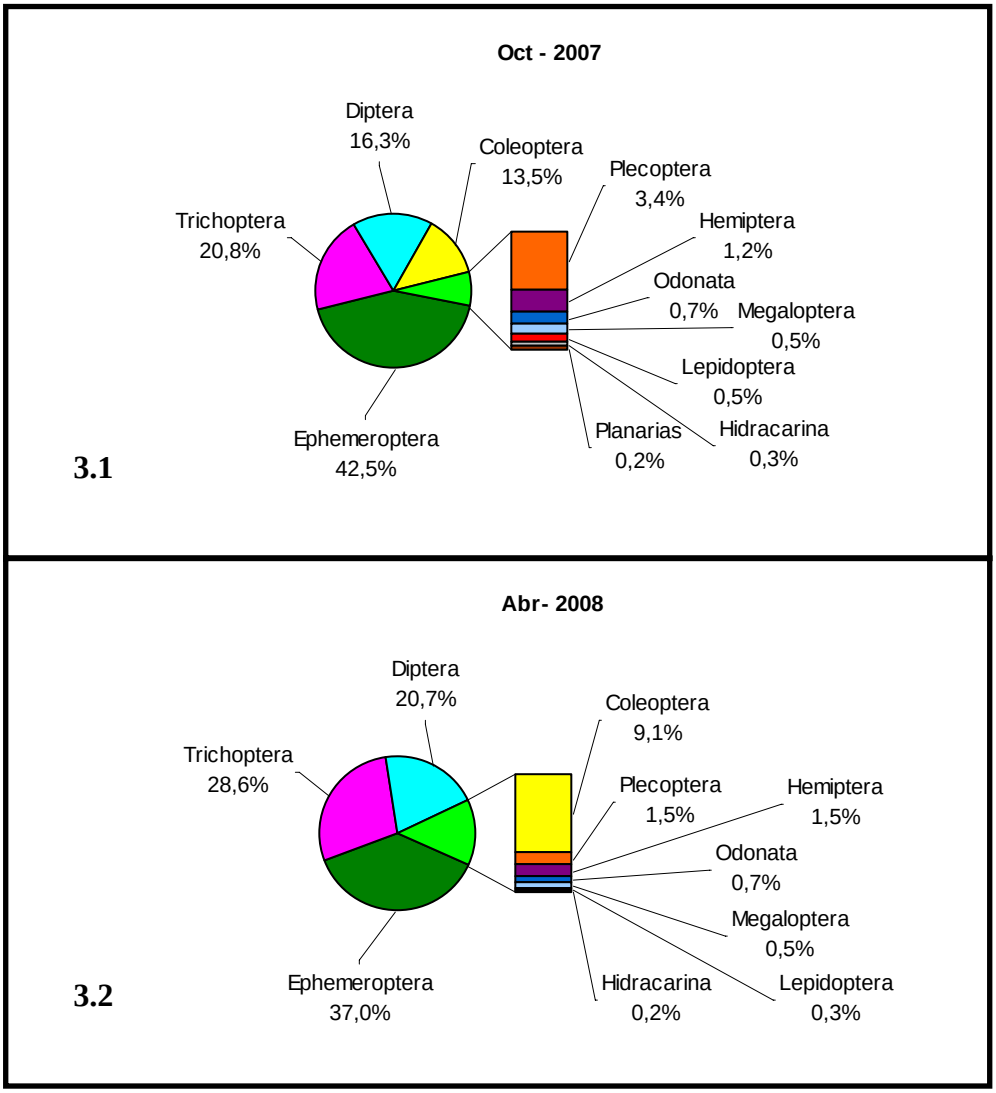
también se observa como el aporte de estos cuatro grupos (juntos conforman >90%) fue muy similar en ambos periodos de tiempo. Esta aparente estabilidad en la composición se extiende al resto de los pequeños grupos de macroinvertebrados.

Cuadro II. Taxa considerados como poco comunes o muy raros en Quebrada González.

Orden	Taxa	Poco comunes	Muy raros
Ephemeroptera	*Fallceon* ?	x	
	Mayobaetis	x	
	Moribaetis	x	
	Asioplax	x	
Odonata	*Desmogomphus*	x	
	Perigomphus		x
	Cora	x	
Trichoptera	*Cochliosyche*	x	
	Atopsyche	x	
	Hydroptila ?	x	
	Ochrotrichia	x	
	Oxyethira		x
	Rhyacopsyche	x	
	Atanatolica		x
	Oecetis	x	
	Marilia		x
	Xiphocent-indet	x	
Coleoptera	*Autrolimnius*	x	
	Disersus		x
	Notelmis		x
	Xenelmis		x
	Hydraena	x	
Diptera	*Atherix*		x
	Paltostoma	x	
	Ceratopogoninae	x	
	Hemerodromia	x	
	Neoplasta		x
	Limnophora ?		x
	Psychod-indet		x

Es muy común que los insectos acuáticos dominen la fauna bentónica de los ríos y quebradas con porcentajes muy altos. Por ejemplo, estudios previos en América Central han reportado que los insectos pueden alcanzar >90% de la composición de las muestras bentónicas (Pringle y Ramírez 1998, Fenoglio *et al.* 2004). Según el presente estudio, el

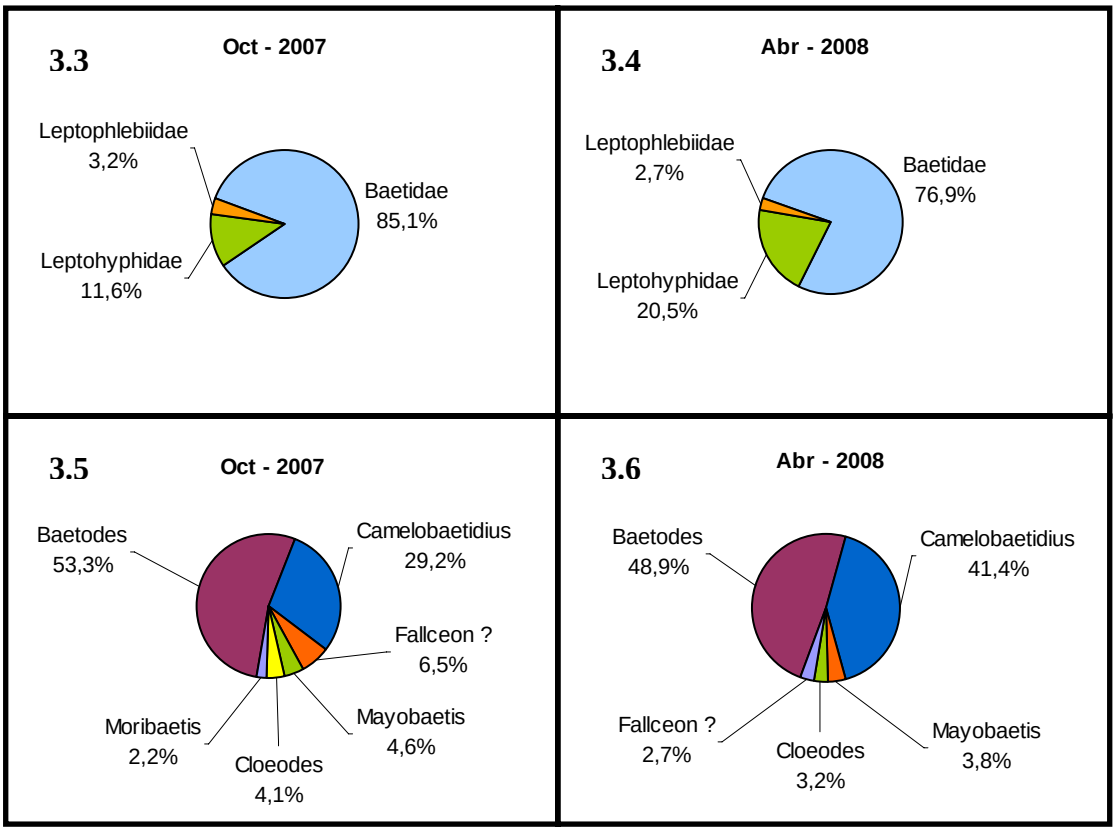
porcentaje de >99% encontrado para la Quebrada González es apenas ligeramente superior al reportado por Fenoglio *et al.* (2004) para un pequeño río del sureste de Nicaragua, ubicado también en la vertiente Caribe.



Figuras 3.1 - 3.2. Composición de la fauna bentónica. Los gráficos muestran el número de individuos. (3.1) Macroinvertebrados, octubre 2007; (3.2) Macroinvertebrados, abril 2008.

El dominio ejercido por los efemerópteros se debió principalmente a los miembros de la familia Baetidae. Un alto porcentaje (75% o más) de todas las ninfas recolectadas

pertenece a esta familia (Figs. 3.3-3.4). Aunque se encontraron seis géneros de baétidos, *Baetodes* y *Camelobaetidius* resultaron ser los géneros dominantes en las muestras (Figs. 3.5-3.6). En total, esta investigación reporta 13 morfoespecies pertenecientes a la familia Baetidae (Cuadro III).



Figuras 3.3 - 3.6. Composición de la fauna bentónica. Todos los gráficos muestran el número de individuos. (3.3) Ephemeroptera, octubre 2007; (3.4) Ephemeroptera, abril 2008; (3.5) Baetidae, octubre 2007; (3.6) Baetidae, abril 2008.

A pesar de que las especies de Leptohyphidae y Leptophlebiidae, las otras dos familias de Ephemeroptera recolectadas, no fueron objeto de este estudio, se presenta un estimado del número de morfoespecies para cada una (Cuadro III), basado en observaciones de campo y datos de laboratorio. Contabilizando, hay al menos unas 24 morfoespecies de efemerópteros en esta pequeña quebrada.

Cuadro III. Número de morfoespecies de Baetidae.

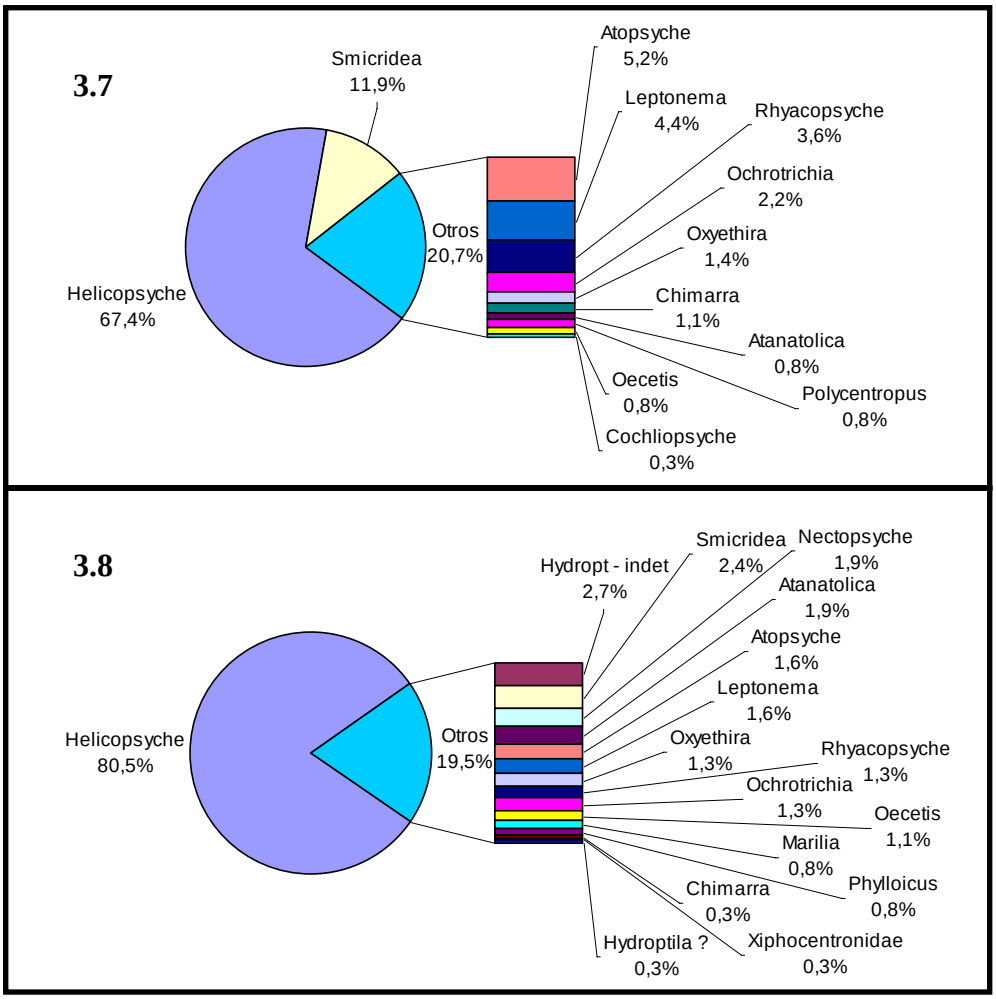
Familia	Género	Morfoespecies no.
Baetidae	*Baetodes*	7
	Camelobaetidius	2
	Cloeodes	1
	Mayobaetis	1
	Moribaetis	1
	Fallceon ?	1
Leptohyphidae	*Asioplax*	1 *
	Leptohyphes	3 *
	Tricorythodes	3 *
Leptophlebiidae	*Farrodes*	2 *
	Thraulodes	2 *

* Estimado basado en datos de laboratorio y observaciones de campo

Con respecto a Ephemeroptera, sin duda lo más destacable que presenta esta quebrada es la alta diversidad de especies de Baetidae, especialmente del género *Baetodes* (siete morfoespecies). Por ejemplo, Flowers y Pringle (1995) recolectaron sólo dos morfoespecies de este género durante un estudio de dos años y medio en el Río Sábalo-Esquina, en la región de Sarapiquí, muy cerca del Parque Nacional Braulio Carrillo. El mismo Flowers (1991) recolectó un total de nueve especies de *Baetodes* (tres identificadas a nivel de especie y otras seis indeterminadas) de 42 quebradas del noroeste de Panamá.

La diversidad de *Baetodes* en la Quebrada González es también mayor que la reportada para otros sitios estudiados en Suramérica, como Colombia, donde sólo tres especies han sido reportadas (Zúñiga *et al* 2004), o bien Brasil, con solamente cinco especies registradas en todo su territorio (además de dos especies adicionales indeterminadas) (Salles y Polegatto 2008). En Argentina, límite sur de la distribución del género, el número más alto de especies recolectadas en una sola quebrada ha sido cuatro (C. Nieto, comunicación personal, 11 de Junio, 2008). Nieto (2004) propuso que la riqueza más alta de especies de *Baetodes* ocurre en los ríos montañosos del bosque lluvioso

Andino. Sin embargo, basado en el número de especies reportadas para Centroamérica (12 especies) (Lugo-Ortiz y McCafferty 1995) y en el número de morfoespecies encontradas en un tramo de la Quebrada González, este estudio sugiere que los bosques lluviosos de Centroamérica pueden albergar una riqueza de especies de *Baetodes* igual o mayor a la que presentan los bosques lluviosos Andinos.



Figuras 3.7 - 3.8. Composición de la fauna bentónica. Los gráficos muestran el número de individuos. (3.7) Trichoptera, octubre 2007; (3.8) Trichoptera, abril 2008.

Otro dato importante acerca de la composición de la fauna bentónica en el área de estudio proviene del Orden Trichoptera. Aunque representa entre un 20% y un 30% de la

composición (Figs. 3.1-3.2), un porcentaje muy alto de todos los tricópteros recolectados correspondió a un solo taxón, el género *Helicopsyche*. En octubre del 2007, este género alcanzó un 67,4% de la composición, dominando ampliamente dentro del orden (Fig. 3.7). Sin embargo, este dominio se intensificó aun más durante abril del 2008, cuando llegó a alcanzar un 80,5% (Fig. 3.8).

Calidad biológica del agua

La aplicación del índice biológico BMWP'-CR (Biological Monitoring Working Party modificado para Costa Rica) en el sitio de estudio muestra resultados contundentes. La calidad biológica del agua en este sitio, tanto durante octubre del 2007 como abril del 2008 fue catalogada como excelente (Fig. 3.9).

