

EPHEMEROPTERA



CAPÍTULO 4

Ephemeroptera

R.W. Flowers¹ & C. De la Rosa²

1. Florida A&M University; rflowers7@earthlink.net

2. Catalina Island Conservancy, California; carlosdelarosa@gmail.com

INTRODUCCIÓN

El orden de los efemerópteros (efímeras) es un grupo de frágiles insectos exclusivamente acuáticos y relativamente primitivos. Presentan una característica única entre los insectos, la de poseer un estadio terrestre volador (el “sub-imago”) previo al del adulto sexualmente maduro. Las efímeras forman una parte importante de las cadenas alimenticias en ríos y arroyos (como alimento para otros organismos acuáticos, procesadores de materia orgánica y como herbívoros), y son elementos importantes en la transferencia de energía dentro del sistema acuático. Las ninfas se encuentran en casi todo tipo de cuerpos de agua, aunque en mayor abundancia y diversidad en ríos y arroyos de fondos rocosos. Los adultos viven desde unas pocas horas hasta algunos días, por lo que se hace difícil encontrarlos en la naturaleza, aunque se pueden atraer a luces puestas cerca de los ríos, en especial durante el amanecer y anochecer (crepúsculo).

HISTORIA NATURAL

Ciclo de vida: Los efemerópteros poseen metamorfosis incompleta (hemimetábolos). Las hembras adultas ponen los huevos directamente en el agua, ya sea en la superficie o debajo del agua, a veces muriendo en el proceso. El estadio inmaduro (ninfa) puede durar desde unas pocas

semanas hasta un año o más en su desarrollo. El número de mudas varía entre las especies, aún dentro de la misma especie, dependiendo de las condiciones ambientales. En estudios sobre especies en los Estados Unidos, se registran desde 12 hasta 45 mudas en la etapa ninfal (Edmunds & Waltz 1966). El estadio de la ninfa es el único momento en la vida en que la efímera se alimenta. La transición de ninfa madura a subimago es el momento más delicado y peligroso en la vida de las efímeras. Las ninfas pueden nadar hacia la superficie, flotar o caminar fuera del agua para que emerja el subimago, o éste puede emerger bajo el agua, nadar hacia la superficie y volar hacia algún sitio de descanso en la vegetación circundante. Una vez fuera del agua, el subimago se reconoce por sus alas de color blancuzco (Figs. 85, 89) y puede permanecer en este estado hasta por dos días. El subimago muda una vez más, convirtiéndose en adulto (también llamado “imago”), el cual desarrolla los órganos sexuales y otros caracteres (como por ejemplo, las alas cristalinas y transparentes). En Costa Rica, los subimagos de algunas especies de *Baetodes* y *Camelobaetidius* tardan cerca de 10 horas en mudar para alcanzar la etapa adulta, que dura un promedio de tres días en el laboratorio. La reproducción en estas especies ocurre durante todo el año, con hembras poniendo entre 400 y 1 000 huevos en promedio cada una (Vásquez *et al.* 2009) (Fig. 90). Los machos adultos de algunas especies forman enjambres a través de los cuales

vuelan las hembras para aparearse. En muchas especies (en especial de las familias Baetidae y Leptophlebiidae) los machos poseen ojos altamente desarrollados para reconocer visualmente a las hembras (Figs. 86-89), los cuales se pueden apreciar inclusive en las ninfas maduras.

Alimentación: Las ninfas son generalmente raspadoras o recolectoras, alimentándose de una variedad de algas y detritus. La mayoría viven en la superficie de piedras, arena o barro; sin embargo, las ninfas de las familias Ephemeridae y Polymitarcyidae excavan madrigueras en forma de “U” en las orillas de charcos y arroyos, ondulan sus branquias para producir corrientes dentro de las madrigueras y filtran partículas con las patas delanteras. En algunas pocas especies, las ninfas son depredadores (por ejemplo, *Spinadis* y algunos Siphonuridae), pero hasta ahora ninguna de éstas se ha reportado para Costa Rica. Ni los subimago, ni los adultos pueden comer: carecen de una boca y piezas bucales funcionales.

Comportamiento: Muchas ninfas forman parte de la deriva o “drift” de los ríos, en muchos casos como parte de un comportamiento defensivo, de dispersión o una consecuencia de actividades de alimentación (deriva accidental). También, la contaminación u otro cambio no favorable en la calidad del agua en un río pueden causar que las efímeras y otros insectos acuáticos entren a la deriva buscando condiciones más adecuadas. Los enjambres de adultos apareándose pueden ser observados en algunas especies en horas crepusculares, aún bajo aguaceros bastante fuertes.

Adaptaciones a la vida acuática: Las ninfas de los efemerópteros son de respiración hidropnéustica, más que nada por medio de branquias (agallas) externas. Sin embargo, en los Baetidae y otras especies pequeñas de aguas bien oxigenadas, la mayor parte de la respiración ocurre a través de la piel de la ninfa. En algunas especies, las branquias también sirven para crear corrientes de agua en sus madrigueras, como accesorios de agarre

en las rocas o como estructuras osmoregulatorias (para el intercambio de sales). Muchas ninfas poseen adaptaciones para la vida en aguas rápidas, tales como cuerpos comprimidos dorsoventralmente (Heptageniidae, algunas Leptophlebiidae) y garras bien desarrolladas en las patas (algunas Baetidae) para agarrarse a la superficie de las rocas. De hecho, las ninfas de los géneros *Mayobaetis* y *Moribaetis* (Baetidae) pueden salir del agua y caminar o arrastrarse en las zonas húmedas de piedras y rocas donde salpica el agua (Fig. 92). Otras especies, como algunas de la familia Baetidae y del género *Terpides* en Leptophlebiidae, son buenos nadadores, de cuerpos esbeltos y parecidos a pececillos.

IMPORTANCIA

El orden Ephemeroptera ha sido considerado por muchos autores como uno de los órdenes más sensibles a la contaminación del agua, junto con Plecoptera y Trichoptera (“EPT” taxa). Sin embargo, dentro del orden, los diferentes géneros muestran una gran variedad de tolerancias a las condiciones ambientales. Por ejemplo, en los Heptageniidae, el género *Epeorus* está limitado a las aguas rápidas, limpias y bien oxigenadas, pero el género *Stenonema* puede encontrarse en ríos tibios, lentos y con alguna contaminación. En las familias Baetidae, Caenidae y Leptohyphidae, se encuentran tolerancias amplias a la temperatura y, hasta cierto punto, a la contaminación. Sin embargo, ninguna especie de Ephemeroptera puede sobrevivir niveles altos de contaminación, como, por ejemplo en el Río Tárcoles o el Río Virilla, después de pasar por el Valle Central.

TAXONOMÍA

La fauna global del orden Ephemeroptera comprende en la actualidad más de 3 000 especies descritas en 42 familias y más de 400 géneros; la región neotropical tiene la mayor diversidad de géneros (Barber-James *et al.*

2008). En Centroamérica se han reportado alrededor de 140 especies, de las cuales un poco más de 80 se encuentran en Costa Rica.

La última guía para los géneros centroamericanos de efemerópteros fue publicada por Flowers en 1992 para los géneros conocidos de Panamá. Sin embargo, el libro reciente *Ephemeroptera of South America* (Dominguez *et al.* 2006) actualizó muchos cambios en la taxonomía de los géneros que se encuentran en América Central, por lo que seguimos el sistema taxonómico de ese trabajo, excepto en los casos mencionados abajo.

El género *Isonychia* (que no se encuentra en América del Sur) ahora se encuentra en su propia familia, Isonychiidae. En trabajos anteriores, este género fue colocado en la familia Oligoneuriidae.

En Leptohiphidae, investigadores de Argentina y Europa han encontrado varios géneros delimitados por grandes diferencias en la genitalia de los machos (Hofmann *et al.* 1999, Domínguez y C. Molineri, com. pers.) y se ha incluido a *Asioplax* y *Epiphrales* en el género *Tricorythodes*, basado en estudios moleculares. Un resumen de la taxonomía reciente se encuentra en Domínguez *et al.* (2006). Sin embargo, estudios que usan otros genes, sugieren que por lo menos *Asioplax* debe ser un género aparte. Debido a que *Asioplax*, *Cabecar* y *Epiphrales* tienen ninfas distintas, los separamos en esta clave.

En la familia Baetidae, el género *Baetis* en el sentido restringido de McCafferty y Waltz (1990) no aparece en Domínguez *et al.* (2006); en Costa Rica tenemos dos especies que pertenecen a este género.

Aunque hay bastante progreso en la clasificación genérica de Ephemeroptera de América Central, aún no ha ocurrido a nivel de clasificación específica y todavía no es posible identificar las especies en la mayoría de géneros, especialmente en aquellos con muchas especies, como *Thraulodes*, *Leptophyphes* o *Tricorythodes*. Una causa de este problema son los trabajos antiguos realizados por entomólogos del "Primer Mundo" que incluyen descripciones basadas en pocos especímenes

de localidades limitadas. Sin embargo, en años recientes el conocimiento del orden Ephemeroptera en América Latina ha mejorado gracias a nuevos estudios de entomólogos de varias partes de América Central y del Sur. También, el aumento de proyectos sobre inventarios de biodiversidad ha brindado mucho material nuevo y de alta calidad al mundo científico, lo que resulta en la descripción de nuevos géneros y especies (Ávila & Flowers 2005, 2006a,b; Baumgardner 2007, Baumgardner & Ávila 2006, Baumgardner *et al.* 2006).

Las claves que se presentan a continuación están basadas en Flowers 1992 junto con los cambios arriba mencionados. Una lista de las especies de efímeras reportadas en los diferentes países de Norte- y Centroamérica se encuentra en la página de Internet "Mayfly Central" (<http://www.entm.purdue.edu/mayfly/index.php>).

RECOLECCIÓN Y PRESERVACIÓN DE ESPECÍMENES

Las ninfas se pueden recolectar directamente de las rocas o en materia orgánica sumergida (hojarasca, raíces, madera, etc.) en donde se encuentran adheridas, o revolviendo el fondo de los rápidos en frente de una malla fina. Los especímenes deben ser preservados en alcohol al 70%, teniendo cuidado de no agitar mucho las muestras, pues las branquias y las patas (que poseen muchos caracteres diagnósticos) se desprenden con facilidad. En estudios a nivel de especie es muy importante criar adultos y asociarlos con las ninfas de cada especie. Esto se puede realizar mediante la crianza de ninfas maduras en el laboratorio o bien en vasitos individuales, con ventanitas de malla, en su propio hábitat (ver capítulo 2 "Métodos de Recolección"). Una vez emergido el subimago, se coloca en vasitos de papel o plástico con una ramita o pedazo de graminia adentro y se dejan en reposo uno o dos días, para que los órganos reproductores y otras estructuras diagnósticas se endurezcan completamente. Los especímenes adultos también se preservan en alcohol al 70%, junto con la

exuvia de la ninfa. La exuvia del subimago no tiene valor taxonómico. Edmunds *et al.* (1976) tienen una discusión extensiva de los métodos de recolección y crianza de las efímeras.

MORFOLOGÍA EXTERNA DE LAS NINFAS MADURAS

(Figs. 1, 2)

Cabeza: La forma de la cabeza y las diversas proyecciones que poseen son de valor taxonómico y se usan en la clave de familias. Las partes bucales que, necesitan cierto grado de disección para poder observarlas, son también

diagnósticas, aunque generalmente a nivel de género o especie.

Torax: Los patrones de coloración del tórax y de las cubiertas de las alas (“pterotecas”; evidentes solamente en ninfas maduras o casi maduras en el mesotórax y metatórax) son de valor taxonómico. Cada segmento torácico posee un par de patas que en algunos géneros están modificadas para filtrar, excavar, limpiarse, proteger las agallas o sujetarse al sustrato.