Aunque los datos anteriores son producto de la gran cantidad de familias de macroinvertebrados que se encontraron durante el desarrollo de esta investigación, es realmente importante señalar que se hallaron muchas familias consideradas como muy sensibles a la contaminación. Para citar un ejemplo, solamente en este tramo de la Quebrada González se recolectaron seis de las nueve familias más sensibles (Perlidae, Polythoridae, Hydrobiosidae, Odontoceridae, Blephariceridae y Athericidae), de acuerdo con el puntaje que asigna a cada familia el índice BMWP'-CR.

El diagnostico emitido por el índice fue el esperado tratándose de una quebrada ubicada en un parque nacional y que no recibe impactos directos de origen antropogénico. Por otro lado, el alto valor alcanzado por el índice en ambos periodos (no así la clasificación de las aguas) puede atribuirse en parte, al intenso muestreo realizado.

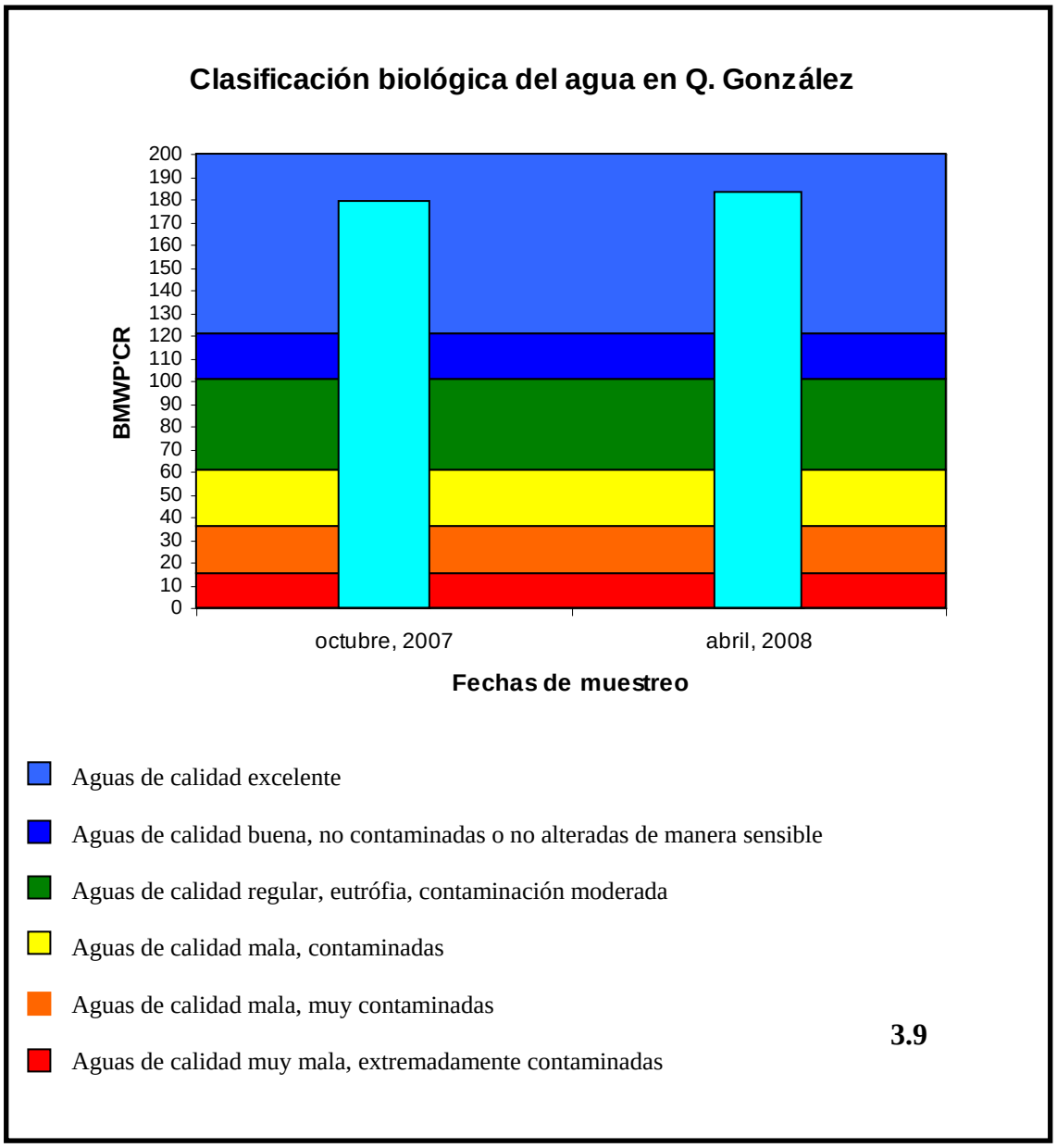


Figura 3.9. Clasificación biológica de las aguas según el índice BMWP-CR para un tramo de la Quebrada González, Parque Nacional Braulio Carrillo.

Factores físico-químicos

El Cuadro IV presenta los datos mensuales de temperatura (ºC), conductividad (µS/cm) y oxígeno disuelto (mg/l) recolectados en la Quebrada González. En cuanto a la temperatura del agua, se observaron condiciones de mucha estabilidad a todo lo largo del año. Un promedio anual de 21,4 ºC, con un máximo de 22,1 ºC (mayo y junio 2007) y un

mínimo de 20,6 ºC (enero 2008) claramente muestra que la temperatura se mantiene muy constante en este tramo de la quebrada. El promedio de conductividad fue de 28 µS/cm (aunque sólo se tienen registros de los primeros cuatro meses), mientras que el oxígeno disuelto fue medido en una sola ocasión durante el estudio (10,4 mg/l en mayo 2007).

Cuadro IV. Registro mensual y promedio anual de las variables físico-químicas del agua. *nd = no disponible.

Mes	Temperatura (ºC)	Conductividad (µS/cm)	Oxígeno disuelto (mg/l)
Mayo'07	22,1	37,2	10,4
Junio	22,1	24,6	nd
Julio	21,8	25,5	nd
Agosto	21,3	24,6	nd
Setiembre	21,7	nd	nd
Octubre	21,4	nd	nd
Noviembre	21,3	nd	nd
Diciembre	20,9	nd	nd
Enero'08	20,6	nd	nd
Febrero	21,0	nd	nd
Marzo	nd	nd	nd
Abril	21,1	nd	nd
Promedio	21,4	28,0	10,4

CAPITULO 4

HISTORIA DE VIDA DE CINCO ESPECIES DE BAÉTIDOS

Taxonomía

A continuación se presentan las claves taxonómicas que se construyeron para separar las ninfas de las morfoespecies de *Baetodes* y *Camelobaetidius*:

Clave para las morfoespecies de *Baetodes* de Quebrada González

1. Sin tubérculos en el abdomen..... *Baetodes* sp. 5
-- Tubérculos en el abdomen presentes (Figs. 4.1, 4.5, 4.6, 4.18, 4.25)…….. 2

2. Branquias coxales ausentes……..... 3
-- Branquias coxales presentes (Figs. 4.2, 4.3, 4.24)..... 4

3. Tubérculos abdominales pequeños en los segmentos 1-6 y muy pequeños y difíciles de ver en 7-10 (Fig. 4.5)……..…….. *Baetodes* sp. 1
-- Tubérculos abdominales de similar tamaño, prominentes y bien desarrollados en los segmentos 1-10 (Fig. 4.6)……... *Baetodes* sp. 6

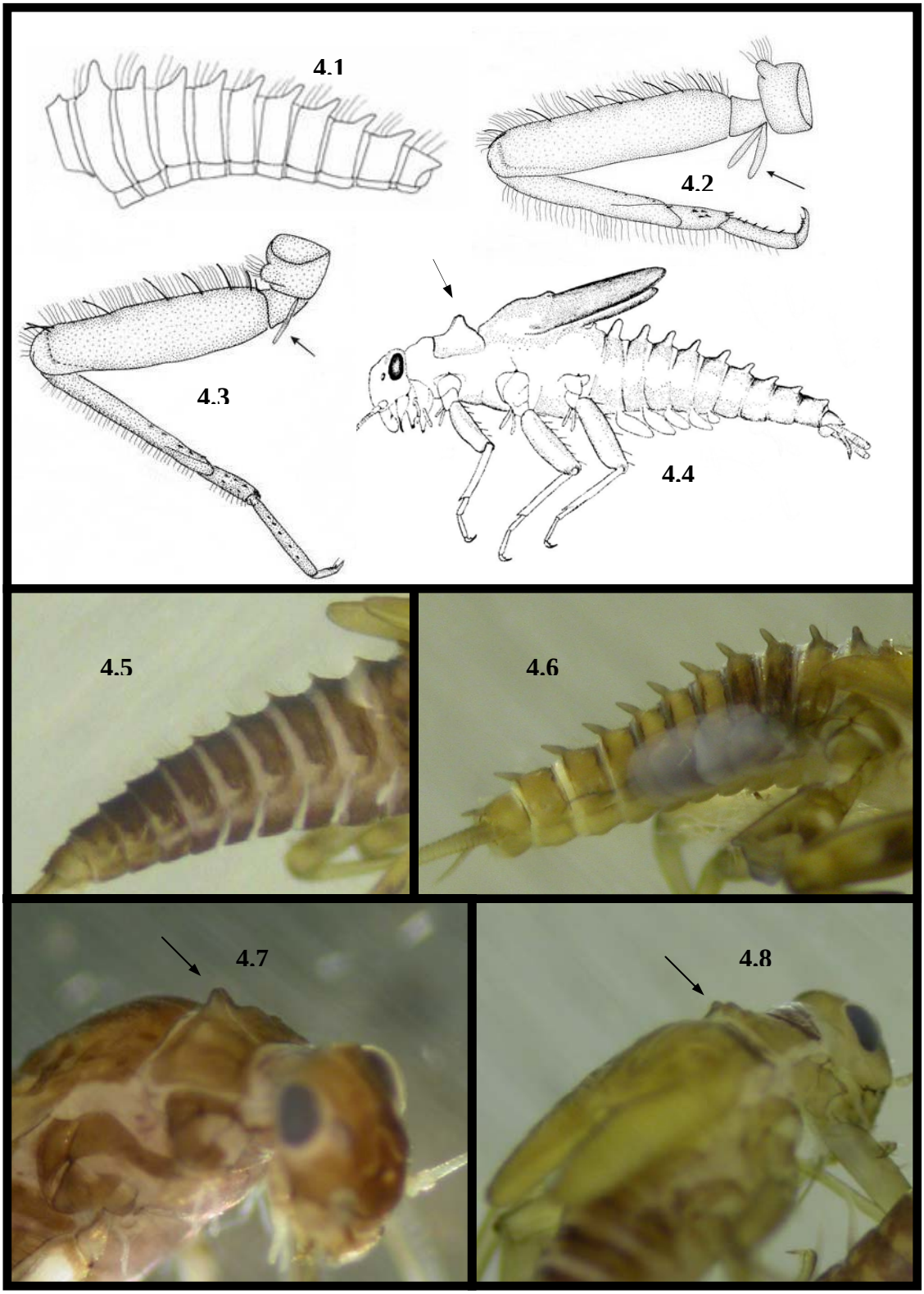
4. Branquias coxales con un solo filamento (Fig. 4.3)……... *Baetodes* sp. 2
-- Branquias coxales con dos filamentos (Figs. 4.2, 4.24)……... 5

5. Pronoto sin tubérculos…… *Baetodes* sp. 3
-- Pronoto con tubérculos (Figs. 4.4, 4.7, 4.8)……. 6

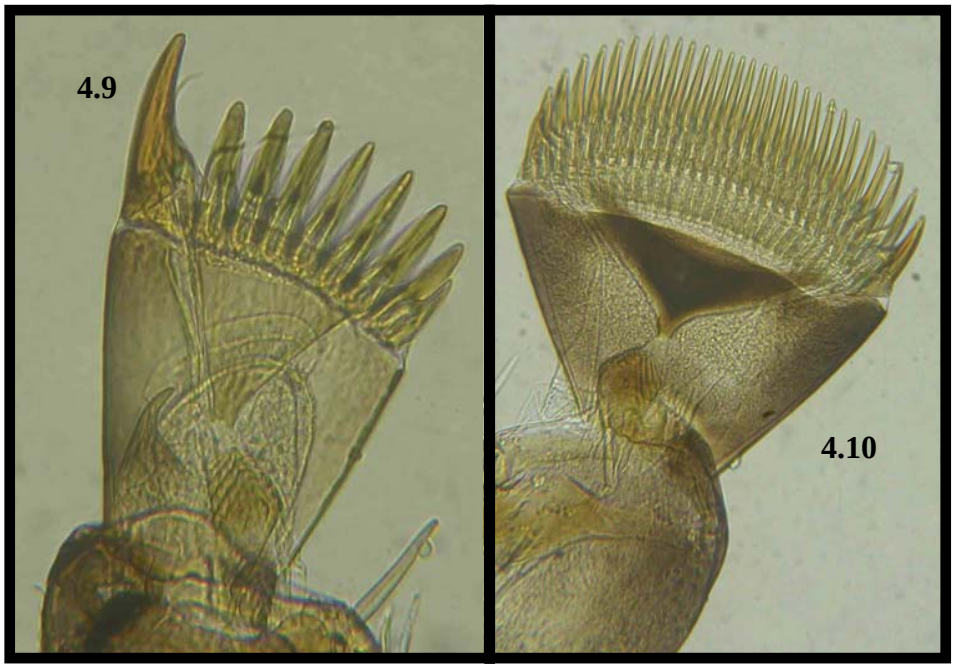
6. Pronoto con un sólo tubérculo (Figs. 4.4, 4.7)……... *Baetodes* sp. 7
-- Pronoto con dos tubérculos (Fig. 4.8)……. *Baetodes* sp. 4

Clave para las morfoespecies de *Camelobaetidius* de Quebrada González

1. Uñas tarsales con 9 dentículos (Fig. 4.9), branquias torácicas presentes……..... *Camelobaetidius* sp. 1
-- Uñas tarsales con 30 dentículos (Fig. 4.10), branquias torácicas ausentes…….. *Camelobaetidius* sp. 2



Figuras 4.1 - 4.8. Género *Baetodes*. (4.1) Tubérculos en el abdomen; (4.2) Branquias coxales con un solo filamento; (4.3) Branquias coxales con dos filamentos; (4.4) Pronoto con tubérculo; (4.5) *Baetodes* sp. 1, abdomen; (4.6) *Baetodes* sp. 6, abdomen; (4.7) *Baetodes* sp. 7, pronoto; (4.8) *Baetodes* sp. 4, pronoto.
* Figs. 4.1-4.3, modificadas de Nieto (2004). ** Fig. 4.4, modificada de Mayo (1968).



Figuras 4.9 - 4.10. Uñas tarsales del género *Camelobaetidius*. (4.9) *Camelobaetidius* sp. 1; (4.10) *Camelobaetidius* sp. 2.

Las breves descripciones que a continuación se presentan sirven como complemento a las claves para las morfoespecies de *Baetodes* y *Camelobaetidius* de la Quebrada González. Están basadas principalmente en patrones de coloración del cuerpo y en manchas/marcas que permanecen constantes (únicamente con ligeras variaciones) en todos los individuos dentro de la especie. En algunos casos también se describe la forma y/o tamaño de algún carácter morfológico. En general, estas características funcionan bastante bien y son de gran ayuda para separar todas las morfoespecies.

Descripción breve de las morfoespecies

Baetodes sp. 1

Coloración general del cuerpo café-rojiza con amarillo (Fig. 4.11). Abdomen mayoritariamente café-rojizo. Pronoto y mesonoto cafés, con un distintivo patrón de manchas o franjas amarillas longitudinales y deformes (Fig. 4.12). Aunque otras

morfoespecies también cuentan con un patrón un tanto similar al de la Figura 4.12, ese patrón nunca es tan marcado como en *Baetodes* sp. 1, ni tampoco muestra tal combinación de colores. Fémures con un patrón o dibujo distintivo, 50% color amarillo y 50% oscuro (Figs. 4.13-4.14). Branquias abdominales con las extensiones del sistema traqueal bien ramificadas y fácilmente observables (Fig. 4.15). Largo del cuerpo: hasta 5,7-5,8 mm.