Abdomen: Todos los efemerópteros tienen 10 segmentos abdominales, aunque

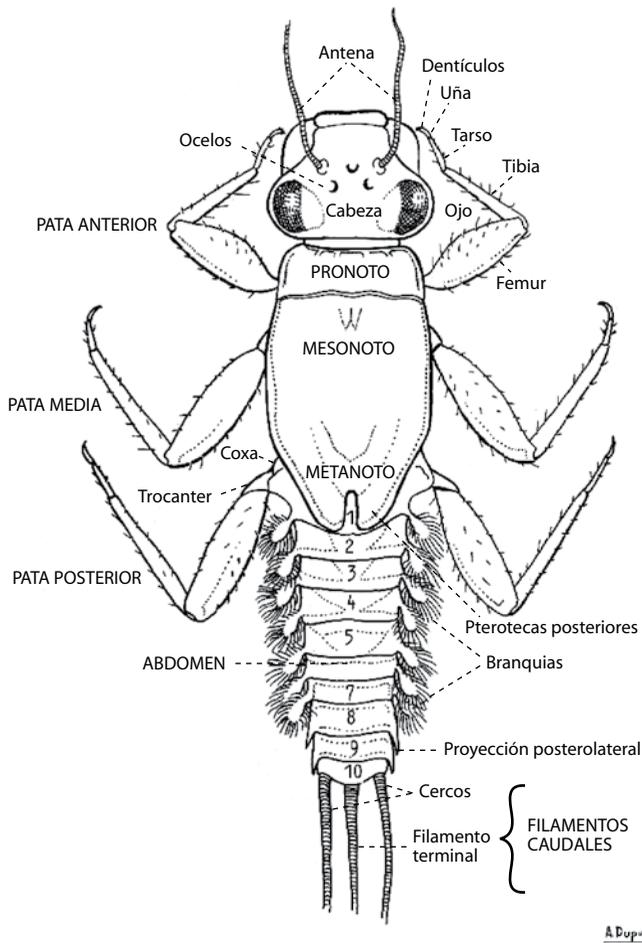


Fig. 1. Vista general de una ninfa de Ephemeroptera. (Fig. de Dominguez *et al.* 1992)

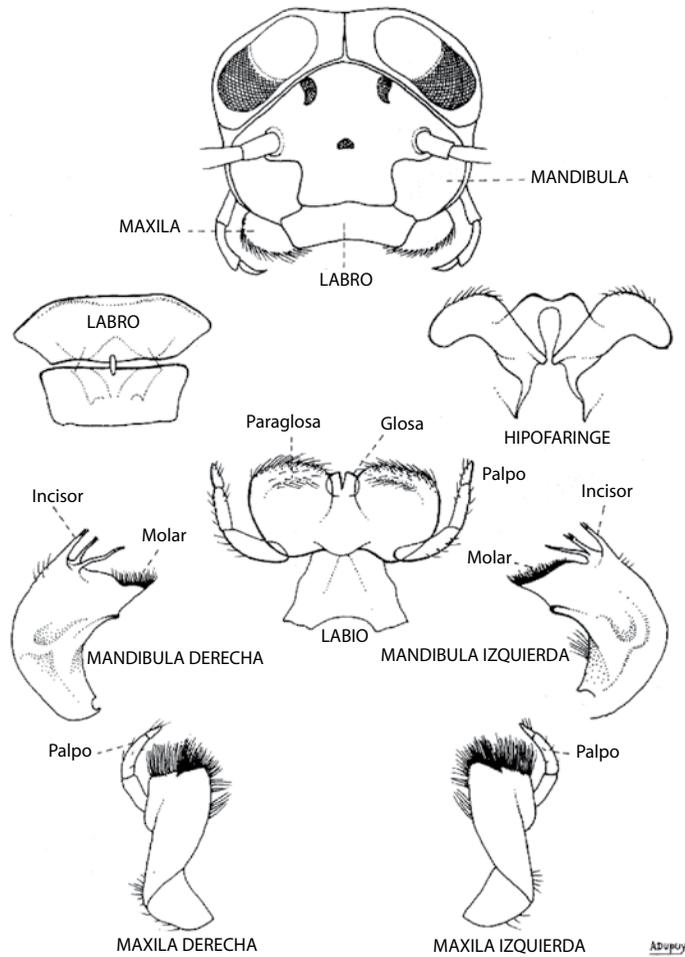


Fig. 2. Esquema del aparato bucal de una ninfa de Ephemeroptera. (Fig. de Dominguez *et al.* 1992)

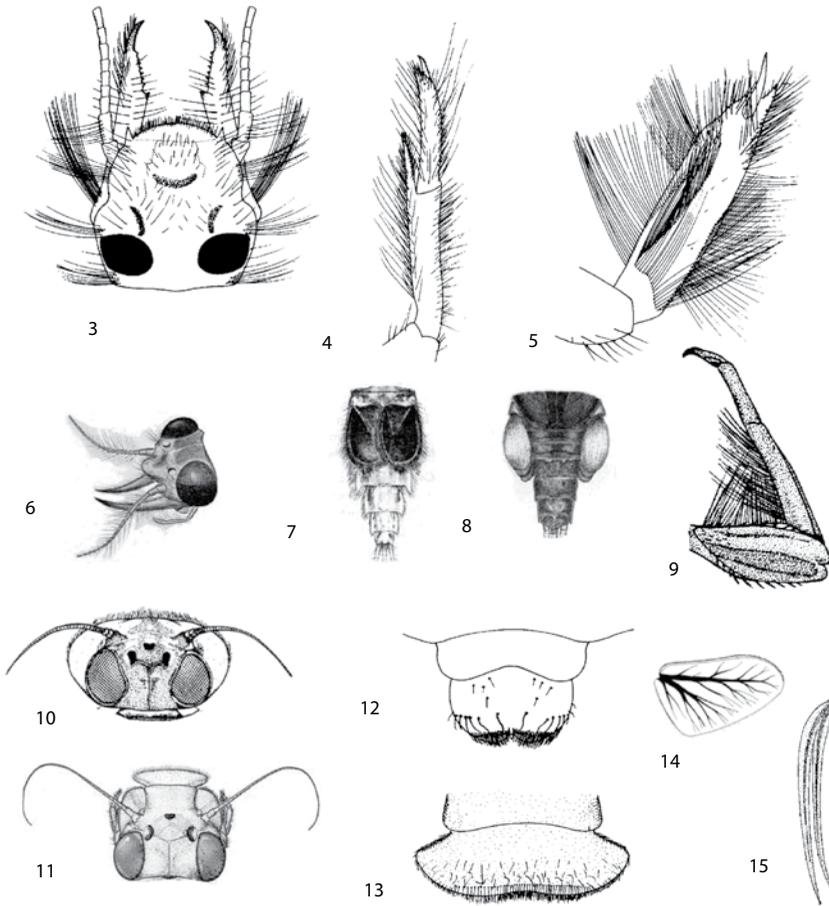
algunos pueden estar ocultos o reducidos. Las branquias están siempre en el abdomen, pueden tener posiciones ventrales, laterales o dorsales. El número asignado a un par de branquias (por ejemplo branquia III) se refiere a las que se encuentran en el tercer

segmento abdominal, aunque los otros segmentos no tengan branquias. La mayoría de las especies poseen tres filamentos caudales (el filamento terminal y dos cercos), aunque en algunas, el filamento terminal está sumamente reducido o ausente.

Clave para las ninfas maduras de las familias de Ephemeroptera de Costa Rica

R.W. Flowers, M. Springer y C. de la Rosa

- 1 Mandíbulas con colmillos largos (Fig. 3); las ninfas pueden ser muy grandes2
- 1' Mandíbulas sin colmillos largos; tamaño variable4



Figs. 3-15. Estructuras de ninfas de efímeras. 3. Vista dorsal de la cabeza de *Campsurus* sp. 4. Tibia delantera y tarso de *Euthyplocia* sp. 5. Tibia delantera y tarso de *Campsurus* sp. 6. Cabeza de *Hexagenia* sp. 7. Vista dorsal del abdomen de *Caenis* sp. 8. Vista dorsal del abdomen de *Leptohyphes* sp. 9. Pata delantera de *Lachlania* sp. 10. Cabeza de *Epeorus metlacensis*. 11. Cabeza de *Thraulodes* sp. 12. Clípeo y labro de *Camelobaetidius* sp. 13. Clípeo y labro de *Thraulodes* sp. 14. Branquia IV de *Moribaetis maculipennis*. 15. Branquia de *Farrodes* sp. (Fig. 6 de McCafferty 1975, Fig. 7 de Berner & Pescador 1988, Fig. 8 de Roldán 1988, Figs. 9 y 10 de Allen & Cohen 1977, Fig. 11 de Edmunds *et al.* 1976, otras figuras de Flowers 1992).

- 2(1) Tibia y tarso anteriores modificados para excavar (Fig. 5)3
- 2' Tibia y tarso anteriores no modificados así (Fig. 4) EUTHYPLOCIIDAE

- 3(2') Colmillos mandibulares curvados hacia arriba en la punta (Figs. 6, 40) EPHEMERIDAE
- 3' Colmillos mandibulares curvados hacia abajo en la punta (Figs. 81, 84)POLYMITARCYIDAE

- 4(1') Branquias abdominales operculares en el segmento 2, que cubren las branquias de los segmentos sucesivos (Figs. 7, 8)5
- 4' Branquias abdominales no como las descritas arriba6

- 5(4) Branquias operculares cuadradas, se encuentran en la línea media del abdomen (Fig. 7) CAENIDAE
- 5' Branquias operculares ovales o triangulares, no se encuentran en la línea media del abdomen (Fig. 8) LEPTOHYPHIDAE

6(4')	Patatas anteriores con una línea doble de setas largas a lo largo de la superficie interna (Fig. 9)	7
6'	Patatas anteriores no como las descritas arriba	8
7(6)	Tres filamentos caudales presentes; ninfas nadadoras (Fig. 42)	ISONYCHIIDAE
7'	Dos o tres filamentos caudales presentes; ninfas rastreadoras o con patas traseras modificadas para excavar (Fig. 64).	OLIGONEURIIDAE
8(6')	Cuerpo aplanado y cabeza en forma de disco cubriendo las partes bucales (Fig. 10).	HEPTAGENIIDAE
8'	Cuerpo no aplanado; o si es aplanado, entonces mandíbulas visibles desde arriba (Fig. 11)	9
9(8')	Branquias más o menos ovaladas, nunca terminando en una punta (Fig. 14); clípeo separado de la frente por una sutura clara (Fig. 12);	BAETIDAE
9'	Branquias abdominales terminando en una punta o filamento, a veces bifurcadas o con flecos (Fig. 15); clípeo fusionado con la frente (Fig. 13);	LEPTOPHLEBIIDAE

FAMILIA BAETIDAE

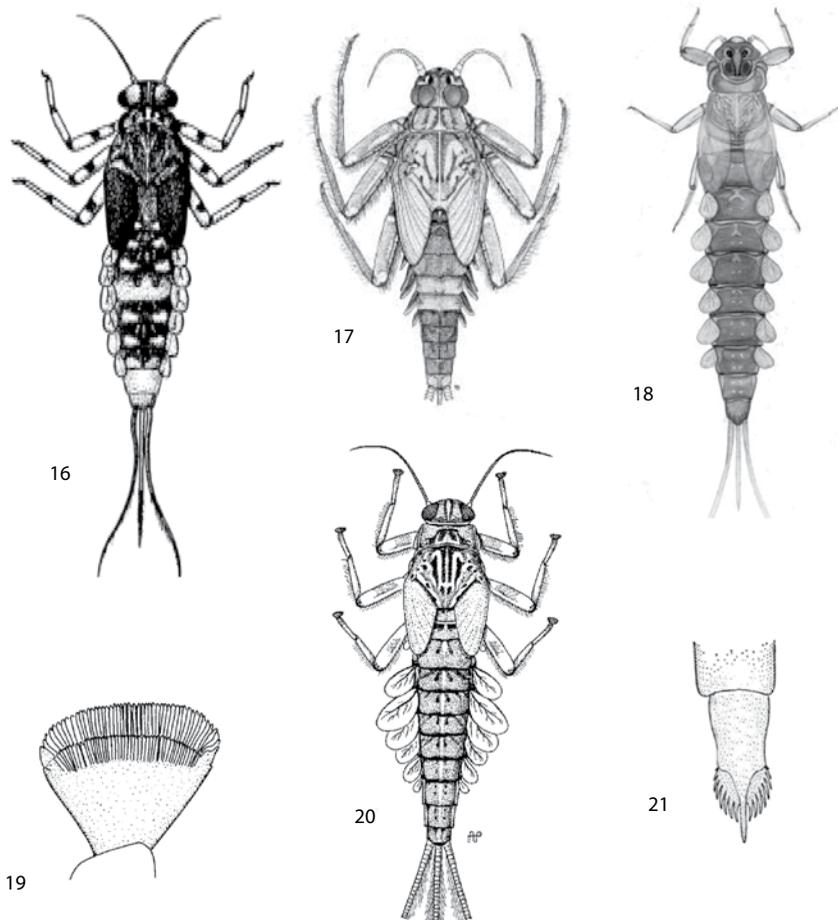
Los Baetidae son una familia grande y diversa en Costa Rica y otros países neotropicales. Son insectos de pequeño a mediano tamaño y las ninfas tienen cuerpos modificados para nadar (Figs. 16, 18, 20) o arrastrarse (Fig. 17). Hasta la fecha, 14 géneros son conocidos en Costa Rica, pero muchas especies aún no están descritas. Las venas intercalares en las alas de los adultos de Baetidae (Figs. 87, 88) distinguen a esta familia de las otras efímeras adultas en América Central. Las ninfas se pueden reconocer fácilmente por sus cuerpos delgados y branquias como láminas (Figs. 92, 93). Estas son variables, pero a menudo son láminas sencillas en los segmentos abdominales 1-7 o 2-7; el género común *Baetodes* tiene las branquias que se dirigen hacia abajo sobre los segmentos 1-5 (Figs. 17, 112). Algunas especies de la familia Leptophlebiidae se

parecen a Baetidae, aunque dichas especies tienen las branquias bifurcadas.