Baetodes sp. 2

Se diferencia del resto de las morfoespecies debido a su coloración amarillenta pálida-blancuzca (Figs. 4.16-4.19). Abdomen amarillo con delgadas manchas oscuras en los tergitos, las cuales sobresalen principalmente en los segmentos 6-8 (Fig. 4.17). Tubérculos abdominales medianos en segmentos 1-7, difíciles de ver en 8-10 (Fig. 4.18). Fémures completamente amarillos (Fig. 4.19). Largo del cuerpo: hasta 4,4-4,5 mm.

Baetodes sp. 3

Tórax amarillo-café opaco, abdomen es una combinación de colores (Fig. 4.20) Se reconoce fácilmente por el par manchas que posee cada uno de los segmentos abodominales 7-8 (Figs. 4.21-4.22). El resto de los segmentos abdominales carece de manchas/marcas. Fémures amarillos con una leve mancha oscura y alargada en la parte posterior. Largo del cuerpo: hasta 4,4-4,5 mm.

Baetodes sp. 4

Abdomen amarillo con un patrón característico de manchas oscuras en todos los segmentos (Fig. 4.23). Branquias coxales grandes (Fig. 4.24). Tubérculos abdominales grandes y prominentes en segmentos 1-5, erectos y casi en posición vertical en segmentos

1-3, medianos en segmentos 6-8 y difíciles de ver en 9-10 (Fig. 4.25). Largo del cuerpo: hasta 3,4-3,5 mm.

Baetodes sp. 5

Branquias coxales con un solo filamento pequeño. Fémures amarillos con dos manchas grandes y oscuras, una más grande que la otra (Fig. 4.26). Sin tubérculos en el abdomen (Fig. 4.27). Largo del cuerpo: hasta 3,5-3,6 mm.

Baetodes sp. 6

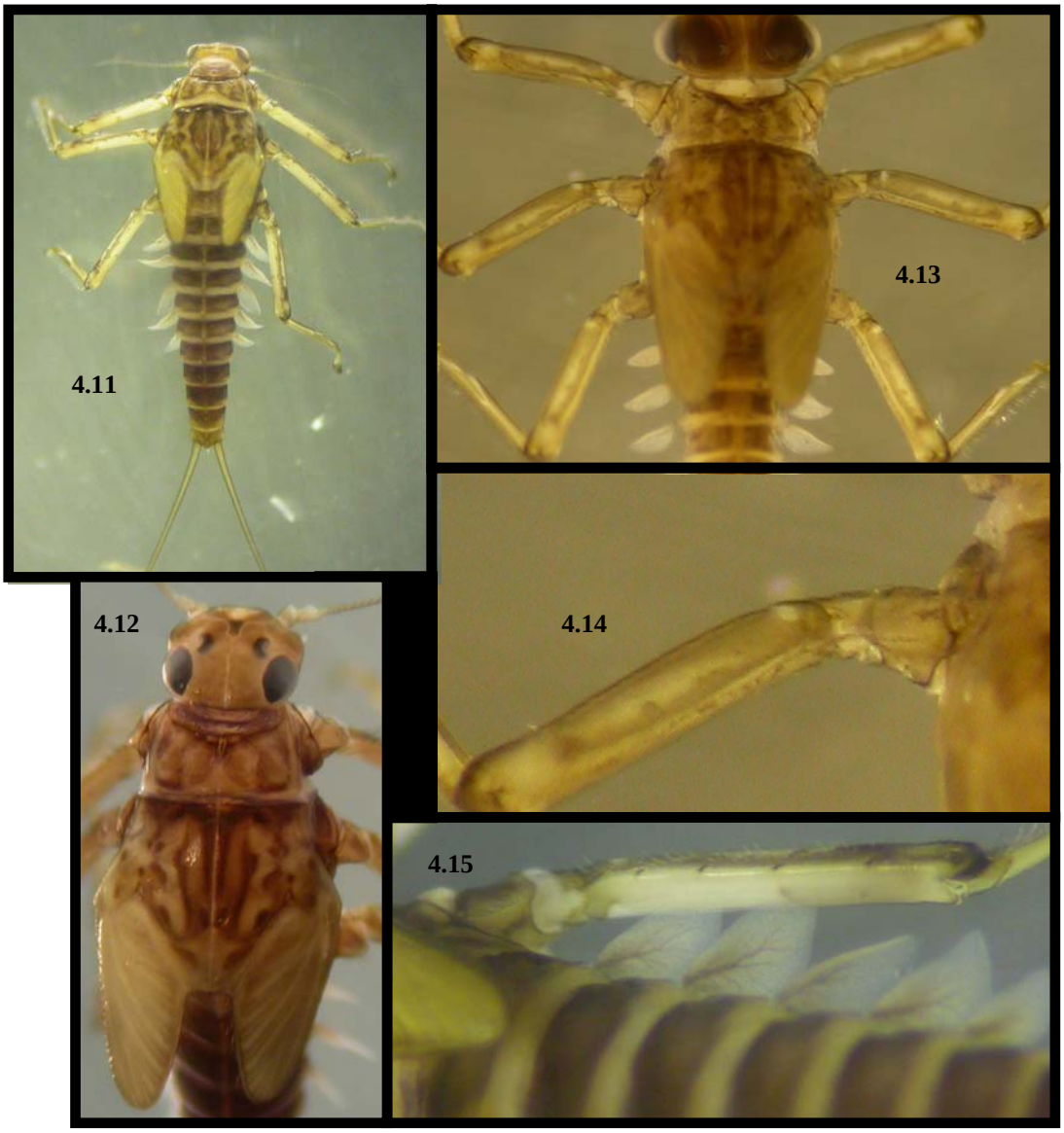
Fémures con una mancha grande, conspicua, muy oscura y casi circular cerca de las coxas (Fig. 4.28). Branquias abdominales grandes y circulares, muy llamativas debido a la presencia de una enorme mancha morada (Figs. 4.29-4.31). A diferencia de lo que ocurre en las otras morfoespecies, los tubérculos abdominales de los segmentos 9-10 de esta morfoespecie se encuentran bien desarrollados, y se pueden ver fácilmente incluso en vista dorsal (Fig. 4.32). De las siete morfoespecies, las ninfas de *Baetodes* sp. 6 son las más grandes. Largo del cuerpo: hasta 7,5-7,6 mm.

Baetodes sp. 7

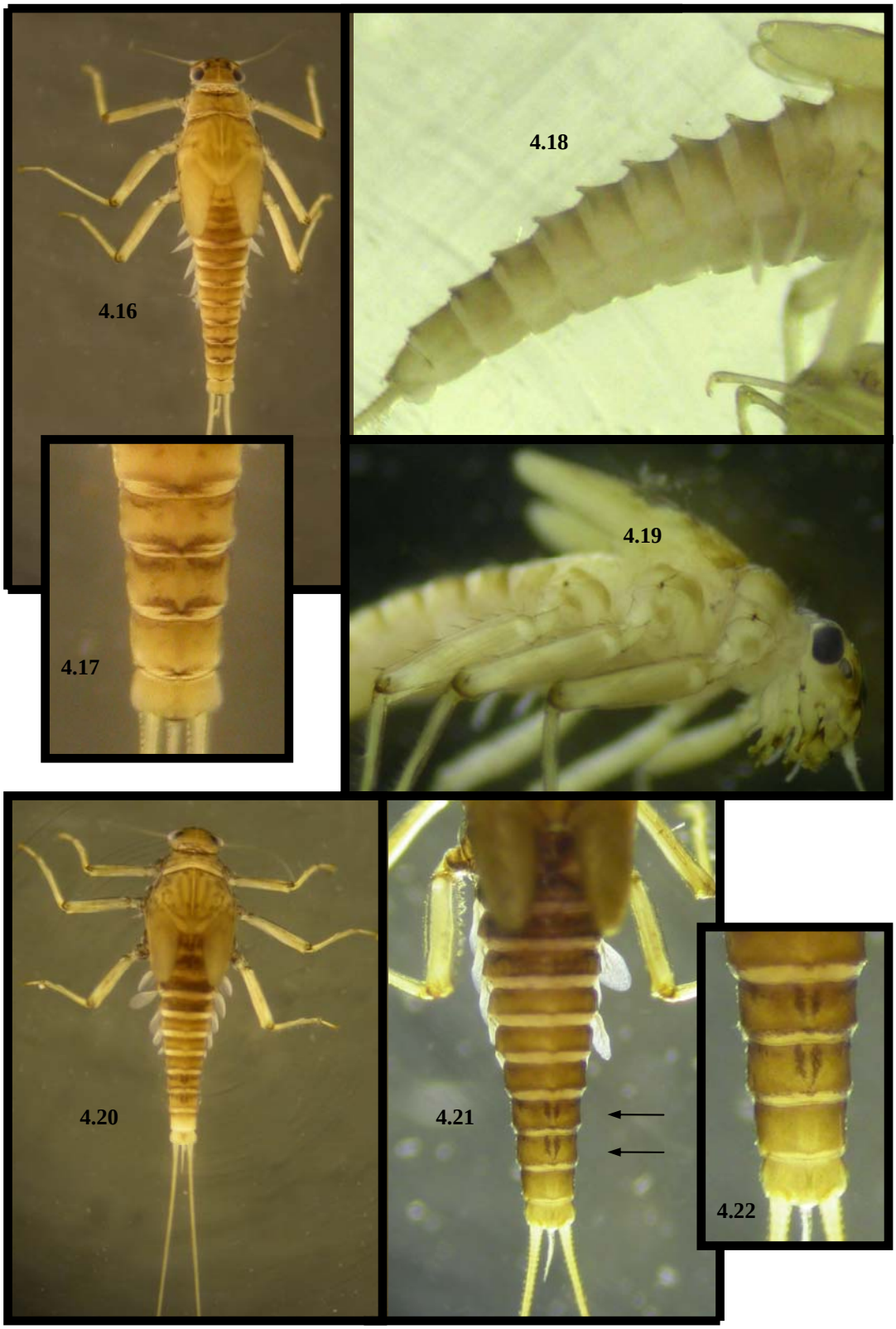
La mejor característica para identificar esta morfoespecie es el prominente y elevado tubérculo que presenta en el pronoto (Fig. 4.7). Aunque podría ser confundida con *Baetodes* sp. 4 por el tubérculo en el pronoto, *Baetodes* sp. 4 presenta en realidad dos tubérculos en el pronoto (Fig. 4.8). Largo del cuerpo: hasta 4,1-4,2 mm.

Camelobaetidius sp. 1 y *Camelobaetidius* sp. 2

Aunque superficialmente son muy similares (Figs. 4.33-4.34), se diferencian fácilmente mediante una rápida inspección de las uñas tarsales. La uña tarsal espatulada y con muchos dentículos de *Camelobaetidius* sp. 2 (Fig. 4.10) resulta muy evidente. Esta morfoespecie es además la de mayor tamaño. Largo del cuerpo: hasta 7,0-7,1 mm versus largo de cuerpo de *Camelobaetidius* sp. 1: hasta 5,2-5,3 mm (Figs. 4.33-4.34).



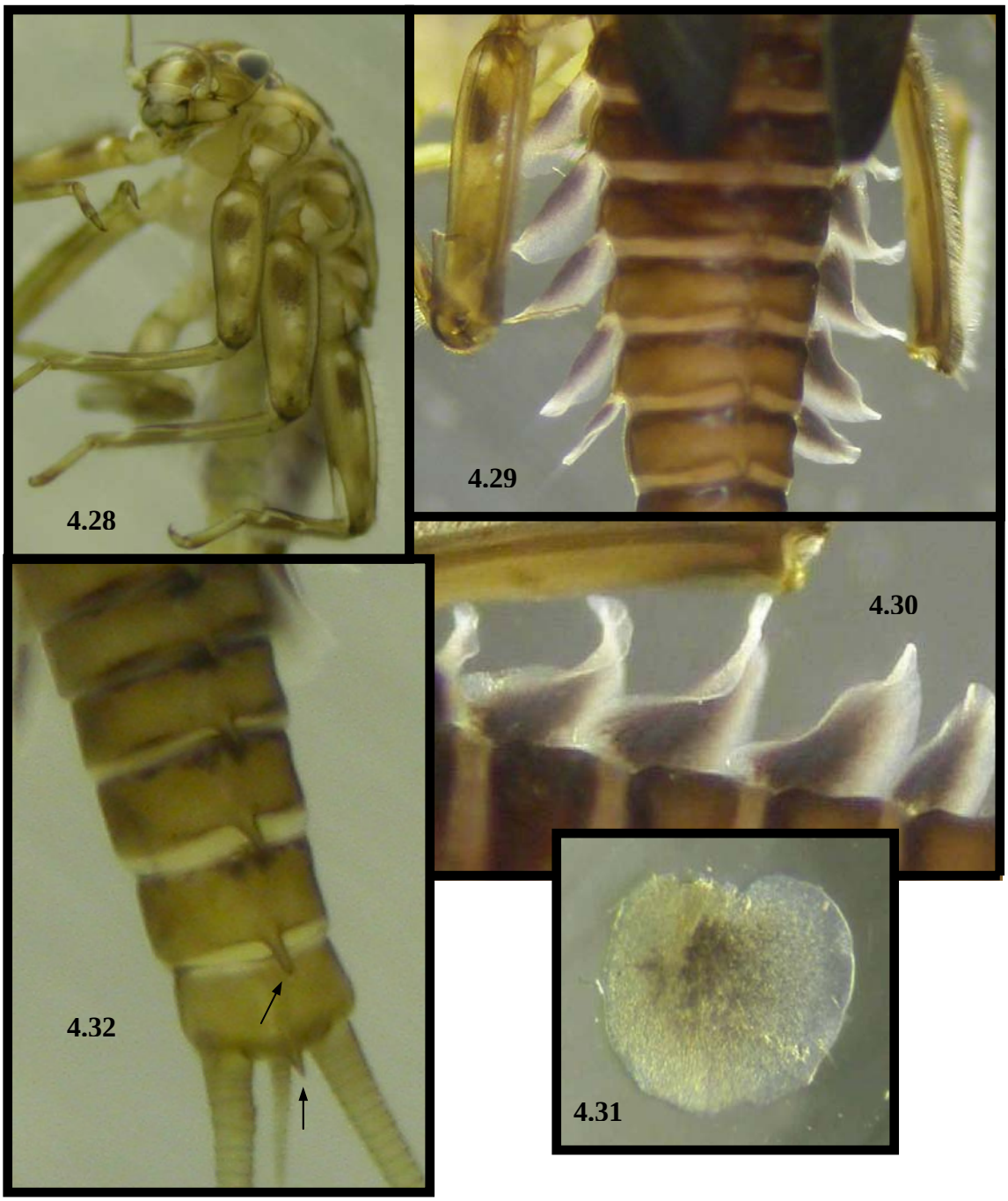
Figuras 4.11 - 4.15. *Baetodes* sp. 1. (4.11) Cuerpo; (4.12) Pronoto y mesonoto; (4.13) Fémures; (4.14) Detalle del fémur; (4.15) Branquias abdominales.



Figuras 4.16 - 4.22. *Baetodes* sp. 2 (4.16) Cuerpo; (4.17) Detalle de segmentos abdominales 6-10; (4.18) Tubérculos abdominales; (4.19) Fémures. *Baetodes* sp. 3 (4.20) Cuerpo; (4.21) Abdomen; (4.22) Detalle de segmentos abdominales 6-10.



Figuras 4.23 - 4.27. *Baetodes* sp. 4. (4.23) Cuerpo; (4.24) Branquias coxales; (4.25) Tubérculos abdominales. *Baetodes* sp. 5. (4.26) Fémures; (4.27) Abdomen.



Figuras 4.28 - 4.32. *Baetodes* sp. 6. (4.28) Fémures; (4.29) Branquias abdominales; (4.30) Detalle de branquias abdominales; (4.31) Branquia abdominal individual; (4.32) Detalle de últimos segmentos abdominales.



Figuras 4.33 - 4.34. Ninfas del género *Camelobaetidius*. (4.33) Hembra y macho de *Camelobaetidius* sp. 2; (4.34) Hembra y macho de *Camelobaetidius* sp. 1.

Crianza de adultos y asociaciones ninfa-adulto

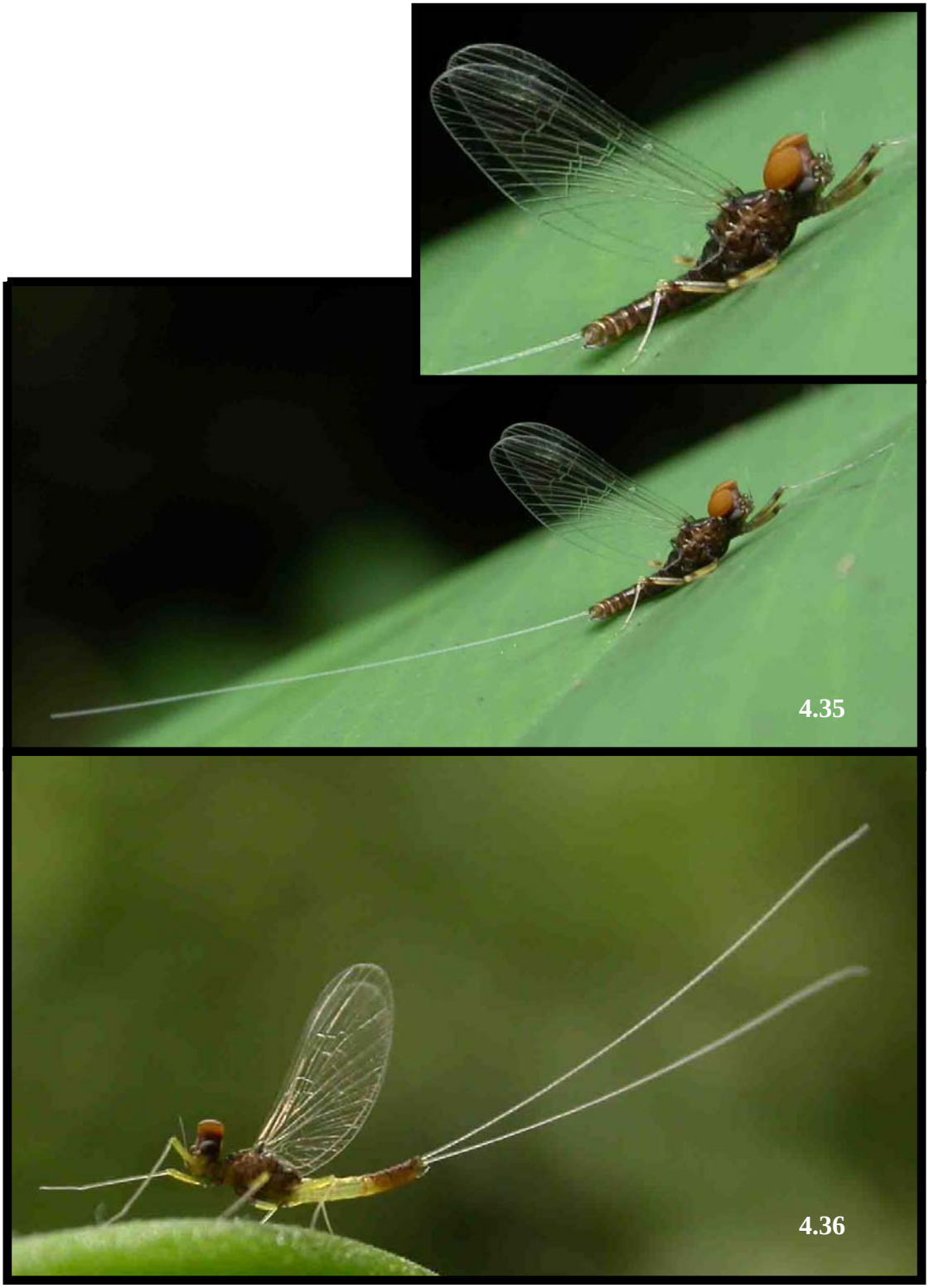
Uno de los resultados más relevantes fue la exitosa asociación ninfa-adulto lograda para cuatro de las cinco morfoespecies estudiadas, incluyendo las asociaciones tanto de machos como de hembras (Cuadro V). Las Figuras 4.35, 4.37, 4.38, 4.39 y 4.40 muestran los machos adultos criados de tres de esas morfoespecies, mientras que la Figura 4.36 muestra un macho adulto criado de una morfoespecie no identificada del género *Baetodes*. Además de haber obtenido individuos adultos, también se obtuvieron individuos subimagos de tres morfoespecies estudiadas. Es importante mencionar que se necesita realizar un trabajo taxonómico detallado a posteriori con el fin de determinar las morfoespecies

halladas en la Quebrada González y si es del caso, realizar las respectivas descripciones taxonómicas de las especies.

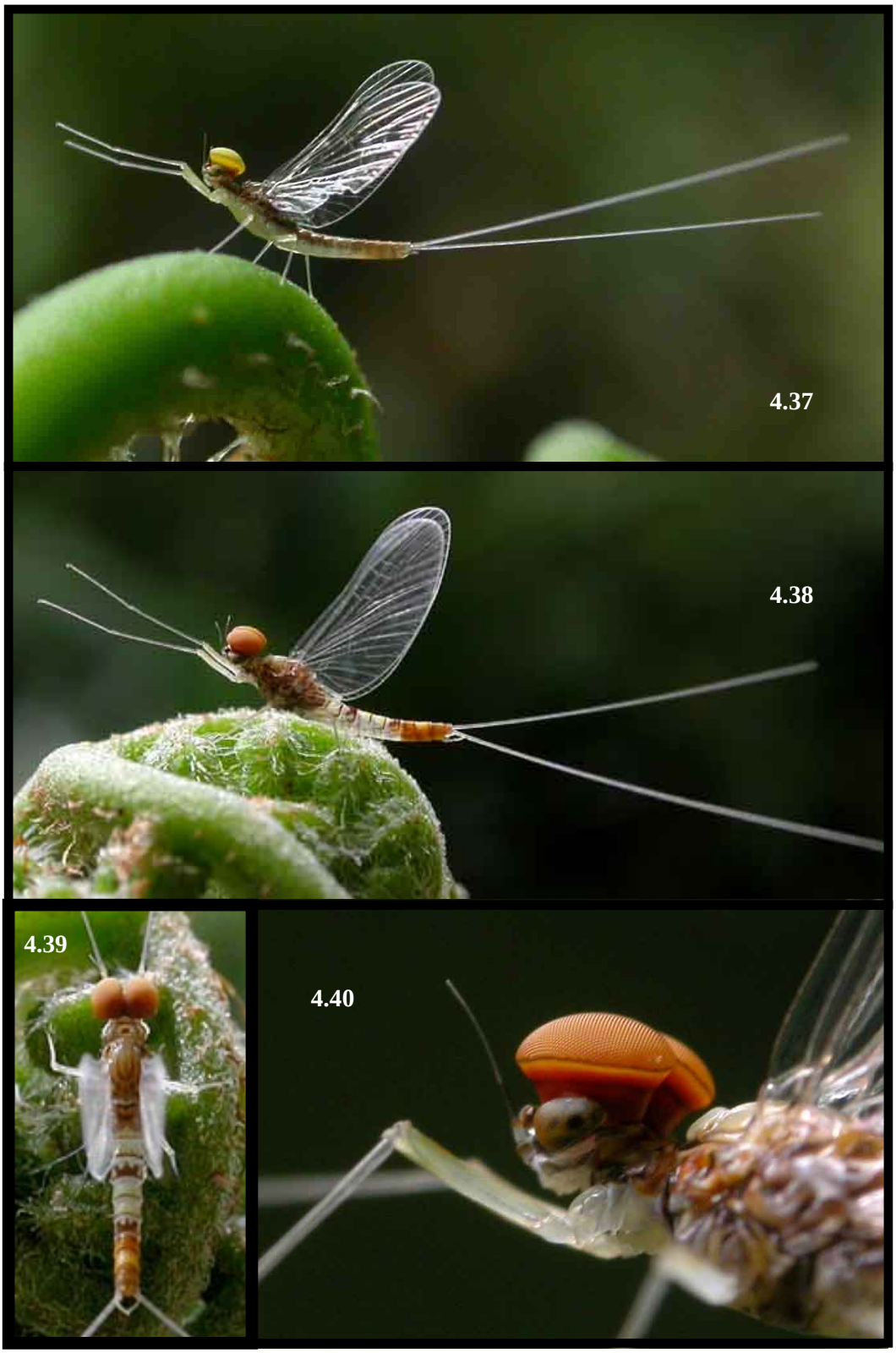
La emergencia de los subimagos en las tres familias de efemerópteros presentes en la quebrada, ocurrió finalizando el atardecer, principalmente entre las 18.00 y las 18.30 horas. Sin embargo, en varias ocasiones se observaron subimagos de la familia Baetidae sobrevolando la quebrada desde una hora antes al pico de emergencia mencionado anteriormente. Los subimagos criados vivieron cerca de 10 horas o menos hasta la metamorfosis a adulto (aproximadamente a las 04.00 horas a.m.), mientras que los adultos sobrevivieron cerca de tres días en el laboratorio. Sin embargo, es importante destacar que no todos los baétidos de la Quebrada González siguen este comportamiento de emergencia. Subimagos criados del género *Mayobaetis* emergieron antes del amanecer y vivieron más de 24 horas hasta la emergencia del adulto. Además se tiene registro de un individuo adulto que sobrevivió por seis días.

Cuadro V. Número de subimagos e imagos criados (machos y hembras) de *Baetodes* y *Camelobaetidius*.

Morfoespecie	Subimagos			Imagos		
	Hembras	Machos	TOTAL	Hembras	Machos	TOTAL
Baetodes sp. 1	5	12	17	9	9	18
Baetodes sp. 2	0	0	0	0	0	0
Baetodes sp. 3	0	2	2	3	4	7
Baetodes sp. 4	0	0	0	1	1	2
Baetodes sp. ?	2	1	3	4	4	8
Camelobaetidius sp. 1	6	4	10	32	22	54
Camelobaetidius sp. 2	7	5	12	2	4	6



Figuras 4.35 - 4.36. Machos adultos del género *Baetodes*. (4.35) *Baetodes* sp. 1; (4.36) Morfoespecie no determinada.



Figuras 4.37 - 4.40. Machos adultos del género *Camelobaetidius*. (4.37) *Camelobaetidius* sp. 1; (4.38) *Camelobaetidius* sp. 2; (4.39) *Camelobaetidius* sp. 2, vista dorsal; (4.40) *Camelobaetidius* sp. 2, detalle de los ojos.

Historias de vida

Baetodes sp. 1

Las ninfas de *Baetodes* sp. 1 prefirieron zonas con mucha corriente, por ejemplo las paredes verticales o inclinadas de rocas grandes, donde el agua transcurre como una película de escasa profundidad (Fig. 4.41). Se observaron con mucha frecuencia y con relativa facilidad sobre la superficie de las rocas, desplazándose a gran velocidad. Hasta 20 o más ninfas fueron observadas en una sola roca.

Esta morfoespecie fue la más abundante durante todo el año de estudio. Fue especialmente abundante desde mayo hasta noviembre del año 2007, mostrando picos en setiembre y en noviembre (Fig. 4.42). Sin embargo, la población experimentó un considerable descenso en la abundancia durante el mes de diciembre, la cual continuó a través de los meses de enero y febrero del 2008, alcanzando su número más bajo durante el mes de marzo. En este último mes y tras una intensa búsqueda, apenas se lograron recolectar 39 ninfas. Este bajo número contrasta con las más de 1300 ninfas recolectadas en setiembre, o las más de 800 en noviembre. Un nuevo incremento en la abundancia fue observado en abril del 2008.

La distribución de tamaños de las ninfas resultó ser muy similar en cada uno de los meses. Incluso los pocos individuos recolectados en marzo también presentaron el mismo patrón de distribución. Básicamente se observa como en todos y en cada uno de los meses se recolectó la serie completa de tamaños, desde ninfas muy pequeñas hasta ninfas más grandes (Fig. 4.42). Dentro de esta amplia mezcla de tamaños, también se encontraron ninfas maduras con estuches alares negros en todos los meses durante el estudio (excepto en marzo precisamente). Este último dato es un claro indicativo de que *Baetodes* sp. 1 emergió durante todo el año. Además parece haber tenido un gran período reproductivo

entre setiembre y noviembre, con un pronunciado pico a finales de noviembre (Fig. 4.43). Contrariamente, la emergencia registrada en enero, febrero y marzo fue relativamente muy baja. Por su parte, la fecundidad promedio de esta especie fue aproximadamente de 800 huevos por hembra (Cuadro VI). En total se midieron cerca de 6000 individuos de *Baetodes* sp. 1.

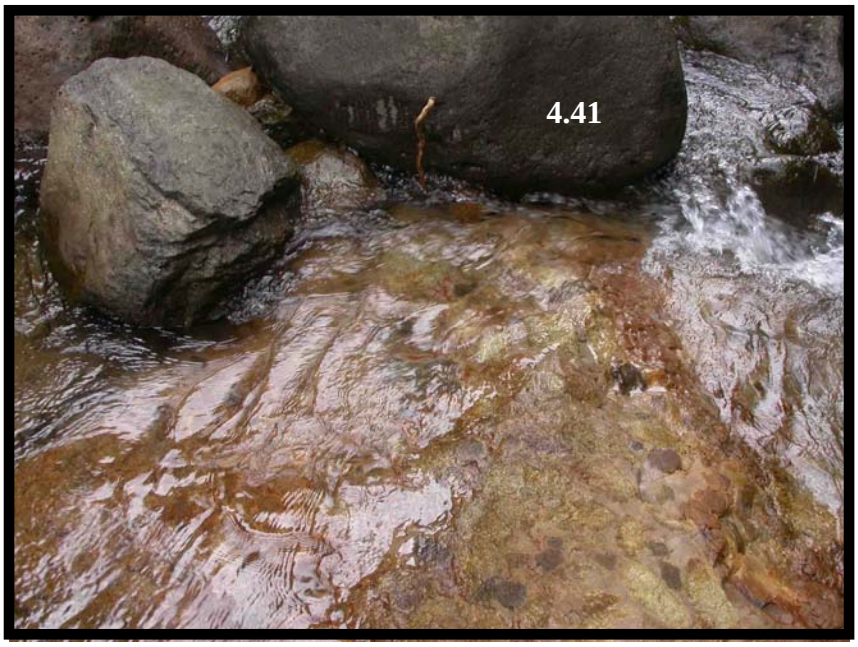


Figura 4.41. Hábitat típico de las ninfas *Baetodes* sp. 1.