Las ninfas de Baetidae son abundantes en la mayoría de las quebradas y ríos no contaminados. En las quebradas torrentosas de América Central los géneros *Baetodes*, *Camelobaetidium* y *Moribaetis* son abundantes (Figs. 112, 115), se agarran a las piedras inclusive hasta en las corrientes muy rápidas o en las cascadas. Las ninfas de *Mayobaetis* y *Moribaetis*, son las más grandes de las Baetidae en América Central, hasta pueden salir del agua en la zona de salpicaduras (Fig. 95). En unas pocas especies, las hembras adultas se arrastran dentro del agua para pegar sus huevos a las piedras del fondo. El género *Callibaetis* es común en charcos y lagos, sobre todo con abundante vegetación acuática. Algunas especies de *Baetodes* y *Camelobaetidium* están entre los efímeros que pueden tolerar cierto grado de contaminación y alteración de su hábitat y localmente llegar a ser muy abundantes.

Clave para las ninfas maduras de los géneros de la familia Baetidae de Costa Rica

1	Branquias abdominales en segmentos 1 al 5 solamente; filamento terminal menos de un cuarto del largo de los cercos; tergitos abdominales con proyecciones o tubérculos dorsales (débiles o ausentes en algunas especies) (Figs. 17, 112)	<i>Baetodes</i>
1'	Branquias abdominales en segmentos 1 al 7 o 2 al 7	2
2(1')	Uñas tarsales espatuladas (Figs. 19, 20, 113)	<i>Camelobaetidium</i>
2.'	Uñas tarsales puntiagudas, con o sin denticulos ventrales	3
3(2')	Uñas tarsales con una fila de denticulos ventrales a cada lado de la uña principal (Fig.21); fémures delanteros y medianos con muchas setas largas en las caras anteriores	<i>Varipes</i>
3'	Denticulos ventrales, si están presentes, no como arriba (Figs. 23, 24); fémures con espinas cortas en las caras anteriores	4



Figs. 16-21. Estructuras de ninfas de Baetidae. 16. Ninfa de *Baetis flavistriga*. 17. Ninfa de *Baetodes adustus*. 18. Ninfa de *Mayobaetis* sp. 19. Uña de *Camelobaetidius* sp. 20. Ninfa de *Camelobaetidius kondratieffi*. 21. Vista dorsal de la uña de *Varipes* sp. (Fig. 16 de Morihara y McCafferty 1979, Fig. 17 de Cohen & Allen 1978, Fig. 18 de Roldán 1988, Fig. 20 de Lugo-Ortiz & McCafferty 1995a, Fig. 21 de Traver & Edmunds 1968).

- 4(3') Tibias con un abanico de setas largas y muy finas justo debajo de la articulación con el fémur (Fig. 29); (puede requerir montaje de una pata en lámina) **Cloeodes**
- 4' Tibias sin abanico de setas largas y finas **.5**

- 5(4') Uñas tarsales largas y delgadas; mandíbulas con los incisivos internos separados de los externos (Fig. 31); **.6**
- 5' Uñas tarsales más cortas y robustas (Fig. 23); mandíbulas con los incisivos internos parcial- o totalmente fusionados con los externos (Figs. 26, 30, 33); **.8**

- 6(5) Branquias simples, en forma de plato **.7**
- 6' Branquias en los segmentos abdominales anteriores con dos láminas. **Callibaetis**

- 7(6) Palpo labial con el segundo segmento expandido en su parte media (Fig. 22) **Paracloeodes**
- 7' Palpo labial con el tercer segmento cuadrado o ampliamente triangular, con espinas largas. **Apobaetis**

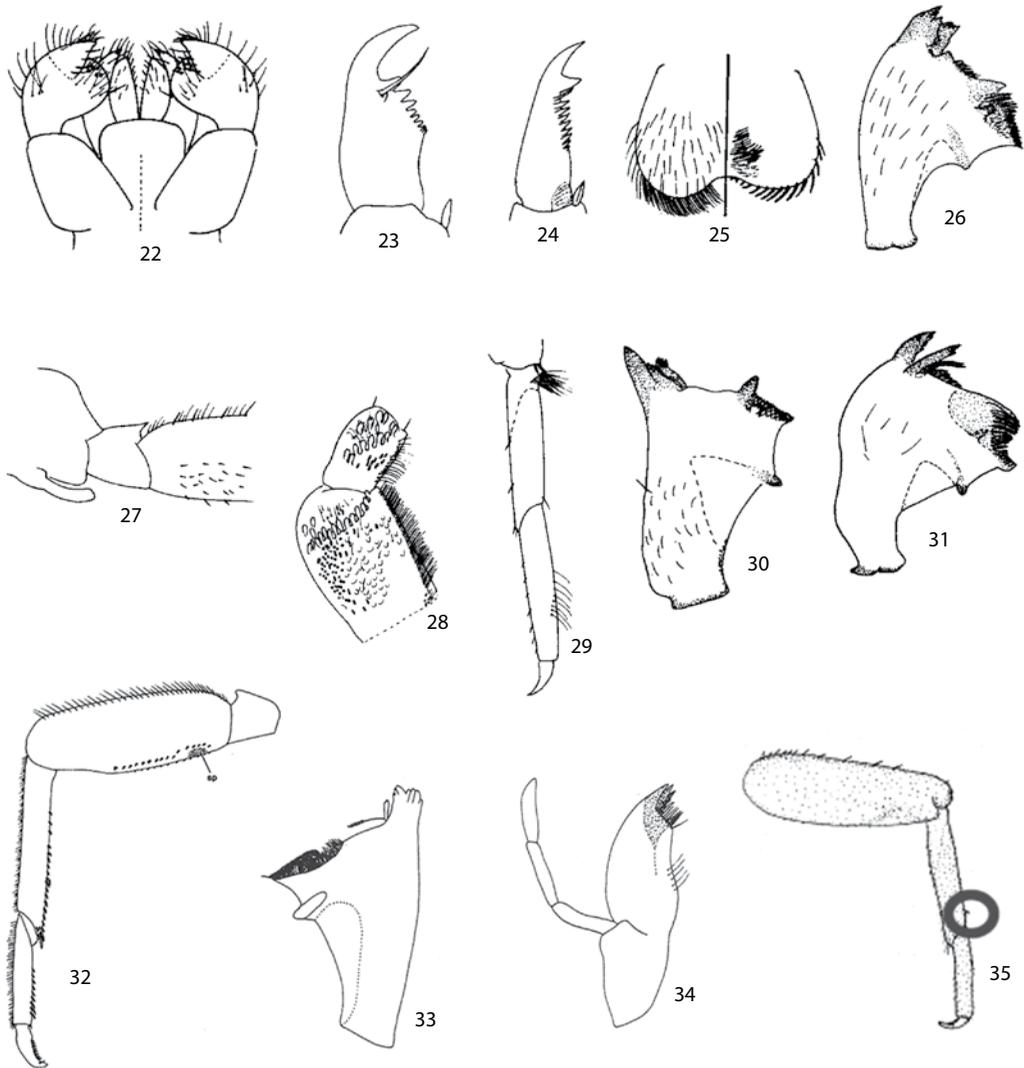
8(5')	Uña tarsal con un diente grande y con dentículos pequeños (Fig. 24); labro con una emarginación media ancha y con espinas fuertes en la cara ventral (Fig. 25)	<i>Guajirolus</i>
8'	Uña tarsal con dentículos pequeños solamente, a veces también con setas (Fig. 23); labro no como el descrito arriba	9
9(8')	Uñas tarsales con 1-5 setas en el margen lateral; pterotecas posteriores siempre presentes (aunque pueden ser muy pequeños); especies grandes, de 9 a 12mm;	10
9'	Uñas tarsales no como arriba; pterotecas posteriores presentes o ausentes; especies generalmente más pequeñas (aunque <i>Baetis</i> llega a aprox. 9mm)	12
10(9)	Branquias en segmentos abdominales 2-7.	<i>Lugoiops</i>
10'	Branquias en segmentos abdominales 1-7.	11
11(10')	Labro con área basal ensanchada; antena larga con escapo tubular; osmobraquias (branquias membranosas tubulares) presentes en el margen interno de la procoxa (Fig. 27)	<i>Moribaetis</i>
11'	Labro plano; escapo de la antena ancho y aplanado fuertemente, antenas cortas (Figs. 18, 28), osmobraquias ausentes	<i>Mayobaetis</i>
12(9')	Pterotecas posteriores y branquias en segmento abdominal 1 ausentes	<i>Americabaetis</i>
12'	Pterotecas posteriores generalmente presentes; segmento abdominal 1 con branquias	13
13(12')	Fémur delantero con un parche de setas pequeñas en la parte ventral cerca de la base (Fig. 32; requiere montaje en lámina)	<i>Baetis</i>
13'	Fémur delantero sin un parche ventral de setas.	14
14(13')	Palpo maxilar con tres segmentos largos; prosteca de la mandíbula derecha con una seta larga (Figs. 33, 34)	<i>Aturbina</i> (conocidos como adultos en Bocas del Toro, Panamá)
14'	Palpo maxilar aparentemente con dos segmentos; mandíbulas no como arriba.	15
15(14')	Tibia posterior con una seta corta pero gruesa cerca del ápice en el lado exterior (Fig. 35)	<i>Nanomis</i>
15'	Tibia posterior sin seta gruesa cerca del ápice	<i>Fallceon</i>

FAMILIA CAENIDAE

Los Caenidae están entre las efímeras más pequeñas. Las ninfas son pequeñas y robustas con patas delgadas y con el segundo par de branquias operculares cubriendo las branquias siguientes (Figs. 7, 36, 98). Las branquias operculares son casi cuadradas y se juntan en la mitad del cuerpo. Los Caenidae se parecen a los Leptohyphidae, aunque ésta última familia se distingue por sus branquias operculares ovales o triangulares y no se juntan en la mitad del cuerpo. De Costa Rica se conocen dos géneros, *Caenis* y *Latineosus*, pero no se sabe nada de su taxonomía a nivel de las especies. La subfamilia Brachycercinae, a la

que pertenece *Latineosus*, fue revisada a nivel mundial por Sun & McCafferty (2008).

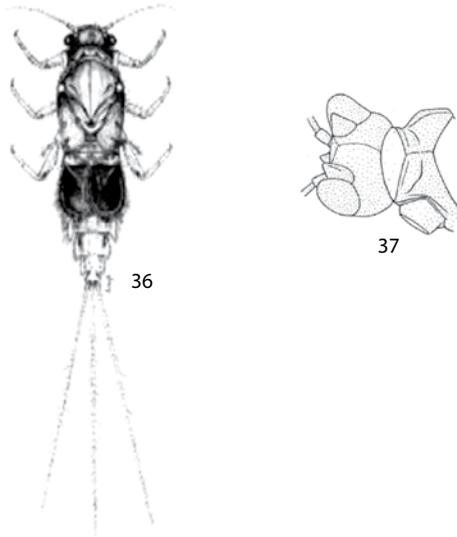
Los Caenidae se encuentran en todo tipo de agua dulce, desde charcas pequeñas hasta ríos grandes. Prefieren áreas de fango y vegetación, con poca o ninguna corriente. El género más común, *Caenis*, puede soportar un amplio rango de condiciones ambientales y puede vivir en aguas contaminadas y eutrofizadas, con altas temperaturas y bajos niveles de oxígeno, donde muchas otras efímeras no pueden sobrevivir. Los subimagos de *Caenis* mudan a adulto tan solo unos minutos después de haber emergido y su vida entera como adultos dura menos de cinco horas.



Figs. 22-35. Estructuras de ninfas de Baetidae. 22. Labio de *Paracloeodes* sp. 23. Uña de *Moribaetis maculipennis*. 24. Uña de *Guajirolus ektrapeloglossa*. 25. Labro de *Guajirolus ektrapeloglossa*: izq., dorsal; der., ventral. 26. Mandíbula izquierda de *Guajirolus ektrapeloglossa*. 27. Coxa delantera con osmobranquia de *Moribaetis maculipennis*. 28. Escapo de la antena de *Mayobaetis ellena*. 29. Tibia y tarso de *Cloeodes* sp. 30. Mandíbula izquierda de *Moribaetis maculopennis*. 31. Mandíbula izquierda de *Callibaetis* sp. 32. Pata delantera de *Baetis* sp., parche de sedas. 33. Mandíbula derecha de *Aturbina* sp. 34. Maxila de *Aturbina* sp. 35. Pata trasera de *Nanomis galera*. (Fig. 33 y 34 de Lugo-Ortiz & McCafferty 1996d, Fig. 35 de Lugo-Ortiz & McCafferty 1999, otras figuras de Flowers 1992).