Baetodes sp. 2

Esta fue la más rara de las tres morfoespecies estudiadas del género *Baetodes*, y debido a que presentó una abundancia relativamente muy baja, no fue posible caracterizar con exactitud los microhábitat específicos que frecuenta. Al parecer, el hábitat de las ninfas de *Baetodes* sp. 2 estaría ligado a aguas con altas concentraciones de oxígeno, y que además presenten una oxigenación permanente. Por lo menos así se desprende de la experiencia obtenida en el proceso de criar ninfas maduras a subimagos, pues la mayoría de

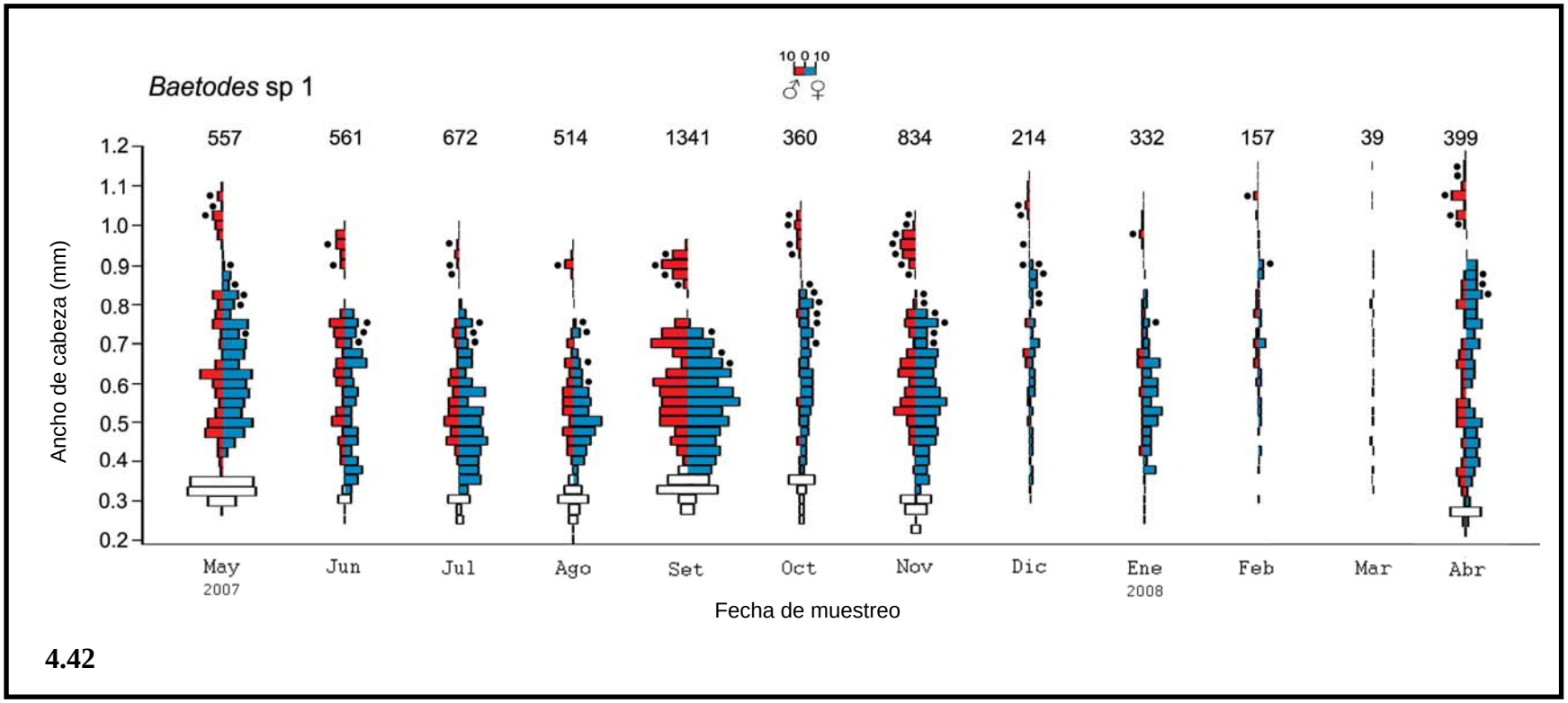
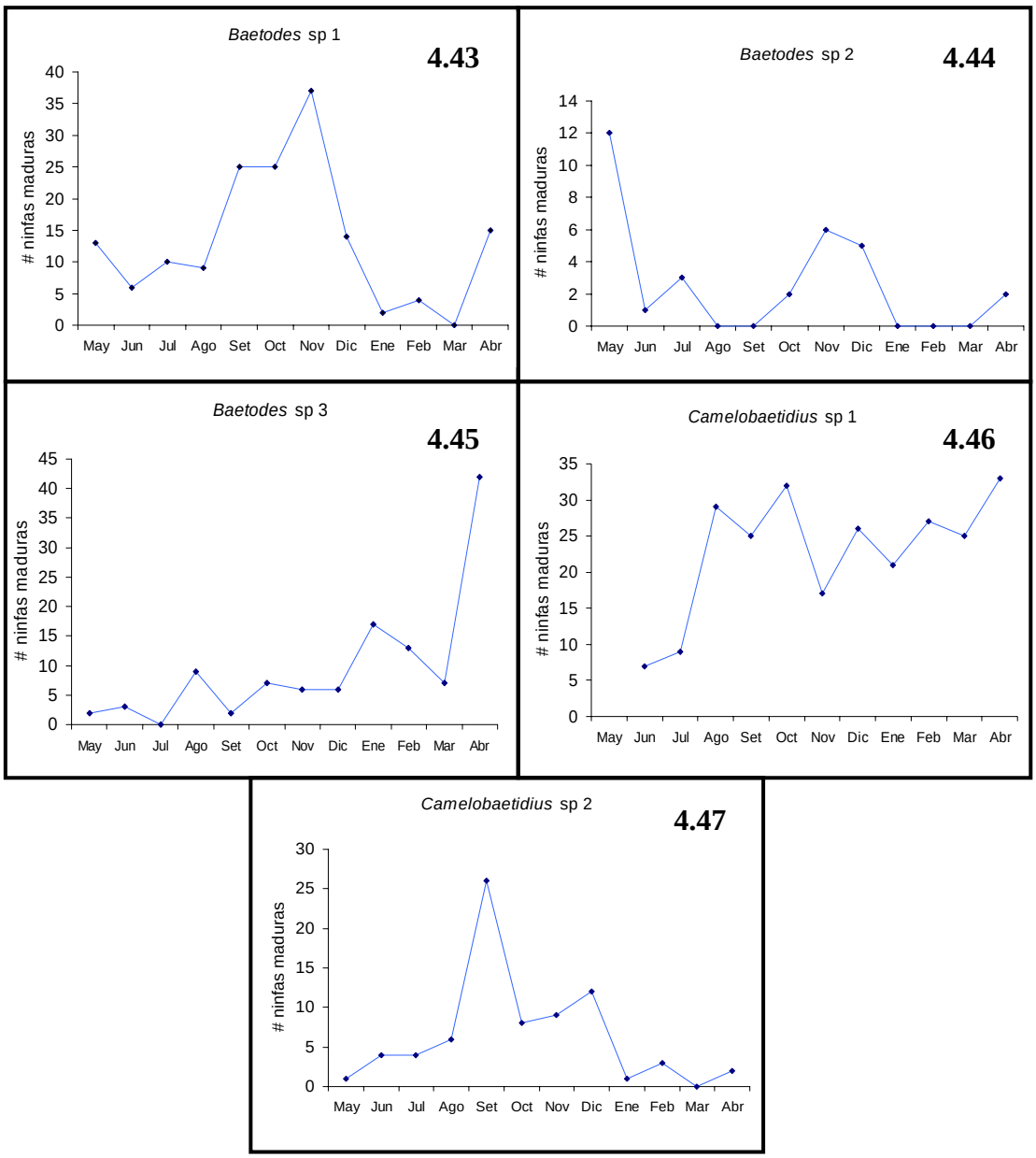


Figura 4.42. Distribución de frecuencias de tamaño para las ninfas de *Baetodes* sp. 1 a lo largo del año de estudio. El ancho de la barras representa el número de individuos en cada clase de tamaño en una determinada fecha de muestreo. Las barras rojas, azules y blancas representan machos, hembras y ninfas no sexadas respectivamente. Los puntos circulares representan la presencia de ninfas maduras con estuches alares negros. La línea de números en la parte superior del histograma corresponde al número de ninfas medidas en cada uno de los meses.



Figuras 4.43 - 4.47. Periodos de emergencia (4.43) *Baetodes* sp. 1; (4.44) *Baetodes* sp. 2; (4.45) *Baetodes* sp. 2; (4.46) *Camelobaetidius* sp. 1; (4.47) *Camelobaetidius* sp. 2.

Cuadro VI. Promedio de huevos (y rango)/morfoespecie. *n*= hembras disectadas.

Morfoespecie	Promedio de huevos	n	Estadio
Baetodes sp. 1	795 (426-1106)	5/5	adultas/subimagos
Baetodes sp. 2	981 (702-1295)	8	ninfas maduras
Baetodes sp. 3	708 (406-1045)	10	ninfas maduras
Camelobaetidius sp. 1	638 (341-1054)	10	adultas
Camelobaetidius sp. 2	405 (247-610)	10	ninfas maduras

las ninfas logró sobrevivir muy poco tiempo bajo escasas condiciones de oxigenación, muriendo durante el transporte a las trampas de crianza.

Las pocas ninfas que sobrevivieron al transporte, murieron poco tiempo después en el interior de las trampas, las cuales fueron colocadas dentro de la quebrada en sitios con corriente de leve a moderada, y sin duda de menor oxigenación que los sitios donde fueron recolectadas. Esto hace suponer que los requerimientos de oxígeno que presenta esta especie posiblemente sean más elevados que los que presentan el resto de baétidos estudiados.

Los meses de febrero y marzo del 2008 fueron críticos en términos de abundancia para esta especie. Un solo individuo recolectado en febrero, y ninguno en marzo, fueron los datos más sobresalientes. Sin embargo, al igual que ocurrió con *Baetodes* sp. 1, la población de *Baetodes* sp. 2 incrementó su número durante el mes de abril (Fig. 4.48). La especie alcanzó su máxima abundancia entre mayo y julio del 2007 (entre 76 y 90 individuos recolectados por mes). Un segundo pico de abundancia parece identificarse entre los meses de noviembre y diciembre.

Aunque menos claro, esta especie también tuvo una distribución de tamaños mezclada (Fig. 4.48). Con respecto a las ninfas maduras, estas se recolectaron en siete de los 12 meses, destacándose mayo como el mes con la emergencia más alta (Fig. 4.44). La ausencia de ninfas maduras en cinco de los meses puede atribuirse a factores como la baja abundancia relativa de la especie o a que por simple efecto del azar no fueron recolectadas. Asimismo, en la Figura 4.48 se observa que la distribución de tamaños en esos meses tuvo el mismo patrón de distribución que se presentó en meses donde sí se encontraron ninfas maduras. Esto quiere decir que se encontraron ninfas con un ancho de cabeza desde muy pequeño hasta anchos de cabeza lo suficientemente

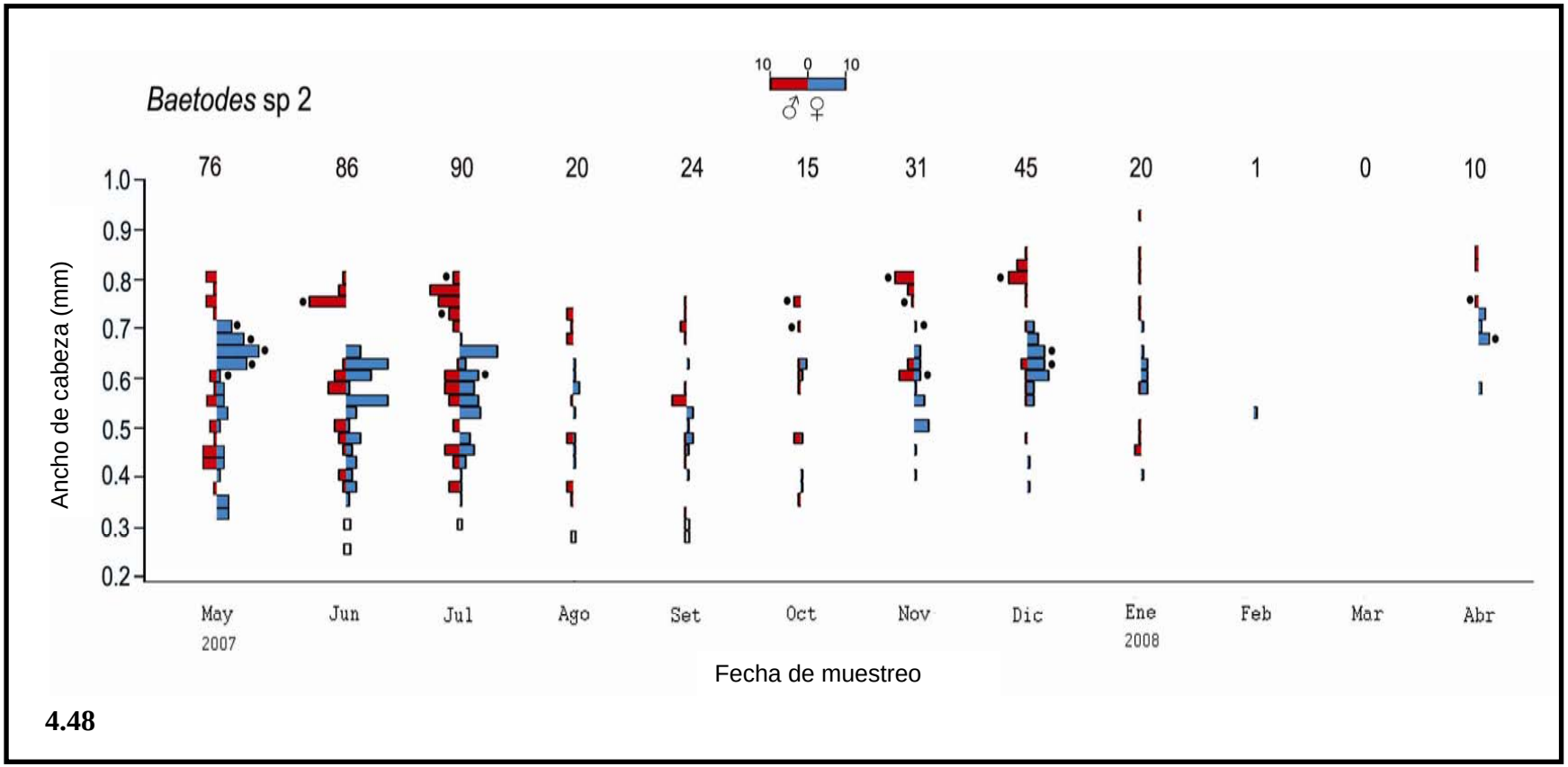


Figura 4.48. Distribución de frecuencias de tamaño para las ninfas de *Baetodes* sp. 2 a lo largo del año de estudio. El ancho de la barras representa el número de individuos en cada clase de tamaño en una determinada fecha de muestreo. Las barras rojas, azules y blancas representan machos, hembras y ninfas no sexadas respectivamente. Los puntos circulares representan la presencia de ninfas maduras con estuches alares negros. La línea de números en la parte superior del histograma corresponde al número de ninfas medidas en cada uno de los meses.

grandes como para inferir emergencia. Ninfas maduras de *Baetodes* sp. 2 tuvieron un promedio cercano a los 900 huevos por hembra (Cuadro VI).

Baetodes sp. 3

Aunque las ninfas de esta morfoespecie comparten prácticamente los mismos microhábitats que las dos morfoespecies anteriores de *Baetodes*, se cree que tienen alguna preferencia por sitios donde la corriente no es extremadamente alta.

El patrón de abundancia de *Baetodes* sp. 3 difirió del de las otras dos especies de *Baetodes*, principalmente durante febrero y marzo del 2008. A lo largo de estos dos meses, las ninfas de *Baetodes* sp. 3 fueron relativamente abundantes en los muestreos (Fig. 4.49). También es importante señalar que durante el mes de abril la población no solamente incrementó su abundancia, tal y como ocurrió también con las poblaciones de *Baetodes* sp. 1 y *Baetodes* sp. 2, sino que además lo hizo de forma desproporcionada si se compara con las restantes abundancias mensuales registradas para esta especie. En general, la población de ninfas permaneció más o menos constante a través de todo el año, con las excepciones del ya mencionado mes de abril y la observada en julio del 2007, cuando la población sufrió un descenso notorio en su abundancia.