Clave para las ninfas maduras de los géneros de la familia Caenidae de Costa Rica

- 1 Ocelos en pequeños tubérculos (Fig. 37); palpos maxilares y labiales de 2 segmentos (Brachycercinae) *Latineosus*
1 Cabeza sin tubérculos oclares (Fig. 36); palpos maxilares y labiales de 3 segmentos (Caeninae). *Caenis*



Figs. 36-37. Estructuras de ninfas de Caenidae. 36. Ninfa de *Caenis* sp. 37. Cabeza de *Latineosus colombiana*. (Fig. 36 de Berner & Pescador 1988; Fig. 37 de Sun & McCafferty 2008).

FAMILIA EPHEMERIDAE

Ephemeridae es una familia bastante numerosa en Norteamérica, pero muy escasa en Centro- y Suramérica. De Costa Rica se conoce solo el género *Hexagenia*, con dos especies. Las ninfas tienen mandíbulas con colmillos pequeños que se dirigen hacia arriba (Fig. 40) y poseen patas anteriores modificadas para excavar. Ephemeridae está relacionada con las familias Polymitarcyidae y Euthyplociidae; sin embargo, las ninfas se distinguen de estas familias por la forma y el tamaño de sus mandíbulas.

Las ninfas de Ephemeridae excavan madrigueras en el fondo fangoso de lagos, charcas y ríos. Las investigaciones de las especies norteamericanas han demostrado que las ninfas

construyen madrigueras en forma de “U” en las cuales se esconden y luego ondulan las branquias para producir una corriente, la cual trae agua fresca y oxigenada a sus madrigueras. Las ninfas se alimentan de barro del cual digieren las sustancias orgánicas. Los adultos aparecen al anochecer. En algunos lugares de Norteamérica, ellos emergen en tal cantidad que llegan a ser una molestia.

FAMILIA EUTHYPLOCIIDAE

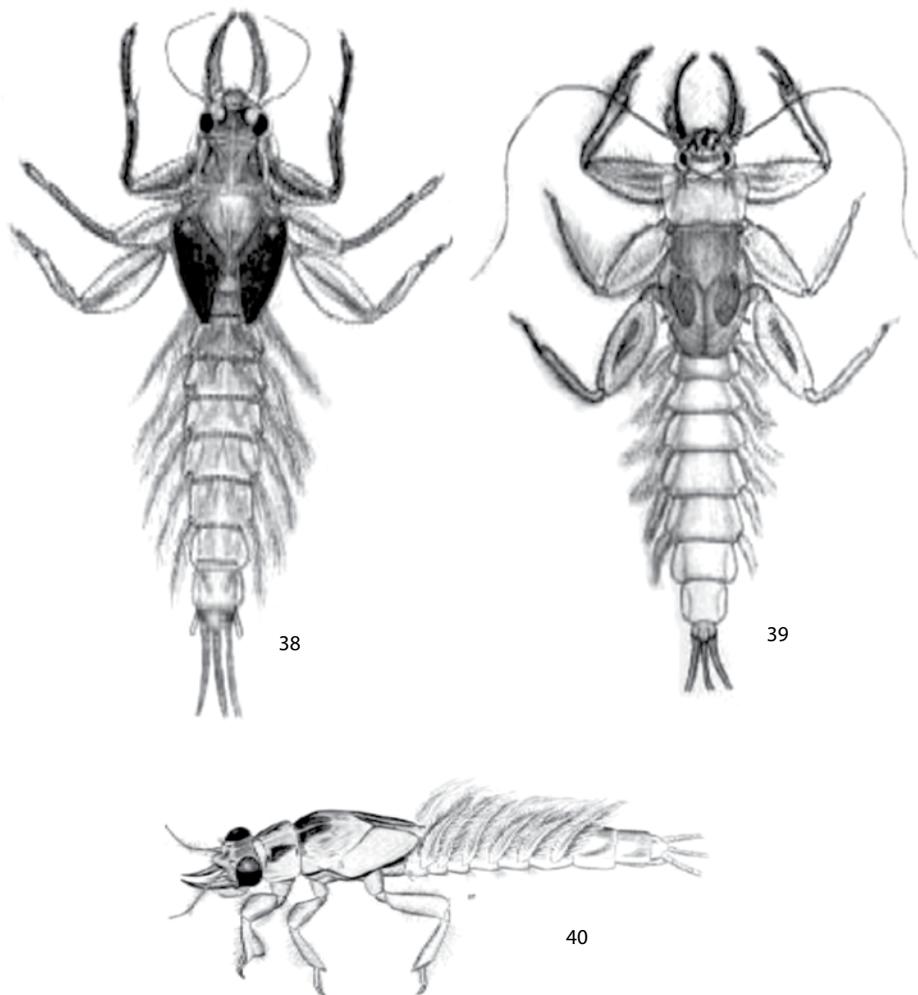
Las efímeras de esta familia son las más grandes de América Central. Las ninfas son llamativas y están entre las más grandes del medio ambiente dulceacuícola (Fig. 97). Sus mandíbulas tienen colmillos largos y delgados, los cuales están cubiertos por setas largas (Figs. 38, 39). Las patas son delgadas y no están modificadas para excavar. Las branquias de los segmentos abdominales 2-7 son bifurcadas y tienen márgenes con flecos; las del primer segmento están reducidas. En América Central existen únicamente dos especies: *Campylocia anceps* y *Euthyplocia hecuba*.

Los Euthyplociidae están relacionados con los Ephemeridae y Polymitarcyidae. Las patas desarrolladas distinguen los adultos de los Euthyplociidae de los Polymitarcyidae, y el color abdominal y el tamaño más grande distingue los Euthyplociidae de los Ephemeridae. Las ninfas de las tres familias tienen colmillos sobre sus mandíbulas; sin embargo, los colmillos de los Euthyplociidae son largos y delgados mientras que los colmillos de las otras dos familias son cortos y gruesos.

Las ninfas de los Euthyplociidae son bastante comunes en las quebradas y ríos de tierras bajas donde se arrastran por encima y debajo de las piedras; a diferencia de las otras dos familias no excavan madrigueras. Los adultos se encuentran alrededor de las luces al anochecer.

Clave para las ninfas maduras de los géneros de la familia Euthyplociidae de Costa Rica

- 1 Tibia anterior con una extensión apical de la mitad del largo del tarso anterior (Fig. 39).....*Euthyplocia*
 1' Tibia anterior con una extensión apical como máximo de un cuarto del largo del tarso anterior (Fig. 38)
*Campylocia*



Figs. 38-40. Ninfas de Euthyplociidae. 38. Ninfa de *Campylocia* sp. 39. Ninfa de *Euthyplocia hecuba*. 40. Ninfa de *Hexagenia limbata* (vista lateral). (Figs. 38 y 39 de Roldán 1988, Fig. 40 de McCafferty 1975).

FAMILIA HEPTAGENIIDAE

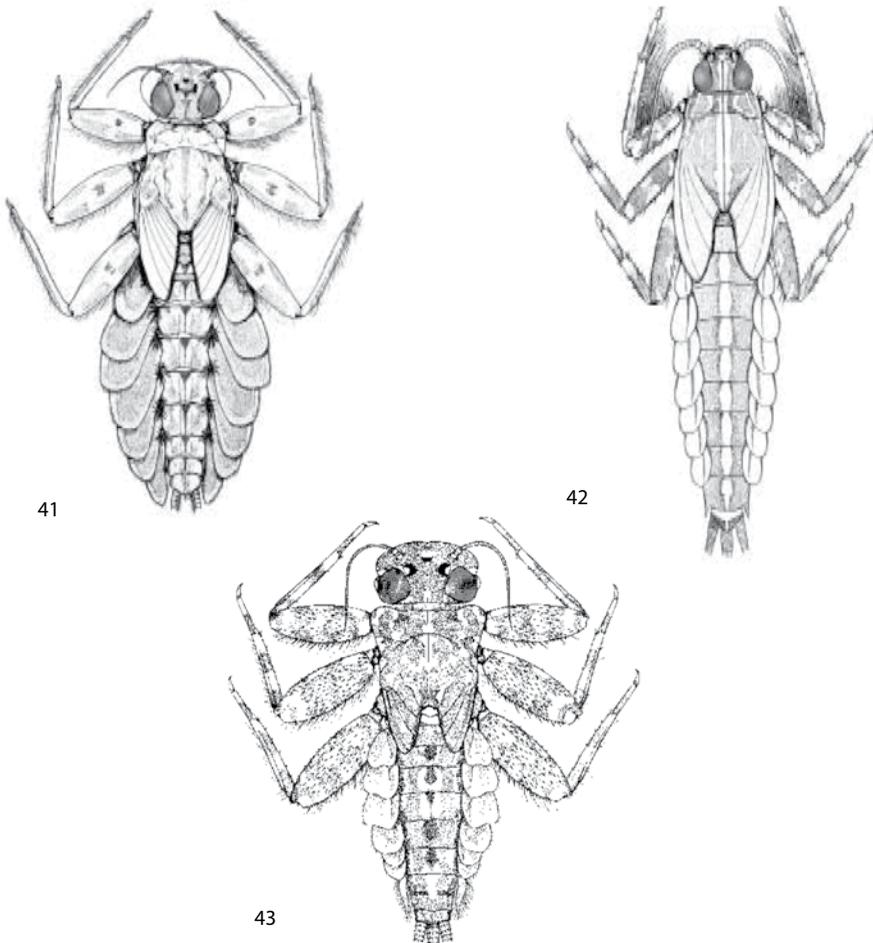
La familia Heptageniidae es común y diversa, está distribuida en todos los continentes salvo en América del Sur. En el Nuevo

Mundo, éste grupo de efímeras llega a su límite de distribución en el sur de Panamá. Las ninfas son aplanadas y están adaptadas para arrastrarse sobre y entre las piedras; se pueden reconocer debido a que la cápsula de la cabeza

es aplanada y en forma de disco, la cual esconde completamente las mandíbulas cuando se ve desde arriba (Figs. 10, 110, 111). En Costa Rica se conocen tres especies: *Maccaffertium mexicanum* (antes *Stenonema*) y dos especies del género *Epeorus*. Las ninfas de Heptageniidae se parecen en general a las ninfas repadoras de la familia Leptophlebiidae. Lo que las diferencia, es la cápsula de la cabeza de los Heptageniidae en forma de disco, la cual evita cualquier confusión con las que se le semejan. Debido a que esta familia es más diversa en

Norteamérica, hay que tomar en cuenta que pueden haber más géneros de los aquí presentados en los países al norte de América Central, como es el caso p.ej. de Guatemala, donde han sido reportados también los género *Rhithrogena* y *Ecdyonurus* (Mayfly Central 2010).

Los Heptageniidae son habitantes de las quebradas limpias con corrientes rápidas. Las ninfas de *Epeorus* viven en quebradas torrentosas de montaña mientras que las de *Maccaffertium* se encuentran en quebradas de elevaciones más bajas.



Figs. 41-43. Ninfas de Heptageniidae e Isonychiidae. 41. Ninfa de *Epeorus metlacensis*. 42. Ninfa de *Isonychia sicca*. 43. Ninfa de *Maccaffertium integrum*. (Figs. 41, 42 de Allen & Cohen 1977).

Clave para las ninfas maduras de los géneros de la familia Heptageniidae de Costa Rica

- 1 Dos filamentos caudales presentes (Fig. 41).....*Epeorus*
 1' Tres filamentos caudales presentes (Figs. 43, 110)..... *Maccaffertium*

FAMILIA ISONYCHIIDAE

La familia Isonychiidae en América Central contiene solo el género *Isonychia*. Las ninfas de *Isonychia* son nadadoras con forma de peces pequeños (Fig. 42) y se parecen a ninfas grandes de Baetidae. Están relacionadas con la familia Oligoneuriidae (Fig. 64), con la cual comparten la característica de poseer setas largas en las patas delanteras.