El periodo comprendido entre febrero y marzo, catalogado como crítico para *Baetodes* sp. 1 y *Baetodes* sp. 2, fue más bien un periodo en el cual *Baetodes* sp. 3 parece haberse reproducido con gran éxito, incluso extendiéndose también a los meses de enero y abril (Fig. 4.45). Sin embargo, ninfas maduras con estuches alares negros fueron encontradas en todos los meses (excepto en julio), lo cual supone una emergencia a través de todo el año. Claramente, abril fue el mes durante el cual se presentaron las condiciones más favorables para las ninfas, tanto para el crecimiento como para la reproducción. El crecimiento fue continuo a lo largo del año,

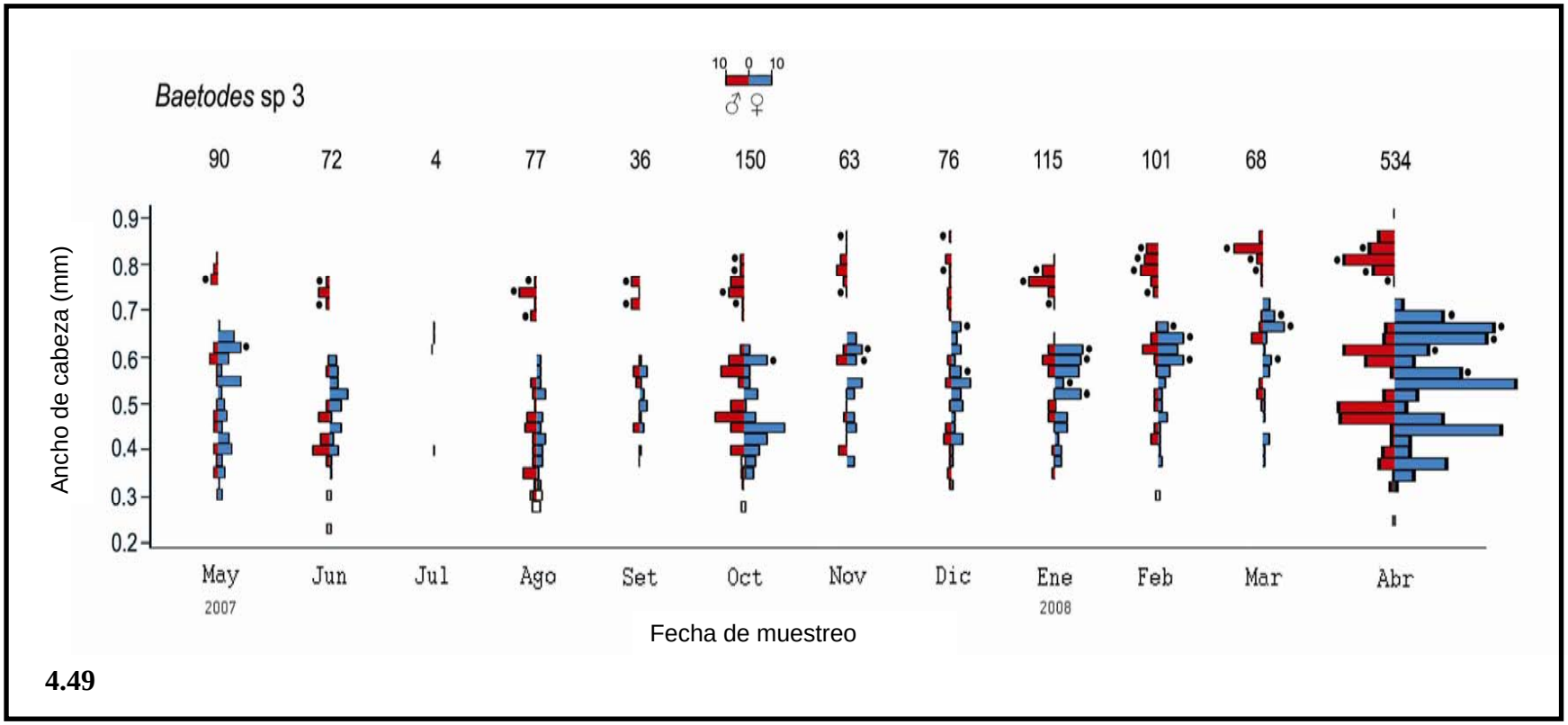


Figura 4.49. Distribución de frecuencias de tamaño para las ninfas de *Baetodes* sp. 3 a lo largo del año de estudio. El ancho de la barras representa el número de individuos en cada clase de tamaño en una determinada fecha de muestreo. Las barras rojas, azules y blancas representan machos, hembras y ninfas no sexadas respectivamente. Los puntos circulares representan la presencia de ninfas maduras con estuches alares negros. La línea de números en la parte superior del histograma corresponde al número de ninfas medidas en cada uno de los meses.

encontrándose individuos de todas las clases de tamaño en cualquiera de los meses (Fig. 4.49). El promedio de huevos por hembra para *Baetodes* sp. 3 fue de 700 (Cuadro VI).

Camelobaetidius sp. 1

Esta morfoespecie se encontró en la mayoría de las veces, asociada a microhábitas de poca profundidad, con una corriente de moderada a rápida. Se hallaron indiferentemente tanto en rocas pequeñas como en grandes, prefiriendo las superficies planas y horizontales de las mismas. La Figura 4.50 muestra el tipo de hábitat preferido por las ninfas maduras.

Después de *Baetodes* sp. 1, la morfoespecie *Camelobaetidius* sp. 1 fue la más común y abundante de todos los baétidos y efemerópteros en la Quebrada González a lo largo del año. Cerca de 3000 individuos fueron recolectados y medidos. Mostró su mayor abundancia durante los meses de febrero, marzo, octubre y junio, registrando sus abundancias más bajas en julio, noviembre y diciembre (Fig. 4.51).

Se encontraron ninfas maduras con estuches alares negros en todos los meses del año, convirtiéndose además en la morfoespecie más fácil de criar. Solamente durante el periodo comprendido entre agosto del 2007 y abril del 2008 se recolectaron entre 17 y 33 ninfas maduras por mes (Fig. 4.46). *Camelobaetidius* sp. 1 emergió entonces a través de todo el año, presentando a la vez una mezcla de tamaños muy similar a la encontrada en las morfoespecies estudiadas del género *Baetodes*. Las hembras adultas produjeron en promedio 638 huevos por hembra (Cuadro VI).

Camelobaetidius sp. 2

Habita los mismos microhábitats que *Camelobaetidius* sp. 1. Su abundancia fue relativamente alta durante la mayor parte del año, excepto en los meses de febrero y

marzo del 2008. En este periodo la población decreció considerablemente (Fig. 4.52), al punto de que en marzo se recolectaron solamente cuatro ninfas. Sin embargo, y en uno de los hechos más destacables con respecto a su abundancia, la población pareció recuperarse en forma exitosa tan sólo un mes después, cuando se recolectaron más de 500 ninfas.

Se encontró que las ninfas de *Camelobaetidius* sp. 2 tuvieron el mismo patrón de distribución de tamaños hallado en los otros baétidos estudiados (Fig. 4.52). Además las ninfas maduras estuvieron presentes en 10 de los 12 meses, indicando que la emergencia ocurre durante todo el año. El periodo reproductivo mostró un intenso pico en setiembre del 2007, y otro menos intenso en diciembre del mismo año (Fig. 4.47). Las hembras de *Camelobaetidius* sp. 2 tuvieron la fecundidad más baja de las cinco especies estudiadas, contabilizando en promedio, unos 400 huevos por hembra (Cuadro VI).



Figura 4.50. Hábitat típico de las ninfas maduras de *Camelobaetidius* sp. 1.

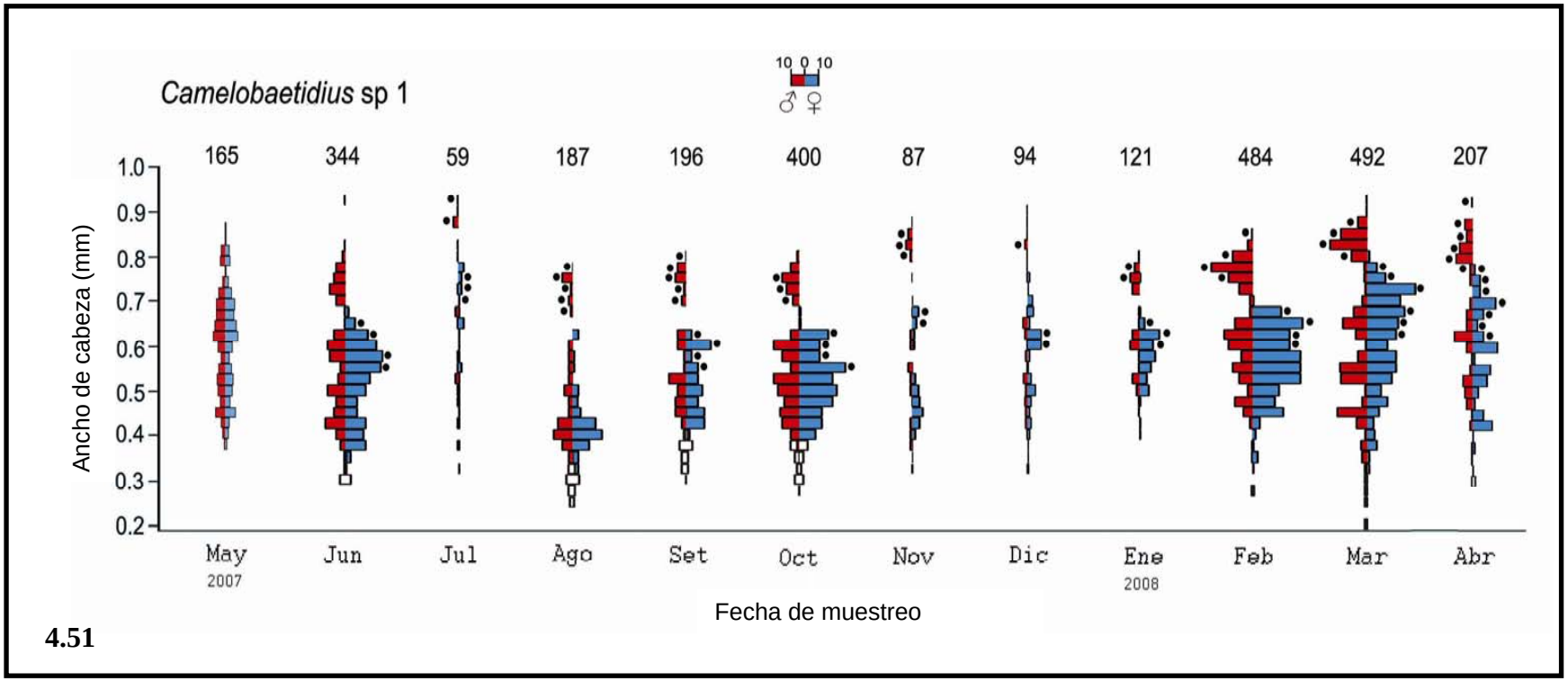


Figura 4.51. Distribución de frecuencias de tamaño para las ninfas de *Camelobaetidius* sp. 1 a lo largo del año de estudio. El ancho de la barras representa el número de individuos en cada clase de tamaño en una determinada fecha de muestreo. Las barras rojas, azules y blancas representan machos, hembras y ninfas no sexadas respectivamente. Los puntos circulares representan la presencia de ninfas maduras con estuches alares negros. La línea de números en la parte superior del histograma corresponde al número de ninfas medidas en cada uno de los meses.
* Ninfas recolectadas en mayo del 2007 fueron medidas pero no sexadas. Tampoco se cuenta con un registro de ninfas maduras.

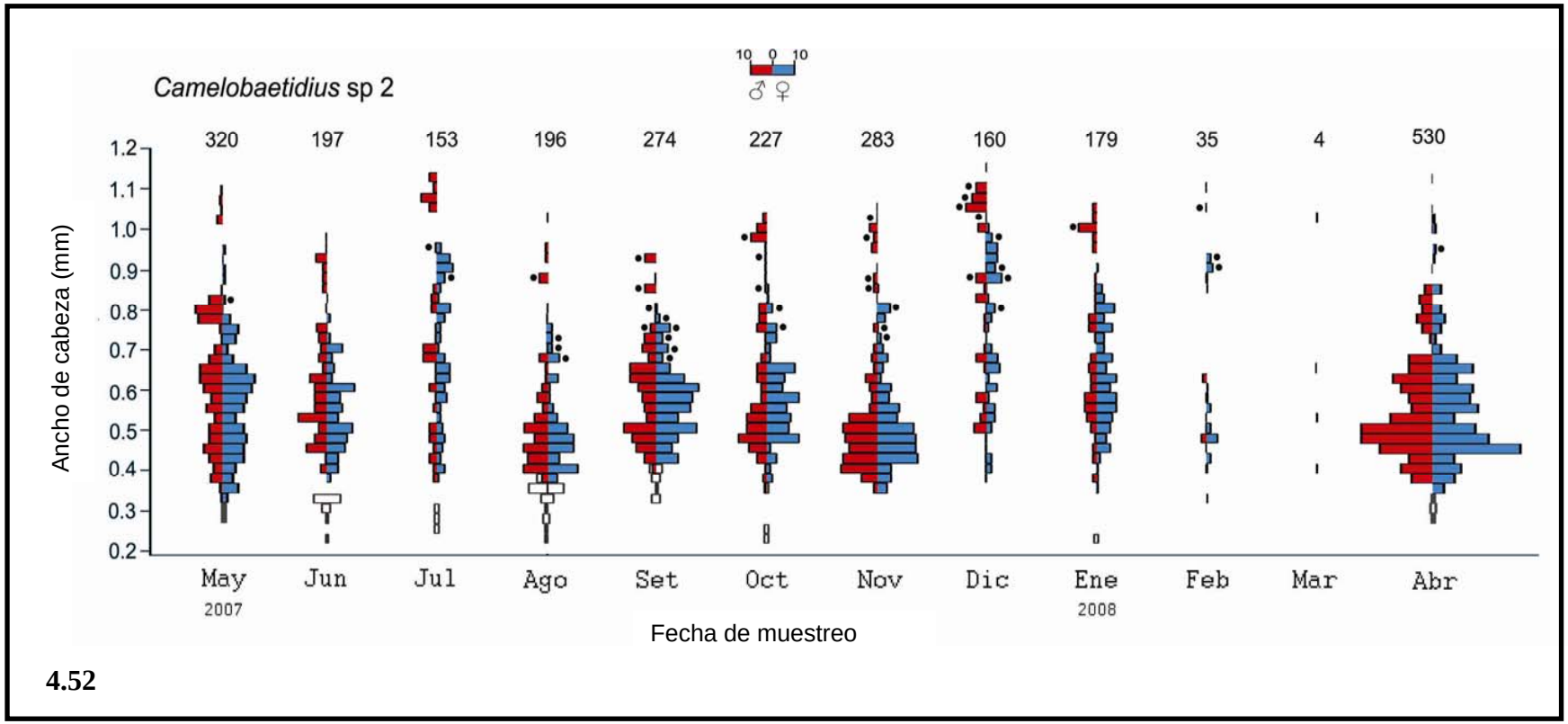


Figura 4.52. Distribución de frecuencias de tamaño para las ninfas de *Camelobaetidius* sp. 2 a lo largo del año de estudio. El ancho de la barras representa el número de individuos en cada clase de tamaño en una determinada fecha de muestreo. Las barras rojas, azules y blancas representan machos, hembras y ninfas no sexadas respectivamente. Los puntos circulares representan la presencia de ninfas maduras con estuches alares negros. La línea de números en la parte superior del histograma corresponde al número de ninfas medidas en cada uno de los meses.

En general, algunas especies como *Baetodes* sp. 1, *Baetodes* sp. 2 y *Camelobaetidius* sp. 2 mostraron un claro descenso en sus poblaciones durante los meses de febrero y marzo del año 2008, precisamente coincidiendo con el periodo de precipitación más bajo de nuestro año de estudio (<250 mm de lluvia en cada uno de estos dos meses) (Fig. 4.53). Históricamente, febrero y marzo también han sido los meses con menos lluvia en el Sector Quebrada González (Fig. 4.53), según el promedio de precipitación mensual de los últimos 20 años. Por el contrario, este periodo fue aprovechado por *Camelobaetidius* sp. 1 para incrementar su abundancia, mientras que durante los meses de alta precipitación, tales como julio y noviembre del año 2007 (>1200 mm de lluvia por mes) su población se vio disminuida. Adicionalmente, cuatro de las cinco morfoespecies mostraron un incremento en sus poblaciones en el mes de abril, un mes caracterizado por la transición entre los dos meses con menos lluvia y un largo periodo lluvioso.

Las anteriores observaciones fueron confirmadas posteriormente mediante regresiones lineales simples, las cuales mostraron una relación significativa entre la precipitación (mm) y la abundancia (número de individuos). Aumentaron su abundacia con la precipitación *Baetodes* sp. 1 ($r^2 = 0.35$, $p < 0.043$) y *Baetodes* sp. 2 ($r^2 = 0.41$, $p < 0.024$), mientras *Camelobaetidius* sp. 1 mostró un descenso en el número de individuos en los meses de mayor precipitación ($r^2 = 0.50$, $p < 0.010$). (Figs 4.54, 4.55, 4.57). Aunque bajo las mismas condiciones no se encontraron relaciones significativas ($p>0.05$) para *Baetodes* sp. 3 y *Camelobaetidius* sp. 2 (Figs. 4.56, 4.58), regresiones adicionales excluyendo al mes de abril sí fueron significativas. En este sentido con mayor precipitación *Baetodes* sp. 3 sufre un descenso en su abundancia ($r^2 = 0.45$, $p < 0.024$), mientras que el número de individuos de *Camelobaetidius* sp. 2, mostró una tendencia a aumentar en meses de mayor precipitación ($r^2 = 0.31$, $p = 0.073$).