FAMILIA LEPTOHYPHIDAE

W. Flowers & C. Molineri

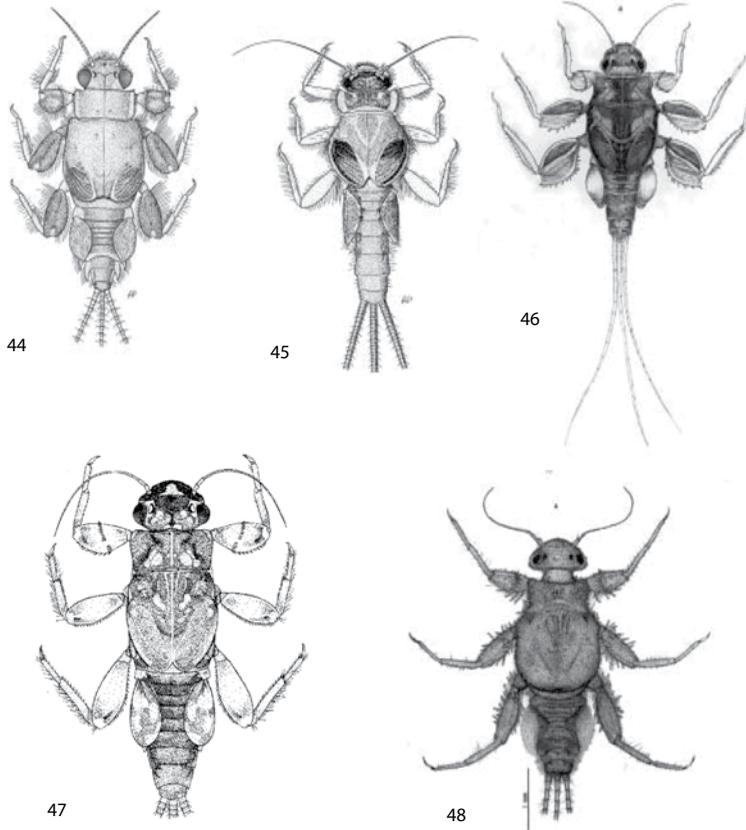
Las Leptohiphidae son efímeras diminutas (envergadura de menos de 20mm) muy abundantes en Costa Rica. Las ninfas son insectos pequeños y robustos con el segundo par de branquias operculadas (Figs. 8, 57-59, 99-104): este par es grande y oval o triangular, y no se juntan en la mitad del cuerpo. En Costa Rica se conocen nueve géneros y 19 especies, pero se han recolectado otras formas que no están descritas.

Las especies de Leptohiphidae se parecen a las de Caenidae, aunque estas últimas se distinguen por tener branquias operculadas casi cuadradas en las ninfas, las cuales se juntan en la mitad del cuerpo. También, a los adultos de Caenidae siempre les faltan las alas posteriores.

Las ninfas se encuentran en todo tipo de ríos y quebradas, incluyendo quebradas degradadas en áreas cultivadas. En algunos sitios, el género *Leptohiphes* es extremadamente abundante y miles de subimago pueden venir a la luz en una sola noche. Las hembras de muchas especies por lo visto nunca mudan a la fase de imago; al igual que las hembras de Polymitarcyidae, llevan a cabo su ciclo de vida como subimago. Las ninfas viven entre las piedras, hojarasca sumergida y vegetación acuática, en donde se refugian de las corrientes fuertes. Muchas veces se encuentran dentro del fango en el fondo de las quebradas, especialmente las ninfas de *Tricorythodes* (Fig. 94), las cuales pueden llegar a tolerar niveles relativamente altos de contaminación.

Clave para las ninfas maduras de los géneros de la familia Leptohiphidae de Costa Rica

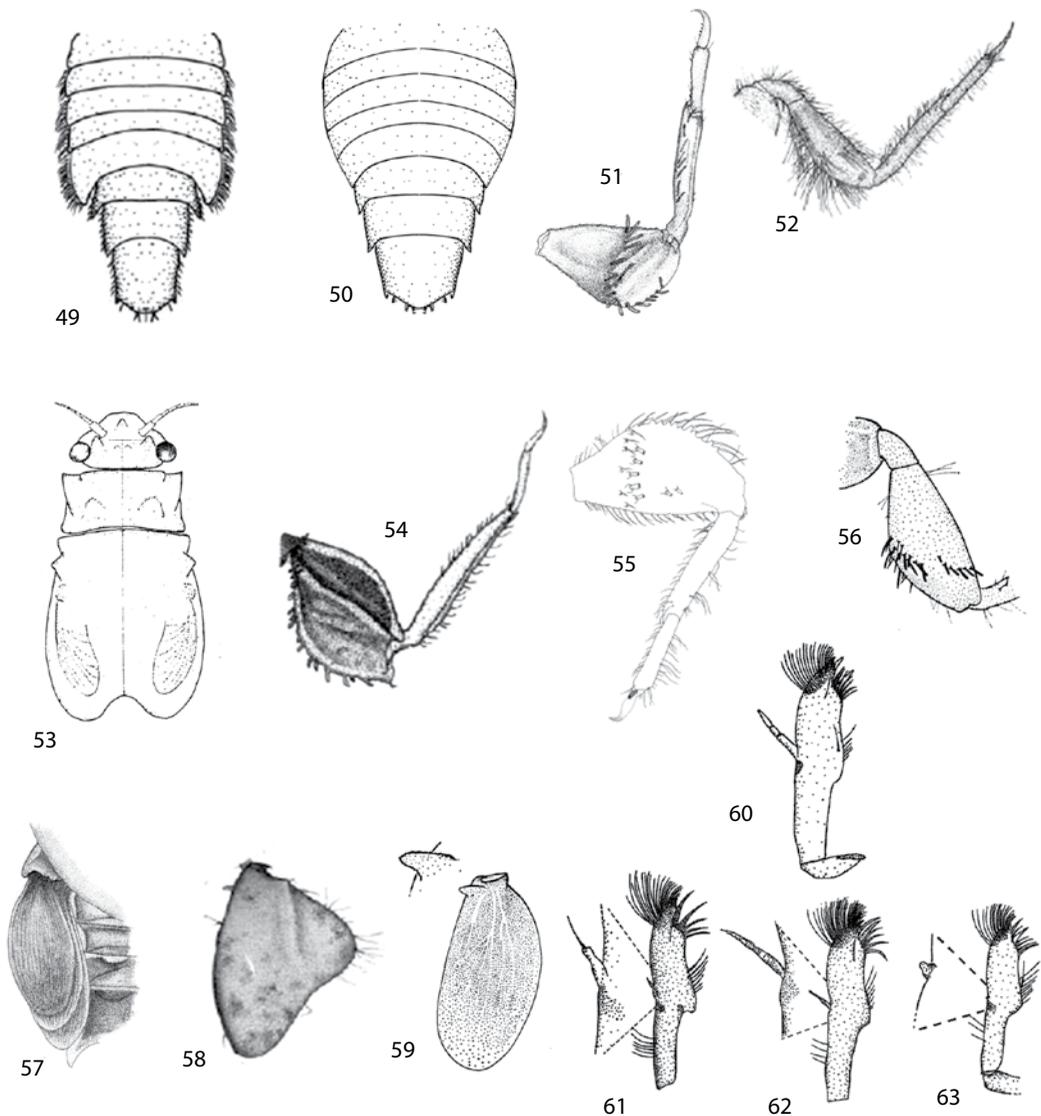
- 1 Fémur delantero con una hilera de espinas o setas gruesas en la superficie dorsal (Fig. 51); branquias operculares ovales (Fig. 57); esternitos de los segmentos abdominales 4-6 apenas más anchos que los de los segmentos 7-9; proyecciones laterales disminuyendo regularmente (Fig. 50)..... **6**
 1' Fémur con setas largas en la superficie dorsal (Fig. 52); branquias operculares triangulares (Fig. 58) u ovales; esternitos de los segmentos abdominales 4-6 claramente más anchos que los de los segmentos 7-9 (Fig. 49)..... **2**
- 2(1') Fémur anterior con espinas en la parte basal del borde ventral; cuerpo alargado; base del abdomen apenas o poco más ancha que el ápice (Fig. 45)..... *Haplohiphes*
 2' Fémur anterior sin espinas ventrales; cuerpo robusto; base del abdomen claramente más ancha que el ápice; branquias triangulares u ovales (Figs. 44, 46-8)..... **3**
- 3(2') Fémures poco anchos (Fig. 48)..... **4**
 3' Fémures muy anchos (Figs. 44, 55)..... **5**
- 4(3') Pterotorax con tubérculos bajos (Fig. 53), fémur anterior con setas robustas..... *Epiphraodes**
 4' Pterotorax sin tubérculos, fémur anterior con setas finas (Fig. 48)..... *Tricorythodes*



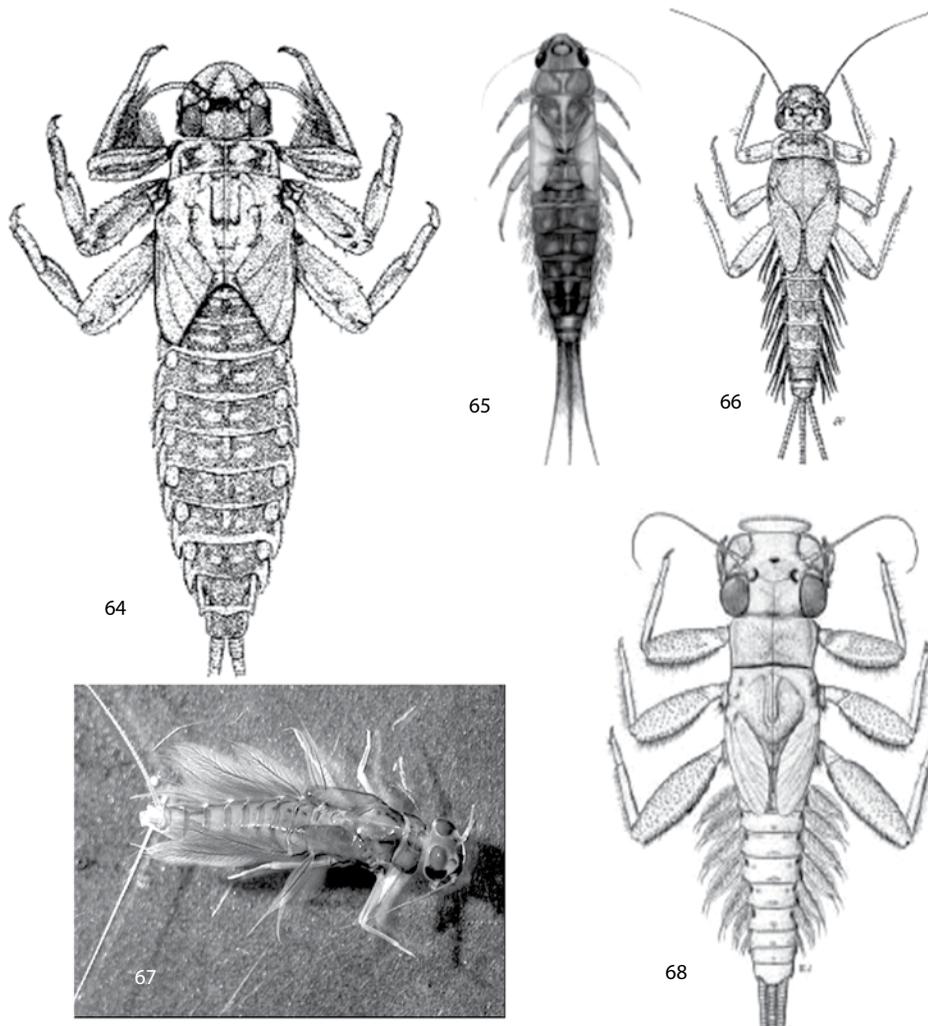
Figs. 44-48. Ninfas de Leptohiphidae. 44. Ninfa de *Asioplax curiosus*. 45. Ninfa de *Haplohyphes* sp. 46. Ninfa de *Leptohyphes* sp. 47. Ninfa de *Vacupernius packeri*. 48. Ninfa de *Tricorythodes* sp. (Figs. 44-45 de Lugo-Ortiz & McCafferty 1995b, Figs. 46 y 49 de Roldán 1988, Fig. 47 de Allen 1978).

- 5(3') Fémures anteriores con setas finas y largas alrededor de sus bordes (Fig. 44) *Asioplax**
- 5' Fémures anteriores llevando tubérculos con setas cortas y gruesas (Fig. 55) *Cabecar*
- 6(1') Fémures medios y posteriores con una costilla longitudinal elevada (Figs. 46, 54); branquia opercular con espina ventral (Fig. 59) *Leptohyphes*
- 6' Fémures medios y posteriores sin costilla longitudinal; branquia opercular sin espina *7*
- 7(6') Hilera transversal de setas cruzando el fémur delantero en el tercio apical (Fig. 56) *8*
- 7' Hilera transversal de setas cruzando el fémur delantero en el medio; branquias con tres manchas redondas y blancas (Fig. 47) *Vacupernius*
- 8(7') Cuerpo relativamente robusto; branquias operculares ovoides, pequeñas; palpo maxilar bisegmentado *Allenhyphes* (en parte)
- 8' Cuerpo relativamente alargado; palpo maxilar bi- o trisegmentado; branquias operculares ovoides a subcuadradas, relativamente grandes *9*
- 9(8') Palpo maxilar o muy reducido o con una seta apical (Figs. 61-63) *Traverhyphes*
- 9' Palpo maxilar trisegmentado y sin seta apical (Fig. 60) *Allenhyphes* (en parte)

* considerados como *Tricorythodes* por algunos investigadores.



Figs. 49-63. Estructuras de ninfas de Leptohiphidae. 49. Vista ventral del abdomen de *Tricorythodes* sp. 50. Vista ventral del abdomen de *Leptohiphes* sp. 51. Pata delantera de *Leptohiphes* sp. 52. Pata delantera de *Tricorythodes* sp. 53. Cabeza y tórax de *Epiphrates undatus*. 54. Pata trasera de *Leptohiphes* sp. 55. Femur delantero de *Cabecar serratus*. 56. Femur delantero de *Allenhyphes flinti*. 57. Branquias de *Leptohiphes* sp. 58. Branquia 2 de *Tricorythodes* sp. 59. Branquia 2 de *Leptohiphes* sp. 60. Maxilla *Allenhyphes* sp. 61-63. Maxillae *Traverhyphes* spp. (Figs. 51, 54, 57-58 de Roldán 1988, Fig. 52 de Allen 1967, Fig. 53 de Wiersema & McCafferty 2000, Figs. 56 y 59 de Allen 1973, Figs. 60-63 de Domínguez & Fernández 2009, otras figuras de Flowers 1992).

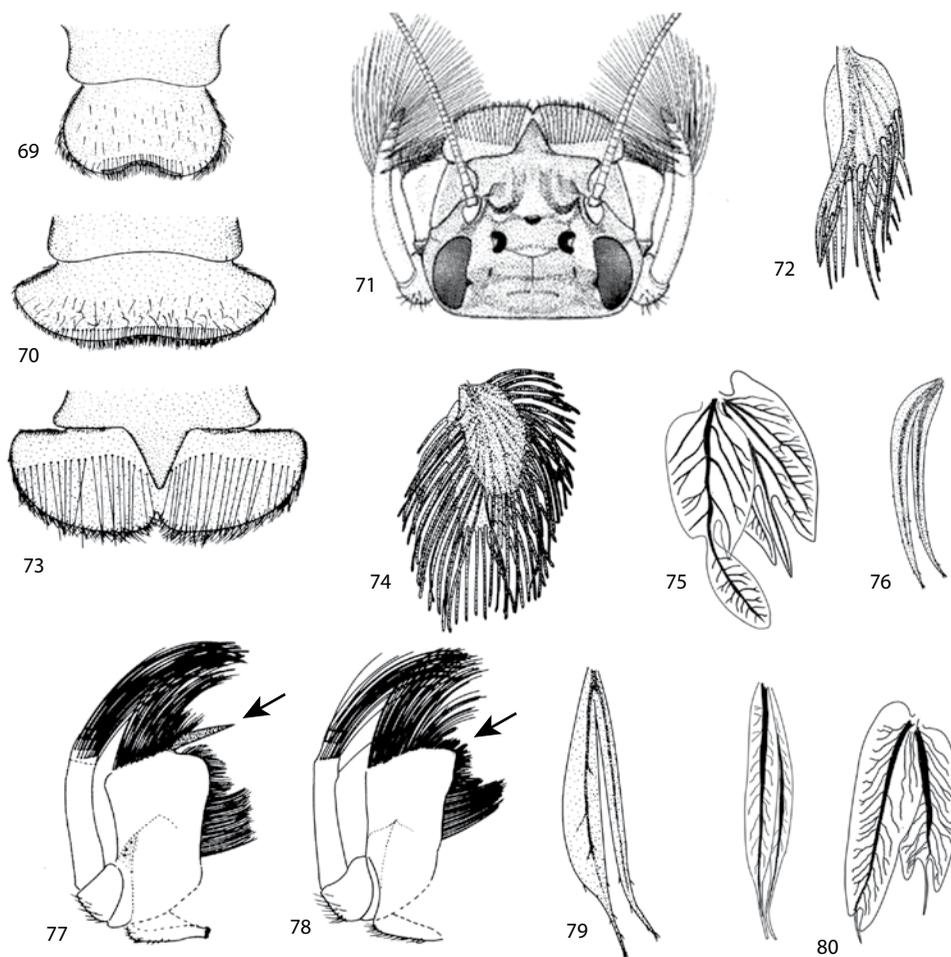


Figs. 64-68. Ninfas de Oligoneuriidae y Leptophlebiidae. 64. Ninfa de *Lachlania iops*. 65. Ninfa de *Terpides* sp. 66. Ninfa de *Farrodes* sp. 67. Ninfa de *Tikuna atramentum*. 68. Ninfa de *Thraulodes* sp. (Fig. 64 de Cohen & Allen 1977, Fig. 65 de Roldán 1988, Fig. 66 de Lugo-Ortiz & McCafferty 1996c; Fig. 67 de Savage *et al.* 2005, Fig. 68 de Edmunds *et al.* 1976).

FAMILIA LEPTOPHLEBIIDAE

La familia Leptophlebiidae es grande y diversa en los países neotropicales. Las ninfas tienen formas variables: las de *Thraulodes* son reptadoras (Figs. 68, 91), las de *Terpides* (Figs. 65, 109) nadadoras y se parecen a las de Baetidae, y las de *Traverella* son muy aplanadas (Fig. 105) y muchas veces tienen una proyección triangular en frente de la cabeza (Fig. 71). Las

branquias son muy variables (Figs. 72, 74-76, 79, 80). Se conocen diez géneros y 23 especies de Leptophlebiidae en Costa Rica, y muchas especies aún no están descritas. Las ninfas, debido a su diversidad de forma, no son siempre fáciles de distinguir de las ninfas de otras familias. Algunas se pueden confundir con ninfas de Heptageniidae, y otras con ninfas de Baetidae. Las ninfas de estas dos familias generalmente



Figs. 69-80. Estructuras de ninfas de Leptophlebiidae. 69. Labro de *Farrodes* sp. 70. Labro de *Thraulodes* sp. 71. Cabeza de *Traverella* sp. 72. Branquia de *Atopophlebia fortunensis*. 73. Labro de *Traverella* sp. 74. Branquia 4 de *Ulmeritoides* sp. 75. Branquia 4 de *Choroterpes mairena*. 76. Branquia 4 de *Farrodes* sp. 77. Maxila de *Hydrosmilodon primanus*. 78. Maxila de *Traverella* sp. 79. Branquia 4 de *Terpides*. 80. Branquia 1 (izq.) y 4 (der.) de *Tikuna atramentum*. (Figuras de Ávila & Flowers 2006a y Flowers 1992).

tienen las branquias simples, mientras que las branquias de los Leptophlebiidae son a menudo bifurcadas (Figs. 107-109).

Las ninfas de los Leptophlebiidae son comunes en quebradas y ríos de América Central. Las quebradas limpias tienen la diversidad más alta, aunque algunos géneros, como *Traverella*, se encuentran en ríos grandes llenos de sedimento

que pasan por áreas cultivadas. Las ninfas de *Tikuna* son más comunes en pozos con hojas y en quebradas temporales (Flowers & Ávila 2006, Savage *et al.* 2005). Los adultos (Figs. 85, 86, 89) se pueden recolectar cuando vuelan a las luces antes del amanecer o al anochecer. Al anochecer, muchas especies forman enjambres para aparearse mientras que otras lo hacen en la madrugada.

Clave para las ninfas maduras de los géneros de la familia Leptophlebiidae de Costa Rica

- 1 Labro >25% más ancho que la anchura del clípeo; línea de setas largas en el tercio basal del labro (Fig. 73)2
 1' Labro <25% más ancho que la anchura del clípeo o no más ancho que el clípeo (Fig. 69, 70); línea de setas en el labro, si está presente, cerca del margen apical.3
- 2(1) Maxila con un diente apical corto (Fig. 78); clípeo a menudo con una proyección triangular media (Fig. 71); branquias con flecos. *Traverella*
 2' Maxila con un diente apical muy largo (Fig. 77); clípeo sin una proyección media; branquias con un solo filamento apical *Hydrosmilodon*
- 3(2') Branquias con flecos (Fig. 72, 74).4
 3' Branquias sin flecos.5
- 4(3) Branquias con flecos a lo largo de todo el margen externo (Fig. 74). *Ulmeritoides*
 4' Branquias con flecos en un lado solamente (Fig. 72). *Atopophlebia*
- 5(3') Abdomen bien aplanado; cabeza hipognata (Fig. 67); base de los filamentos caudales con largas setas en sus márgenes internos (Fig. 65).6
 5' Cabeza prognata (Fig. 66, 68), abdomen un poco aplanado, filamentos caudales carecen de largas setas internas (Fig. 66)7
- 6(5) Branquias II-VI afinándose hacia el ápice (Figs. 79, 109) *Terpides*
 6' Branquias II-VI anchas con un filamento en el ápice (Fig. 80) *Tikuna*
- 7(5') Branquia I con un sólo filamento y diferente en forma que las siguientes branquias; branquias II-VI terminando en tres proyecciones (Fig. 75) *Choroerpes*
 7' Branquia I semejante en forma a las siguientes branquias8
- 8(7') Labro claramente más ancho que el clípeo (Fig. 70), formando un ángulo en los bordes laterales *Thraulodes*
 8' Labro apenas más ancho que el clípeo, bordes laterales redondeados (Fig. 69)9
- 9(8') Pterotecas posteriores ausentes (Fig. 96). *Hagenulopsis*
 9' Pterotecas posteriores presentes (Fig. 66). *Farrodes*

FAMILIA OLIGONEURIIDAE

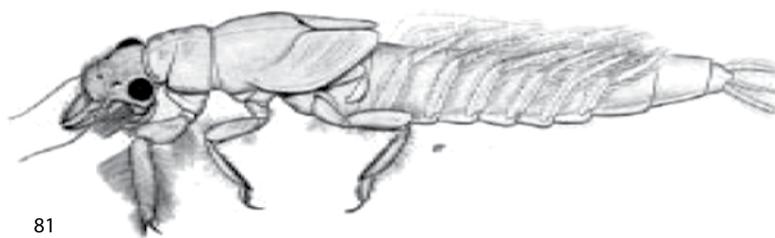
El único género conocido de Costa Rica, *Lachlania* (Fig. 64), tiene ninfas reptadoras lentas que se parecen a las de Heptageniidae, aunque el cuerpo de las ninfas de Oligoneuriidae no es tan aplanado. Las ninfas tienen una doble fila de setas largas sobre los bordes interiores de las patas anteriores (Fig. 9) y un mechón de

branquias filamentosas sobre cada maxila. Estas características distinguen las ninfas de Oligoneuriidae de otras efímeras costarricenses.

Las ninfas de *Lachlania* viven en ríos limpios y quebradas con corrientes rápidas, donde se arrastran entre las piedras en el fondo. Usan las setas largas sobre sus patas anteriores como redes para filtrar las partículas de alimento que trae la corriente.

Clave para las ninfas maduras de los géneros de la familia Oligoneuriidae de Costa Rica

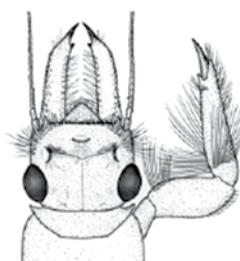
1. Dos filamentos caudales; ninfas reptadoras (Fig. 64) *Lachlania*
 1' Tres filamentos caudales; patas medias y posteriores modificadas para excavar. *Homoeoneuria*
 (conocido en Honduras y Guatemala)



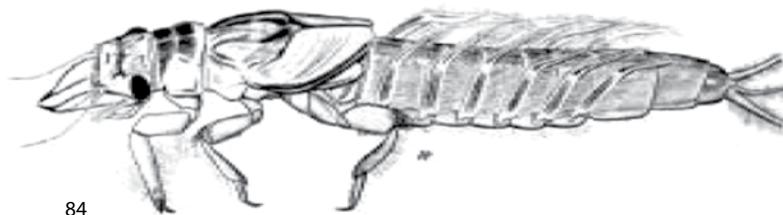
81



82



83



84

Figs. 81-84. Estructuras de ninfas de Polymitarcyidae. 81. Ninfa de *Campsurus decoloratus*. 82. Cabeza de *Campsurus* sp. 83. Cabeza de *Tortopus incertus*. 84. Ninfa de *Tortopus incertus*. (Figs. 81, 84 de McCafferty 1975, Fig. 83 de Edmunds et al. 1976).

FAMILIA POLYMITARCYIDAE

Los Polymitarcyidae son efímeras de tamaño mediano a grande. Las ninfas tienen mandíbulas con colmillos cortos que se dirigen hacia abajo, y las patas anteriores son fuertes y aplanadas con muchas setas largas (Figs. 81-84). Las branquias sobre los segmentos abdominales 2-7 son grandes y bifurcadas; las del primer segmento están reducidas. Dos géneros de Polymitarcyidae se encuentran en América Central, *Campsurus* y *Tortopus*. *Campsurus* es muy común y en la región Neotropical se han descrito muchas especies; *Tortopus* es relativamente escaso. Esta familia se parece a las efímeras de Euthyplociidae y Ephemeridae.