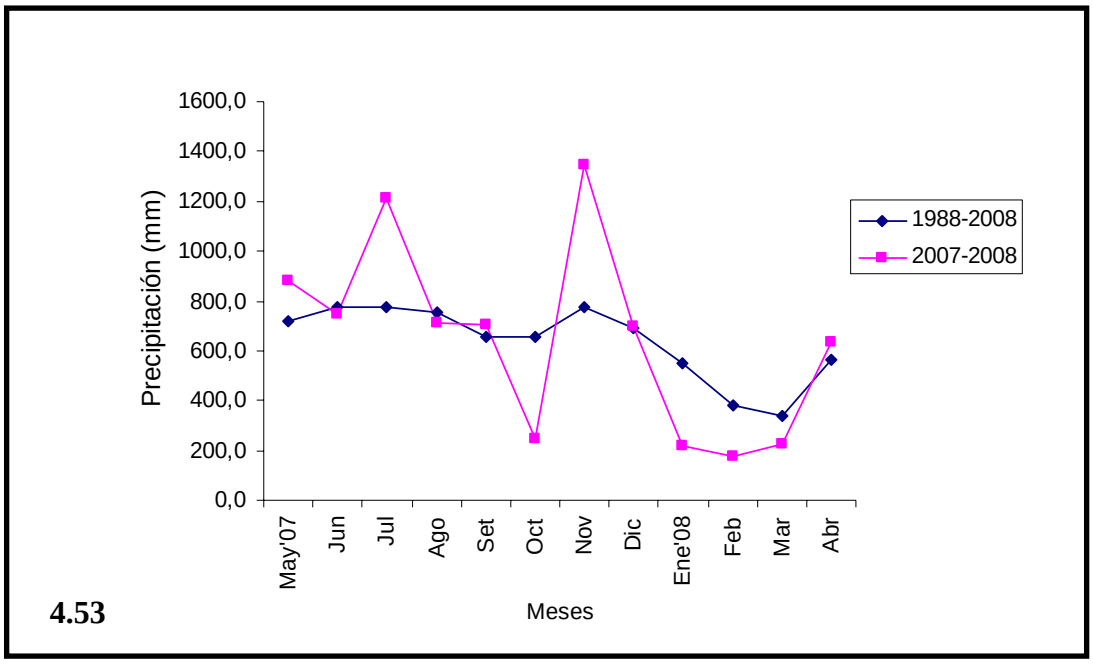


Figura 4.53. Promedio de precipitación mensual sobre los últimos 20 años en el Sector Quebrada González y promedio de precipitación mensual del año de estudio.

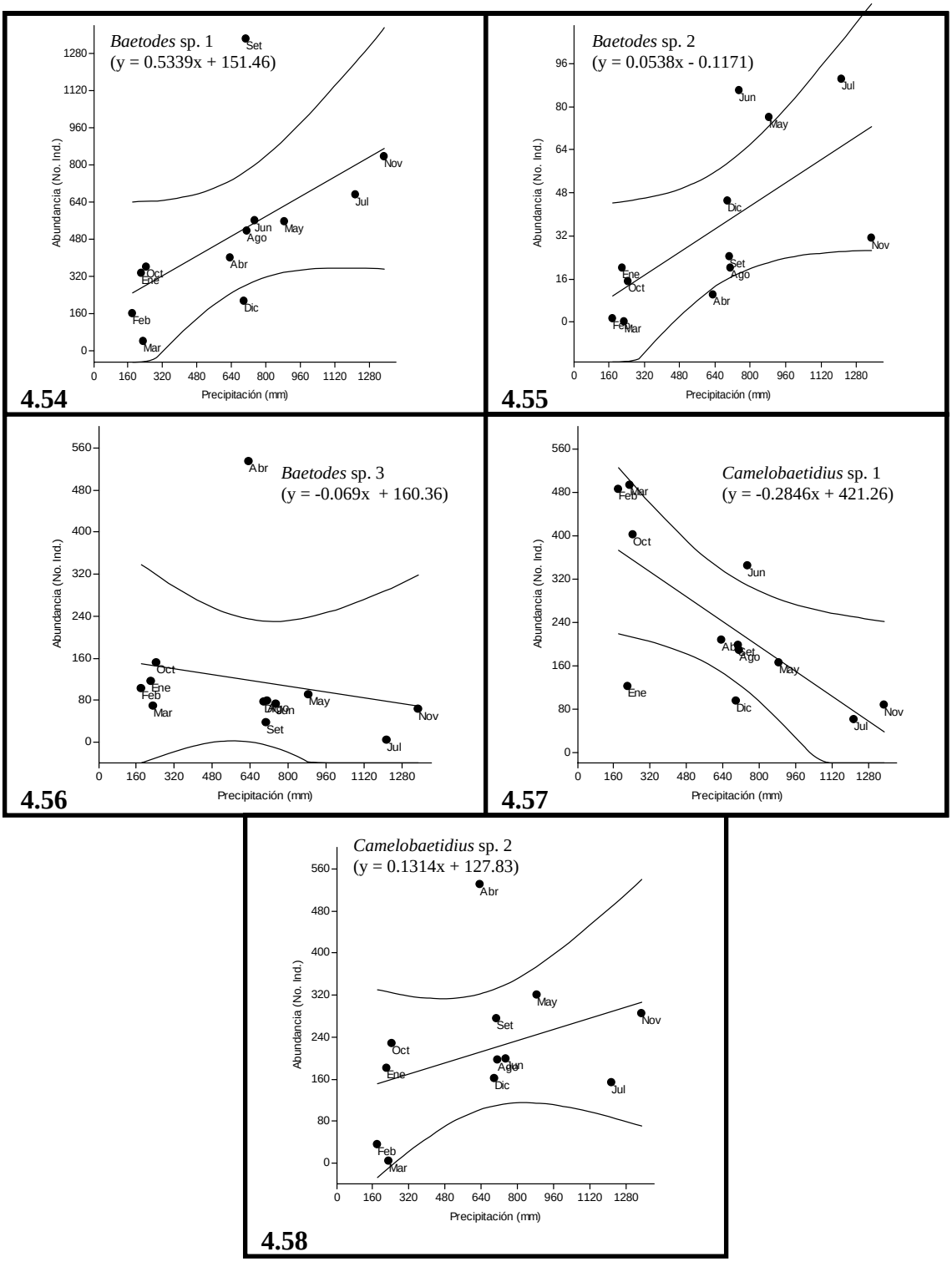
Una parte de la variabilidad observada en los patrones de abundancia de estas especies en la Quebrada González se explica entonces en función de la cantidad de precipitación mensual. Por lo tanto, otros factores o variables no determinados en esta investigación deberían explicar el resto de la variabilidad.

De acuerdo con observaciones de campo, los bajos niveles de agua en la quebrada durante febrero y marzo fueron un reflejo directo de la disminución de las lluvias en ese periodo. Además se identificaron muy pocos microhábitats con fuerte corriente. Bajo este panorama y a modo de ejemplo, solamente se lograron recolectar 39 ninfas de *Baetodes* sp. 1 en el mes de marzo, contrastando con las más de 1300 que fueron recolectadas en setiembre. Una posible interpretación establece que los bajos caudales habrían reducido la disponibilidad tanto de hábitat (sustrato) como de recursos alimenticios, provocando mortalidad y/o migración en la población, y por ende, disminuciones en la abundancia.

Lauzon y Harper (1988) afirmaron que las fluctuaciones anuales en Ephemeroptera son sin duda reflejo de los cambios en los patrones del clima y en las condiciones de la quebrada, particularmente flujo y sustrato. La lluvia, tal y como quedó demostrado en este estudio, puede tener un gran efecto en la abundancia de los insectos, especialmente durante la época seca (Wolda 1978).

Estudios anteriores sobre estacionalidad y variabilidad anual en efemerópteros tropicales han mostrado que aun en ambientes tropicales no estacionales, algunas especies despliegan algún grado de estacionalidad (Wolda y Flowers 1985, Pescador *et al*. 1993, Perng *et al*. 2005) y variabilidad anual (Flowers y Pringle 1995). Según Wolda (1983), las especies de insectos en esas áreas tienden a ser menos estacionales, pero no necesariamente significa que no presenten cierta estacionalidad.

Un buen ejemplo de estacionalidad son las pronunciadas fluctuaciones en la emergencia encontradas en dos especies de efemerópteros (incluido una especie de Baetidae) en una quebrada de Puerto Rico (Pescador *et al*. 1993). Resultados similares fueron encontrados en poblaciones de efemerópteros adultos, en un estudio en la vertiente Atlántica del noroeste de Panamá (Wolda y Flowers 1985). En un bosque tropical de Taiwán, Perng *et al*. (2005) también encontraron patrones de emergencia estacionales para el baétido *Cloeon marginale*. Adicionalmente, este tipo de estacionalidad también se ha reportado en otros grupos como Blattodea (Wolda y Fisk 1981), Culicidae (Wolda y Galindo 1981), Trichoptera (McElravy *et al*. 1982, Masteller y Buzby 1993) y Psychodidae (Masteller y Buzby 1993).



Figuras 4.54 - 4.58. Relación entre la precipitación (mm) y la abundancia (número de individuos) en las cinco especies de baétidos, expresadas como ecuaciones de regresión. (4.48) *Baetodes* sp. 1; (4.49) *Baetodes* sp. 2; (4.50) *Baetodes* sp. 3; (4.51) *Camelobaetidius* sp. 1; (4.52) *Camelobaetidius* sp. 2. * Las líneas curvas representan los límites de confianza al 95%.

Por su parte, en una quebrada de zona baja cercana al Parque Nacional Braulio Carrillo, Flowers y Pringle (1995) estudiaron durante dos años y medio las fluctuaciones anuales de una comunidad de efemerópteros, hallando que las poblaciones de ninfas de todas las especies comunes mostraron grandes fluctuaciones.

Las cinco morfoespecies estudiadas de la familia Baetidae presentaron el mismo tipo de historia de vida, mostrando patrones de crecimiento larval muy similares. Mediciones del ancho la cabeza claramente revelaron la presencia de larvas grandes, medianas y pequeñas en todos los meses del año. A pesar de que no fue posible reconocer cohortes[2] en los histogramas, sí se pudo concluir que muchas generaciones ocurren durante el año, dado el amplio rango de tamaños dentro de cada morfoespecie. La ocurrencia de múltiples generaciones también es sinónimo de un desarrollo asíncrono.

Adicionalmente, larvas maduras con estuches alares negros de las cinco especies fueron encontradas virtualmente durante todos los meses, indicando una emergencia continua (y por lo tanto reproducción) a través de todo el año. Este tipo de emergencia continua implica a su vez un reclutamiento continuo de pequeñas ninfas, tal y como lo revelaron las distribuciones de frecuencia de tamaños. Finalmente, se plantea que la no recolecta de ninfas maduras en algunos meses se debió al azar del muestreo, tal y como fue planteado por Alba-Tercedor (1983) durante un estudio del ciclo de desarrollo de *Baetis maurus*.

A partir del conjunto de datos anteriores se concluye que las cinco morfoespecies de efemerópteros tienen una historia de vida multivoltina. Observaciones similares en el

[2] Cohorte: Grupo de individuos que crecen mostrando un cambio consistente de clases de tamaño, pasando de clases de tamaño pequeñas a grandes a través del tiempo.

campo y en el laboratorio sugieren lo mismo para otras morfoespecies de Baetidae de la Quebrada González.

El multivoltinismo parece ser lo típico para muchas especies de efemerópteros de quebradas tropicales y subtropicales. Por ejemplo, Marchant (1982) y Campbell (1995) reportaron historias de vida asíncrona, con emergencia, reclutamiento y crecimiento sucediendo a través de todo el año, esto para cinco especies de tres familias diferentes (incluida Baetidae) en regiones tropicales de Australia. En bosques tropicales de Asia, Salas y Dudgeon (2003) reportaron otras cinco especies de efemerópteros (de tres familias diferentes, incluidas dos especies de Baetidae) con desarrollo larval asíncrono y con la mayoría de las clases de tamaño presentes a través de todo el año.

En las regiones subtropicales de China, Yunjun y Xiaoyu (2007) propusieron una historia de vida bivoltina para dos especies de efemerópteros. Jacobi y Benke (1991) concluyeron que en un río subtropical de Georgia (Estados Unidos) una alta fracción de efemerópteros fueron multivoltinos (incluyendo Baetidae y también miembros de otras familias). Además sugirieron que el alto promedio de la temperatura anual fue la principal razón para el multivoltinismo.

Benke y Jacobi (1986) determinaron altas tasas de crecimiento para *Baetis* spp., lo cual le permite completar el desarrollo en cerca de 19 días y por lo tanto varias generaciones sobre un periodo de seis meses, esto en una quebrada con temperaturas superiores a 20ºC. En los últimos 30 años, resultados muy similares para otras especies de Baetidae han sido reportados. Ninfas criadas de *Cloeon triangulifer* completaron el desarrollo en 27 días a 25ºC, y en 45 días a 20ºC (Sweeney and Vannote 1984), mientras que ninfas de *Cloeon fluviatile* lo completaron en cuatro semanas a una temperatura promedio de 30ºC, pero que en ciertas veces el desarrollo pudo haber sido tan corto como

dos semanas (Marchant 1982). Tiempos de desarrollo larval de menos de dos semanas, medidos para *Fallceon quilleri* en una quebrada desértica del suroeste de los Estados Unidos (Gray 1981), sugieren que el equivalente de al menos 10 generaciones por año son posibles en ambientes de aguas calientes.

Los datos de esta investigación también son consistentes con otro estudio en el noroeste de Costa Rica, donde Jackson y Sweeney (1995) examinaron los tiempos de desarrollo total para 35 especies de insectos acuáticos (incluyendo cinco especies de efemerópteros). La combinación de un rápido desarrollo con ausencia de diapausa sugiere que todas esas especies tienen historias de vida multivoltinas. En ese estudio, un tiempo de desarrollo relativamente corto (28 días) fue reportado para *Americabaetis* sp.

En general, la mayoría de especies de Ephemeroptera produce entre 500 y 3000 huevos, aunque el rango incluye desde menos de 100 hasta un máximo de 12000 (Brittain y Sartori 2003). En este estudio, todas las especies de Baetidae produjeron entre 400 y 1000 huevos por hembra (en promedio), números que se encuentran dentro del rango general del orden. En uno de los pocos estudios de fecundidad efectuados dentro de esta familia, Brittain (1980) reportó una fecundidad extremadamente baja para *Baetis macani* de 201 huevos por hembra (en promedio).

Conclusiones

La Quebrada González es una diversa quebrada tropical que alberga una rica fauna bentónica. Este estudio revela que al menos unas 39 familias y un número superior a los 70 taxa de macroinvertebrados habitan en un pequeño tramo de la quebrada. Del total de organismos recolectados, más del 99% pertenecieron a insectos acuáticos. Según el índice biológico BMWP'-CR, la calidad biológica del agua en este sitio fue catalogada como excelente.

El Orden Ephemeroptera dominó ampliamente la composición de macroinvertebrados. Ninfas de la familia Baetidae fueron muy comunes y abundantes, especialmente de los géneros *Baetodes* y *Camelobaetidius*. La presente investigación reporta un total de 13 morfoespecies de baétidos, destacándose principalmente la alta diversidad de morfoespecies de *Baetodes* (siete especies).

Las cinco especies de báetidos estudiadas tuvieron historias de vida multivoltinas. Observaciones similares en el campo y en el laboratorio sugieren lo mismo para otras morfoespecies de Baetidae de la Quebrada González. Se cree que la relativamente alta temperatura del agua permite un rápido desarrollo y crecimiento de las poblaciones de ninfas de Ephemeroptera más comunes en esta quebrada tropical. Aunque no se conoce el número de generaciones, los datos obtenidos muestran evidencia de muchas generaciones traslapándose a lo largo del año.

Especies de Baetidae en esta quebrada parecen capaces de reproducirse continuamente durante todos los meses, con disminuciones e incrementos en sus poblaciones dentro del mismo año que muestran alguna correlación con la cantidad de lluvia. A pesar del hecho de que el Sector Quebrada González es considerado como de

clima estable y no estacional, fluctuaciones en los patrones de abundancia de las ninfas indican lo contrario.