Las ninfas de las tres familias tienen colmillos sobre las mandíbulas; sin embargo, en Euthyplociidae los colmillos son largos y delgados mientras que en Polymitarcyidae y Ephemeridae, son cortos y gruesos. En Polymitarcyidae los ápices de los colmillos se dirigen hacia abajo, mientras que en Ephemeridae dichos ápices se dirigen hacia arriba.

Las ninfas de los Polymitarcyidae viven en madrigueras en forma de "U", las cuales excavan en las orillas de los ríos o las charcas. Dentro de sus madrigueras, las ninfas ondulan sus branquias para producir una corriente, la cual lleva agua fresca y partículas de alimento a la madriguera. Las ninfas filtran dichas partículas

del agua usando las setas largas de sus patas anteriores. A menudo se ven los adultos de *Campsurus* alrededor de las luces. Debido a

la falta de patas funcionales, estos adultos no pueden volver a despegar después de aterrizar en el suelo.

Clave para las ninfas maduras de los géneros de la familia Polymitarcyidae de Costa Rica

- 1 Colmillos mandibulares con un diente prominente cerca del ápice (Figs. 83, 84) *Tortopus*
 1' Colmillos mandibulares con un diente prominente cerca de la base (Figs. 81, 82) *Campsurus*

REFERENCIAS

Allen, R.K. 1967. New species of New World Leptohiphinae (Ephemeroptera: Tricorythidae) Canad. Entomol. 99: 350-375.

Allen, R.K. 1973. New species of *Leptohiphes* Eaton (Ephemeroptera: Tricorythidae). Pan Pacific Entomol. 49: 363-372.

Allen, R.K. 1978. The nymphs of North and Central American *Leptohiphes* (Ephemeroptera: Tricorythidae). Ann. Entomol. Soc. Amer. 71: 537-558.

Allen, R.K. & R.C. Brusca 1978. Generic revisions of mayfly nymphs II. *Thraulodes* in North and Central America (Leptophlebiidae). Canad. Entomol. 110: 413-433.

Allen, R.K. & S.D. Cohen. 1977. Mayflies (Ephemeroptera) of Mexico and Central America: new species, descriptions and records. Canad. Entomol. 109: 399-414.

Ávila-A., S. & R.W. Flowers. 2005. New species and records of *Ulmeritoides* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Costa Rica. Zootaxa 1010: 1-14.

Ávila-A., S. & R.W. Flowers. 2006a. Two new species of *Choroterpes* Eaton (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Costa Rica. Zootaxa 1245: 59-68.

Ávila-A., S. & R.W. Flowers. 2006b. Adult stages of two species of *Traverella* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Costa Rica. Entomol. News 117: 395-398.

Barber-James, H.M., J.L. Gattolliat, M. Sartori & M.D. Hubbard. 2008. Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater. Hydrobiologia 595: 339-350.

Baumgardner, D.E. 2007. New species of Leptohiphidae (Ephemeroptera) from Costa Rica. Proc. Entomol. Soc. Wash. 109: 416-426.

Baumgardner, D.E. & S. Ávila-A. 2006. *Cabecar serratus*, a new genus and species of Leptohiphid mayfly from Central America, and description of the imaginal stages of *Tricorythodes sordidus* Allen (Ephemeroptera: Leptohiphidae). Zootaxa 1187: 47-59.

Baumgardner, D.E., M.D. Meyer & W.P. McCafferty. 2006. A new species of *Asioplax* (Ephemeroptera: Leptohiphidae): A polytypic North and Central American species. Entomol. News 111: 49-59.

Berner, L. & M.L. Pescador. 1988. The mayflies of Florida. University of Florida, Gainesville, EEUU.

Cohen, S.D. & R.K. Allen. 1978. Generic revisions of mayfly nymphs III. *Baetodes* in North and Central America (Baetidae). J. Kansas Entomol. Soc. 51: 253-269.

Domínguez, E., M.D. Hubbard & W.L. Peters. 1992. Clave para ninfas y adultos de las familias y géneros de Ephemeroptera (Insecta) sudamericanos. Biología Acuática N° 16, Instituto de Limnología "Dr. Raul A. Ringuelet" (UNLP-CONICET) La Plata, Argentina.

Domínguez, E., C. Molineri & C. Nieto. 2009. Ephemeroptera, p. 55-93. In: D. Domínguez & H.R. Fernández (eds.) Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Fundación Miguel Lillo. Tucumán. Argentina.

Domínguez, E., C. Molineri, M.L. Pescador, M.D. Hubbard & C. Nieto. 2006. Ephemeroptera of South America, p. 1-646. In: J. Adis, J.R. Arias, G. Rueda-Delgado & K.M. Wantzen (eds.). Aquatic Biodiversity in Latin America (ALBA). Vol. 2. Pensoft, Sofia, Moscú, Rusia.

Edmunds, G.F. & R.K. Waltz. 1966. Ephemeroptera, p. 126-163. In: R.W. Merritt & K.W. Cummins (eds.). An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt, Dubuque, EEUU.

Edmunds, G.F., S.L. Jensen & L. Berner. 1976. The mayflies of North and Central America. University of Minnesota, Minneapolis, EEUU.

- Flowers, R.W. 1992. A review of the genera of mayflies of Panama, with a checklist of Panamanian and Costa Rican species. (Ephemeroptera), p.37-51. In D. Quintero & A. Aiello (eds.). Insects of Panama and Mesoamerica, Oxford University, Oxford, Inglaterra.
- Flowers, R.W. & S. Ávila-A. 2006. Biogeographical and ecological notes on the genus *Tikuna* Savage, Flowers and Porras (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Central and South America. Entomol. News 117: 133-138.
- Hofmann, C., M. Sartori & A. Thomas. 1999. Les Ephéméroptères (Ephemeroptera) de la Guadeloupe (petites Antilles françaises). Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles 20: 1-95.
- Kilgore, J.I. & R.K. Allen. 1973. Mayflies of the southwest: new species, descriptions and records (Ephemeroptera). Ann. Entomol. Soc. Amer. 66: 321-332.
- Lugo-Ortiz, C.R. & W.P. McCafferty. 1995a. Taxonomy of the North and Central America species of *Camelobaetidius* (Ephemeroptera: Baetidae). Entomol. News 106: 178-191.
- Lugo-Ortiz, C.R. & W.P. McCafferty. 1995b. Contribution to the taxonomy of the Leptohyphidae (Insecta: Ephemeroptera) of Central America. Stud. Neotrop. Fauna Environm. 30: 165-176.
- Lugo-Ortiz, C.R. & W.P. McCafferty. 1996a. Phylogeny and classification of the *Baetodes* complex (Ephemeroptera: Baetidae), with description of a new genus. J. N. Amer. Benthol. Soc. 15: 367-380.
- Lugo-Ortiz, C.R. & W.P. McCafferty. 1996b. Taxonomy of the Neotropical genus *Americabaetis* (Insecta: Ephemeroptera: Baetidae). Stud. Neotrop. Fauna Environm. 31: 156-169.
- Lugo-Ortiz, C.R. & W.P. McCafferty. 1996c. New species of Leptophlebiidae (Ephemeroptera) from Mexico and Central America. Ann. Limnol. 32: 3-18.
- Lugo-Ortiz, C.R. & W.P. McCafferty. 1996d. *Aturbina georgei* gen. et sp. n.: A small minnow mayfly (Ephemeroptera: Baetidae) without turbinate eyes. Aquat. Insect. 18: 175-183.
- Lugo-Ortiz, C.R. & W.P. McCafferty. 1999. Revision of South American species of Baetidae (Ephemeroptera) previously placed in *Baetis* Leach and *Pseudocloeon* Klapálek. Ann. Limnol. 35: 257-262.
- McCafferty, W.P. 1975. The burrowing mayflies (Ephemeroptera: Ephemeroidea) of the United States. Transact. Amer. Entomol. Soc. 101: 447-504.
- McCafferty, W.P. & Waltz. 1990. Revisionary synopsis of the Baetidae (Ephemeroptera) of North and Middle America. Transact. Amer. Entomol. Soc. 116: 769-799.
- McCafferty, W.P. & T.Q. Wang. 2000. Phylogenetic systematics of the major lineages of the pannote mayflies (Ephemeroptera: Pannota). Transact. Amer. Entomol. Soc. 126: 9-101.
- Morihara, D. & W.P. McCafferty. 1979. The evolution of *Heterocloeon*, with the first larval description of *Heterocloeon frivulus* comb. n. (Ephemeroptera: Baetidae). Aquat. Insect. 1: 225-231.
- Roldán-Pérez, G. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos en departamento de Antioquia. Universidad de Antioquia, FEN, Medellín, Colombia.
- Savage, H.M., R.W. Flowers & W. Porras. 2005. Rediscovery of *Choroterpes atramentum* in Costa Rica, transferred to a new genus (Ephemeroptera: Leptophlebiidae), and its role in the "Great American Interchange" Zootaxa 932: 1-14
- Sun, L. & W.P. McCafferty. 2008. Cladistics, classification and identification of the brachycercine mayflies (Insecta: Ephemeroptera: Caenidae). Zootaxa 1801: 1-239.
- Traver, J.R. & G.F. Edmunds 1968. A revision of the Baetidae with spatulate-clawed nymphs (Ephemeroptera). Pacif. Insect. 10: 629-677.
- Vásquez, D., R.W. Flowers & M. Springer. 2009. Life history of five small minnow mayflies (Ephemeroptera: Baetidae) in a small tropical stream on the Caribbean slope of Costa Rica. Aquat. Insect. 31(S1): 319-322.
- Waltz, R.D. & W.P. McCafferty. 1985. *Moribaetis*: a new genus of Neotropical Baetidae (Ephemeroptera). Proc. Entomol. Soc. Wash. 87: 239-251.
- Waltz, R.D. & W.P. McCafferty. 1987a. Generic revision of *Cloeodes* and description of two new genera (Ephemeroptera: Baetidae). Proc. Entomol. Soc. Wash. 89: 177-184.
- Waltz, R.D. & W.P. McCafferty. 1987b. Revision of the genus *Cloeodes* Traver (Ephemeroptera: Baetidae). Ann. Entomol. Soc. Amer. 80: 191-207.
- Wiersema, N.A. & W.P. McCafferty. 2000. Generic revision of the North and Central American Leptohyphidae (Ephemeroptera: Pannota). Transact. Amer. Entomol. Soc. 126: 337-371.

CUADRO 1
Caracterización de los géneros de Ephemeroptera presentes en Costa Rica y Centroamérica

Taxa	Número de especies conocidas en Costa Rica (América Central)	Distribución y Abundancia (en Costa Rica)	Hábitat	Ecología - tolerancia a la contaminación
Baetidae				
<i>Americabaetis</i>	3 (4)	EEUU hasta Suramérica, común.	Agua con corriente.	Desconocido.
<i>Apobaetis</i>	1? (1?)	Suramérica; ¿Panama y Costa Rica? escaso	Agua con corriente?	Relativamente tolerantes (Domínguez <i>et al.</i> 2006).
<i>Aturbina</i>	? (1)	Panamá & América del Sur, escaso.	Quebradas en elevaciones bajas.	Desconocido.
<i>Baetis</i>	2 (2)	EEUU hasta Costa Rica; común.	Agua con corriente.	Algo tolerante.
<i>Baetodes</i>	6 (12)	América Central y del Sur; muy común.	Agua con corriente, arroyos a ríos.	Quebradas limpias torrentosas hasta ríos grandes, toleran aguas contaminadas.
<i>Callibaetis</i>	3 (5)	América del Norte hasta América del Sur; común en tierras bajas.	Charcas, lagos y quebradas lentas de elevaciones bajas.	Toleran temperaturas más altas y corrientes más lentas que otros géneros de Baetidae.
<i>Camelobaetidius</i>	3 (7)	América del Norte hasta América del Sur; muy común.	Quebradas rápidas y ríos medianos a grandes de montañas y tierras bajas.	Quebradas limpias y torrentosas, cuando se encuentran en ríos de tamaño medio con contaminación moderada.
<i>Cloeodes</i>	1? (2)	América Central, del Sur y Asia del Este, común.	Agua con corriente.	Arroyos limpios, de alturas medias a altas.
<i>Falleon</i>	2 (4)	América del Norte y Central; poco común	Agua con corriente.	Toleran arroyos hasta medio alterados.
<i>Guajirolus</i>	1 (2)	América Central y Sur tropical; escaso.	Agua con corriente y tierras bajas.	Quebradas limpias en alturas bajas.
<i>Lugoiops</i>	? (1)	Guatemala	Agua con corriente,	Desconocido.
<i>Mayobaetis</i>	1 (1)	América Central y Sur tropical, común.	quebradas torrentosas.	Quebradas torrentosas y muy bien oxigenadas. Este, y el género siguiente, viven en cascadas y salen en zonas de salpicaduras.
<i>Moribaetis</i>	3 (3)	América Central y Sur tropical, común.	Quebradas torrentosas.	Igual que <i>Mayobaetis</i> .
<i>Nanomis</i>	1?(1?)	América Central (?) y del Sur, escaso.	Agua con corriente.	Desconocido.
<i>Paracloeodes</i>	1 (1)	América del Norte y Central, escaso.	Agua con corriente y tierras bajas.	Necesitan aguas limpias (Zuñiga de Carmen 1997).
<i>Varipeis</i>	1? (1)	América Central y Sur tropical.; poco común	Agua con corriente, ríos de tierras bajas.	Desconocido.