Todas las especies de Baetidae estudiadas produjeron entre 400 y 1000 huevos por hembra (en promedio), números que se encuentran dentro del rango general del orden (entre 500 y 3000 huevos por hembra).

Este estudio se convierte en una pequeña contribución a la taxonomía de la familia Baetidae en Costa Rica (aportando material para realizar futuras descripciones taxonómicas). Además, la información de historia de vida obtenida es de gran valor tratándose de una quebrada ubicada en un parque nacional que no recibe impactos de origen antropogénico (sirviendo entonces como un sitio de referencia para futuras investigaciones) y en un área de condiciones climáticas adversas (la precipitación anual durante el año de estudio fue muy alta, superior a los 7600 mm, provocando constantes “crecidas” en la quebrada a lo largo del año) que complican la obtención de datos en el campo. En resumen, la presente investigación representa un aporte importante a la biología y a la ecología (en su mayoría desconocida) de los insectos acuáticos tropicales de América Central.

APÉNDICE 1. Lista completa de los macroinvertebrados y no. de individuos recolectados en la Quebrada González.

Orden	Familia	Género	octubre-2007	abril-2008
Ephemeroptera	Baetidae	*Baetodes*	336	182
	Baetidae	*Camelobaetidius*	184	154
	Baetidae	*Cloeodes*	26	12
	Baetidae	*Mayobaetis*	29	14
	Baetidae	*Moribaetis*	14	
	Baetidae	Gen. indet	41	10
	Leptohyphidae	*Asioplax*	1	
	Leptohyphidae	*Leptohyphes*	65	34
	Leptohyphidae	*Tricorythodes*	20	65
	Leptophlebiidae	*Farrodes*	17	13
	Leptophlebiidae	*Thraulodes*	7	
Plecoptera	Perlidae	*Anacroneuria*	60	19
Odonata	Gomphidae	*Desmogomphus*		1
	Gomphidae	*Perigomphus*	1	
	Libellulidae	*Brechmorhoga*	9	4
	Libellulidae	*Macrothemis*	1	1
	Polythoridae	*Cora*	1	3
Hemiptera	Naucoridae	*Cryphocricos*	1	
	Naucoridae	*Limnocoris*	16	18
	Naucoridae	Gen. indet		1
	Octheridae	*Ochterus*	4	
Megaloptera	Corydalidae	*Corydalus*	9	7
Lepidoptera	Pyralidae	*Petrophila*	8	4
Trichoptera	Calamoceratidae	*Phylloicus*		3
	Helicopsychidae	*Cochliopsyche*	1	
	Helicopsychidae	*Helicopsyche*	244	301
	Hydrobiosidae	*Atopsyche*	19	6
	Hydroptilidae	*Hydroptila ?*		1
	Hydroptilidae	*Ochrotrichia*	8	5
	Hydroptilidae	*Oxyethira*	5	5
	Hydroptilidae	*Rhyacopsyche*	13	5
	Hydroptilidae	Gen. indet		10
	Hydropsychidae	*Leptonema*	16	6
	Hydropsychidae	*Smicridea*	43	9
	Leptoceridae	*Atanatolica*	3	7
	Leptoceridae	*Nectopsyche*		7
	Leptoceridae	*Oecetis*	3	4
	Odontoceridae	*Marilia*		3
	Philopotamidae	*Chimarra*	4	1
	Polycentropodidae	*Polycentropus*	3	
	Xiphocentronidae	Gen. indet		1
Coleoptera	Dytiscidae	Gen. indet - adultos	1	
	Elmidae	*Austrolimnius* - adultos	1	2
	Elmidae	*Disersus* - adultos	2	4

Orden	Familia	Género	octubre-2007	abril-2008
Coleoptera	Elmidae	*Disersus* - larvas		1
	Elmidae	*Heterelmis* - adultos	19	10
	Elmidae	*Heterelmis* - larvas	1	
	Elmidae	*Hexanchorus* - adultos	72	6
	Elmidae	*Hexanchorus* - larvas	16	2
	Elmidae	*Macrelmis* - adultos	2	3
	Elmidae	*Macrelmis* - larvas	16	9
	Elmidae	*Microcylloepus* - adultos	32	26
	Elmidae	*Microcylloepus* - larvas		1
	Elmidae	*Neolmis* - adultos	16	6
	Elmidae	*Neolmis* ? - larvas	4	3
	Elmidae	*Notelmis* - adultos	32	29
	Elmidae	*Xenelmis* - adultos	2	1
	Elmidae	*Xenelmis* - larvas	1	2
	Elmidae	Gen. indet - larvas	1	
	Hydraenidae	*Hydraena*		1
	Lutrochidae	*Lutrochus* - adultos	1	1
	Psephenidae	*Psephenus*	15	6
	Ptilodactylidae	*Anchytarsus*	1	5
	Staphylinidae	Gen. indet		1
Diptera	Blephariceridae	*Paltostoma*	26	
	Ceratopogonidae	Ceratopogoninae		1
	Ceratopogonidae	Forcipomyiinae	1	45
	Chironomidae	Chironominae	18	6
	Chironomidae	Orthocladiinae	6	107
	Chironomidae	Tanypodinae	4	5
	Chironomidae	Gen. indet	1	2
	Empididae	*Hemerodromia*	1	
	Empididae	*Neoplasta*	1	
	Psychodidae	*Maruina*	147	60
	Psychodidae	Gen. indet	1	1
	Simuliidae	*Simulium*	73	38
	Tipulidae	*Hexatoma*	5	1
	Tipulidae	*Limonia* ?		5
Tricladida	Planariidae	Gen. indet	4	
Acari	indet.	Gen. indet	5	3
		TOTAL INDIVIDUOS	1740	1309

BIBLIOGRAFÍA

Alba-Tercedor, J. 1983. Ecología, distribución y ciclos de desarrollo de efemerópteros de Sierra Nevada. I: *Baetis maurus* Kimmins 1938 (Ephemeroptera: Baetidae), p. 179-188. *In* N. Prat (ed). Actas del Primer Congreso Español de Limnología. Barcelona.

Benke, A.C. 1984. Secondary production of aquatic insects, p. 289-322. *In* V.H. Resh & D.M. Rosenberg (eds.). The Ecology of Aquatic Insects. Praeger Scientific Publishers. New York.

Benke, A.C. & D.I. Jacobi. 1986. Growth rates of mayflies in a subtropical river and their implications for secondary production. J.N. Am. Benthol. Soc. 5:107-114.

Brittain, J.E. 1980. Mayfly strategies in a Norwegian subalpine lake, p. 179-186. *In* J.F. Flannigan & K.E. Marshall (eds). Advances in Ephemeroptera Biology. Plenum Press, New York.

Brittain, J.E. 1982. Biology of Mayflies. Ann. Rev. Entomol. 27: 119-47.

Brittain, J.E. & M. Sartori. 2003. Ephemeroptera (Mayflies), p. 373-380. *In* V.H. Resh & R.T. Cardé (eds). Encylopedia of Insects. Academic Press, Amsterdam.

Butler, M.G. 1984. Life histories of aquatic insects, p. 24-55. *In* V.H. Resh & D.M. Rosenberg (eds.). The Ecology of Aquatic Insects. Praeger Scientific Publishers. New York.

Campbell, I.C. 1995. The life histories of three tropical species of *Jappa* Harker (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) in the Mitchell River system, Queensland, Australia, p. 197-206. *In* L.D. Corkum & J.H. Ciborowski (eds). Current Directions in Research on Ephemeroptera. Canadian Scholars' Press, Toronto.

Clifford, H.F. 1982. Life cycles of mayflies (Ephemeroptera), with special reference to voltinism. Quaestiones Entomologicae 18: 15-90.

Clifford, H.F., M.R. Robertson & K.Z. Zelt. 1973. Life cycle patterns of mayflies (Ephemeroptera) from some streams of Alberta, Canada, p. 122-131. *In* W. L. Peters & J.G. Peters (eds). Proceedings of the First International Conference on Ephemeroptera. E.J. Brill, Leiden.

Edmunds, G.F., S.L. Jensen & L. Berner. 1976. The Mayflies of North and Central America. University of Minnesota Press, Mineapolis. 330 p.

Edmunds, G.F. & R.D. Waltz. 1996. Ephemeroptera, p. 126-163. *In* R.W. Merritt & K.W. Cumins (eds). An Introduction to the Aquatic Insects of North America. Third Edition. Kendall Hunt Publishing Co., Dubuque, Iowa.

Fenoglio, S., T. Bo & M. Cucco. 2004. Small-scale macroinvertebrate distribution in a riffle of a Neotropical rainforest stream (Río Bartola, Nicaragua). Caribbean Journal of Science 40: 253-257.

Fernández, L. & M. Springer. 2008. El efecto de beneficios de café sobre los insectos acuáticos en tres ríos del Valle Central de Costa Rica (Alajuela). Rev. Biol. Trop. 56 (Suppl.). Aceptado.

Flowers, R.W. 1991. Diversity of stream-living insects in northwestern Panamá. J.N. Am. Benthol. Soc. 10(3): 322-334.

Flowers, R.W. & W.L. Hilsenhoff. 1978. Life cycles and habitats of Wisconsin Heptageniidae (Ephemeroptera). Hydrobiologia 60: 159-171.

Flowers, R.W. & C.M. Pringle. 1995. Yearly fluctuations in the mayfly community of a tropical stream draining lowland pasture in Costa Rica, p. 131-150. *In* L.D. Corkum & J.H. Ciborowski (eds). Current Directions in Research on Ephemeroptera. Canadian Scholars' Press, Toronto.

Gillies, M.T. & R.J. Knowles. 1990. Colonization of a parthenogenetic mayfly (Caenidae: Ephemeroptera) from Central Africa, p. 341-345. *In* I.C. Campbell (ed). Mayflies and Stonesflies: Life History and Biology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Gray, L.J. 1981. Species composition and life history of aquatic insects in a lowland Sonoran Desert stream. American Midland Naturalist 106: 229-242.

Holdridge, L.R, W.C. Grenke, W.H. Hatheway, T. Liang & J.A. Tosi Jr. 1971. Forest Environment in Tropical Life Zones: A Pilot Study. Pergamon, Oxford. 731 p.

Jackson, J.K. & B.W. Sweeney. 1995. Egg and larval development times for 35 species of tropical stream insects from Costa Rica. J.N. Am. Benthol. Soc. 14: 115-130.

Jacobi, D.I. & A.C. Benke. 1991. Life histories and abundance patterns of snag-dwelling mayflies in a Blackwater Coastal Plain River. J.N. Am. Benthol. Soc. 10: 372-387.

Johnson, R.K., T. Wiederholm & D.M. Rosenberg. 1993. Freshwater biomonitoring using individuals organisms, populations, and species assemblages of benthic macroinvertebrates, p. 40-158. *In* D.M. Rosenberg & V.H. Resh (eds). Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Chapman and Hall, NY.

Lauzon, M. & P.P. Harper. 1988. Seasonal dynamics of a mayfly (Insecta: Ephemeroptera) community in a Laurentian stream. Holoarctic Ecology 11: 220-234.

Lugo-Ortiz, C.R. & W.P. McCafferty. 1995. New species, stage description, and records of *Baetodes* (Ephemeroptera: Baetidae) from Mexico and Central America. Entomological News 106: 81-86.

McElravy, E.P., H. Wolda & V.H. Resh. 1982. Seasonality and annual variability of caddisfly adults (Trichoptera) in a "non seasonal" tropical environment. Arch. Hydrobiol. 94: 302-317.

Marchant, R. 1982. Life spans of two species of tropical mayfly nymph (Ephemeroptera) from Magela Creek, Northern Territory. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 33: 173-179.

Masteller, E.C. & K.M. Buzby. 1993. Composition and temporal abundance of aquatic insect emergence from a tropical rainforest stream, Quebrada Prieta, at El Verde, Puerto Rico: Introduction. J. Kansas Entomol. Soc. 66:133-139.

Mayo, V.K. 1968. Two new species of the genus *Baetodes* from Ecuador (Ephemeroptera: Baetidae). Pan-Pacific Entomologist 44(3): 251-257.

Newbold, J.D., B.W. Sweeney & R.L Vannote. 1994. A model for seasonal synchrony in stream mayflies. J.N. Am. Benthol. Soc. 13: 3-18.

Newell, R.L & G.W. Minshall. 1978. Life history of a multivoltine mayfly, *Tricorythodes minutus*: an example of the effect of temperature on the life cycle. Annals of the Entomological Society of America 71: 876-881.

Nieto, C. 2003. El género *Camelobaetidius* (Ephemeroptera: Baetidae) en la Argentina. Acta Zoologica Mexicana 88:233-255.

Nieto, C. 2004. The genus *Baetodes* (Ephemeroptera: Baetidae) in South America with the description of new species from Argentina, Bolivia and Peru. Studies on Neotropical Fauna and Environment 39:63-79.

Perng, J-J., Y-S. Lee & J-P. Wang. 2005. Emergence patterns of the mayfly *Cloeon marginale* (Ephemeroptera: Baetidae) in a tropical monsoon forest wetland in Taiwan. Aquatic Insects 27(1): 1-9.

Pescador, M.L., E.C. Masteller & K.M. Buzby. 1993. Composition and phenology of Ephemeroptera from a tropical rainforest stream at El Verde, Puerto Rico. J. Kansas Entomol. Soc. 66:151-159.

Pringle, C.M. & A. Ramírez. 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.

Roldán-Pérez, G. 1996. Guía para el Estudio de los Macroinvertebrados Acuáticos del Departamento de Antioquia. FEN Colombia, Conciencias, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 217 p.

Rosenberg, D.M & V.H. Resh. 1993. Introduction to Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates, p. 1-9. *In* D.M. Rosenberg & V.H. Resh (eds). Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Chapman and Hall, NY.

Rustigian, H.L., M.V. Santelmann & N.H. Schumaker. 2003. Assessing the potential impacts of alternative landscape designs on amphibian population dynamics. Landscape Ecology 18: 65-81.

Salas, M. & D. Dudgeon. 2003. Life histories, production dynamics and resource utilisation of mayflies (Ephemeroptera) in two tropical Asian forest streams. Freshwater Biology 48: 485-499.

Salles, F.F. & C.M. Polegatto. 2008. Two new species of *Baetodes* Needham & Murphy (Ephemeroptera: Baetidae) from Brazil. Zootaxa 1851: 43-50.

Springer, M. 2008. Aquatic biodiversity of Costa Rica: Insecta. State of knowledge. Rev. Biol. Trop. 56 (Suppl). Accepted.

Sweeney, B.W. 1984. Factors influencing life history patterns of aquatic insects, p. 56-100. *In* V.H. Resh & D.M. Rosenberg (eds.). The Ecology of Aquatic Insects. Praeger Scientific Publishers. New York.

Sweeney, B.W., J.K. Jackson & D.H. Funk. 1995. Semivoltinism, seasonal emergence, and adult size variation in a tropical stream mayfly (*Euthyplocia hecuba*). J.N. Am. Benthol. Soc. 14: 131-146.

Sweeney, B.W. & R.L. Vannote. 1984. Influence of food quality and temperature on life history characteristics of the parthenogenetic mayfly, *Cloeon triangulifer*. Freshwater Biology 14: 621-630.

Wolda, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. American Midland Naturalist 112: 1017-1045.

Wolda, H. 1983. 'Long-term' stability of tropical insect populations. Res. Pop. Ecol. 3: 112-126.

Wolda, H. & F.W. Fisk. 1981. Seasonality of tropical insects. II. Blattaria in Panama. J. Anim. Ecol. 50: 827-838.

Wolda, H. & R.W. Flowers. 1985. Seasonality and diversity of mayfly adults (Ephemeroptera) in a "nonseasonal" tropical environment. Biotropica 17: 330-335.

Wolda, H. & P. Galindo. 1981. Population fluctuations of mosquitoes in the nonseasonal tropics. Ecol. Entomol. 6: 99-106.

Yunjun, Y. & L. Xiaoyu. 2007. Life history, secondary production and trophic basis of two dominant mayflies in a subtropical stream of China. Chinese Journal of Oceanology and Limnology 25(1): 106-115.

Zúñiga, M.C., C. Molineri & E. Domínguez. 2004. El orden Ephemeroptera (Insecta) en Colombia, p. 17-42. *In* F. Fernández, M.G. Andrade & G.D. Amat (eds.). Insectos de Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.