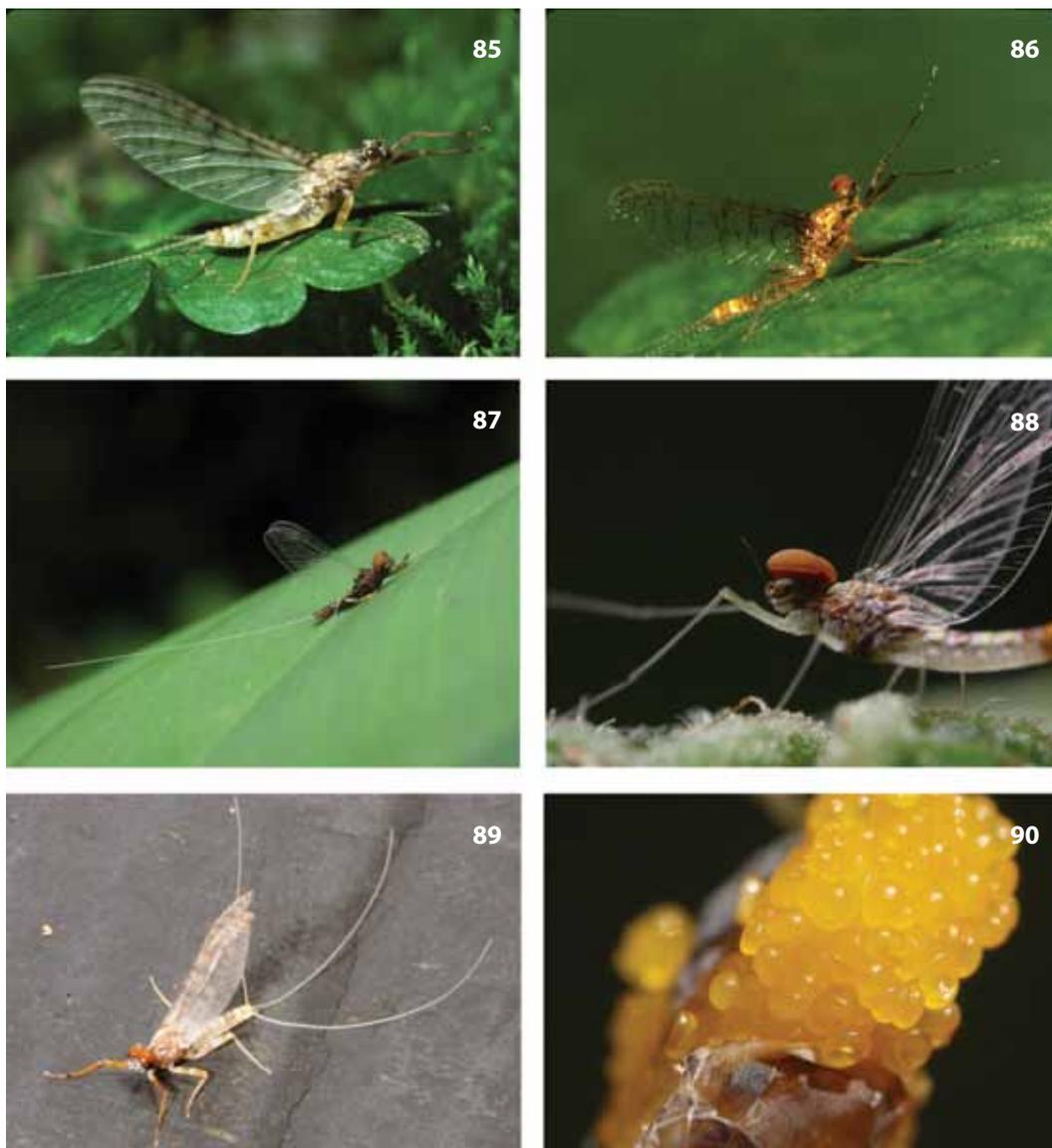
CUADRO 1 (Continuación)
 Caracterización de los géneros de Ephemeroptera presentes en Costa Rica y Centroamérica

Taxa	Número de especies conocidas en Costa Rica (América Central)	Distribución y Abundancia (en Costa Rica)	Hábitat	Ecología - tolerancia a la contaminación
Caenidae				
<i>Caenis</i>	1 (2)	En todo el mundo, relativamente común.	Ambientes variables, que incluyen aguas estancadas.	Puede tolerar contaminación media y temperaturas altas.
<i>Latineosus</i>	1? (1)	América Central y el norte de América del Sur; escaso	En ríos y quebradas.	Desconocido.
Ephemeridae				
<i>Hexagenia</i>	2 (2)	Todo el Nuevo Mundo; común en los EEUU; escaso en América Central y del Sur.	En áreas de barro en cauces de ríos medianos a grandes.	Puede tolerar contaminación moderada si hay suficiente corriente y oxígeno.
Euthyplociidae				
<i>Campylocia</i>	1 (1)	América Central y del Sur. Poco común	Agua con corriente, arroyos a ríos.	Probablemente intolerante.
<i>Euthyplocia</i>	1 (1)	América Central y del Sur. Poco común.	Agua con corriente, arroyos a ríos.	Aparentemente necesita agua limpia con corriente moderada a fuerte.
Heptageniidae				
<i>Epeorus</i>	1 (2)	América del Norte y Central. Poco común.	Quebradas torrentosas.	Necesitan aguas bien oxigenadas, intolerante.
<i>Maccaffertium</i>	1 (1)	América del Norte y Central. Relativamente común.	Quebradas de tierras bajas.	Puede sobrevivir contaminación moderada.
Isonychiidae				
<i>Isonychia</i>	1 (1)	América del Norte y Central; escaso	Corriente rápida, arroyos o ríos pequeños.	Necesitan aguas bien oxigenadas, intolerantes.
Leptohyphidae				
<i>Allenhyphes</i>	1? (2)	América Central y del Sur.	Agua con corriente, arroyos y ríos.	Desconocido.
<i>Asioplax</i>	2(2)	América Central y del Sur. Poco común	Ver <i>Tricorythodes</i> .	Ver <i>Tricorythodes</i> .
<i>Cabecar</i>	1(1)	América Central y del Sur. Escaso	Agua con corriente, arroyos a ríos.	Probablemente medio tolerante.
<i>Epiphraodes</i>	1(1)	América Central y del Sur. Poco común	Principalmente en arroyos pequeños en tierras bajas.	Medio tolerante.
<i>Haplohyphes</i>	2 (2)	América Central y del Sur. Escaso	En arroyos pequeños de bosques no alterados.	Probablemente intolerante.
<i>Leptohyphes</i>	7 (11)	Nuevo Mundo; muy común.	Agua con corriente, arroyos a ríos.	Puede sobrevivir contaminación moderada.
<i>Traverhyphes</i>	? (1)	América Central y del Sur.	Agua con corriente, arroyos a ríos.	Desconocido.
<i>Tricorythodes</i>	4 (4)	Nuevo mundo, común.	Arroyos con corriente lenta a moderada.	Puede sobrevivir contaminación moderada.

CUADRO 1 (Continuación)
 Caracterización de los géneros de Ephemeroptera presentes en Costa Rica y Centroamérica

Taxa	Número de especies conocidas en Costa Rica (América Central)	Distribución y Abundancia (en Costa Rica)	Hábitat	Ecología - tolerancia a la contaminación
<i>Vacupernius</i>	1 (1)	América Central, Norte, y las Antillas. Poco común - común	Agua con corriente lenta a moderada.	Puede sobrevivir contaminación moderada.
Leptophlebiidae				
<i>Atopophlebia</i>	1 (1)	América Central y del Sur. Escaso	En arroyos pequeños de bosques o claros.	Intolerante a la contaminación (Zuniga de Carmen 1997).
<i>Choroterpes</i>	2 (3)	América del Norte y Central. Escaso	Agua corriente, quebradas intermitentes.	Posiblemente medio tolerante. Puede sobrevivir en quebradas temporales.
<i>Farrodes</i>	2(7)	Texas en los EEUU hasta América del Sur, común.	En una amplia variedad de ríos y arroyos.	Intolerante o poco tolerante a la contaminación.
<i>Hagenulopsis</i>	2 (2)	América Central y del Sur. Escaso	Arroyos pequeños en alturas bajas a altas.	Intolerante.
<i>Hydrosmilodon</i>	1 (1)	América Central y del Sur. Escaso	En arroyos y ríos pequeños.	Intolerante.
<i>Terpides</i>	2 (2)	América Central y del Sur. Poco común.	Arroyos pequeños hasta ríos.	Probablemente intolerante.
<i>Thraulodes</i>	11 (18)	América del Norte hasta América del Sur, común.	En una amplia variedad de ríos y arroyos.	Puede tolerar niveles bajos de contaminación y turbidez.
<i>Tikuna</i>	1(1)	América Central y del Sur. Escaso	Charcas y remansos de ríos y quebrada.	Tolerante a niveles bajos de oxígeno.
<i>Traverella</i>	4 (5)	América del Norte hasta América del Sur. Poco común.	Agua con corriente, arroyos a ríos.	Puede tolerar niveles moderados de turbidez.
<i>Ulmeritoides</i>	4 (4)	América Central y del Sur. Poco común	En lagos, pozos de agua lenta y en riachuelos limpios.	Probablemente intolerante?
Oligoneuriidae				
<i>Lachlania</i>	1 (4)	América del Norte hasta América del Sur. Poco común.	Ríos grandes.	Probablemente intolerante.
Polymitarcidae				
<i>Campsurus</i>	? (2)	América Central y del Sur. Escaso	Agua con corriente, arroyos a ríos.	Algunas especies pueden tolerar contaminación moderada.
<i>Tortopus</i>	2 (2)	América del Norte hasta América del Sur. Escaso.	Agua con corriente. En los EEUU este género excava túneles en el barro a la orilla de ríos grandes.	Probablemente intolerante.

ANEXO



Figs 85-90. Adultos de Ephemeroptera. 85. Subimago de *Thraulodes* (Leptophlebiidae). 86. Macho adulto de *Thraulodes* (Leptophlebiidae). 87-88. Macho adulto de Baetidae, con ojos modificados. 89. Macho subimago de *Thraulodes* (Leptophlebiidae). 90. Huevos de Euthyplociidae. (Fotos 85-86: D. Funk, 87-88, 90: K. Nishida; 89: F. SaintOurs).



Figs. 91-93. Ninfas de Ephemeroptera. 91. *Thraulodes* (Leptophlebiidae). 92. *Baetis?* (Baetidae). 93. *Mayobaetis* (Baetidae). (Fotos: 91: D. Funk; 92: K. Nishida; 93: W. Flowers).



Figs. 94-97. Ninfas de Ephemeroptera. 94. *Tricorythodes* (Leptohyphidae). 95. *Mayobaetis* (Baetidae). 96. *Hagenulopsis* (Leptophlebiidae). 97. *Euthyplocia* Euthyplociidae (Fotos: 94, 97: P. Gutiérrez; 95: K. Nishida; 96: F. SaintOurs).



Figs. 98-104. Ninfas de Ephemeroptera. 98. *Caenis* (Caenidae). 99 – 104. Leptohyphidae: 99. *Vacuperinus*. 100. *Asioplax*. 101. *Leptohyphes*. 102. *Epiphraodes*. 103. *Cabecar*. 104. *Tricorythodes*. (Fotos: 98-100: P. Gutiérrez; 101,102,104: D. Vásquez; 103: M. Springer).



Figs. 105-109. Ninfas de Ephemeroptera: Leptophlebiidae. 105, 106. *Traverella*. 107. *Thraulodes*. 108. *Farrodes*. 109. *Terpides*. (Fotos: D. Vásquez).



Figs. 110-116. Ninfas de Ephemeroptera. 110,111. *Maccaffertium* (Heptageniidae). 112-116. Baetidae: 112. *Baetodes*. 113. *Camelobaetidius*. 114. *Americabaetis*. 115. *Moribaetis*. 116. *Mayobaetis* (Fotos: 110,112, 114-116: D. Vásquez; 111,113: M. Springer).

