

ESTUDIO DEL DESARROLLO DE LOS INSECTOS ACUATICOS, SU EMERGENCIA Y ECOLOGIA EN TRES ECOSISTEMAS DIFERENTES EN EL DEPARTAMENTO DE ANTIOQUIA

STUDY OF THE DEVELOPMENT OF AQUATIC INSECTS, THEIR EMERGENCY AND ECOLOGY IN THREE DIFFERENT ECOSYSTEMS IN THE DEPARTMENT OF ANTIOQUIA

Marta Wolf E.*
Uwe Matthias**
Gabriel Roldán P.***

RESUMEN

Durante el periodo de abril de 1983 a marzo de 1984 se realizaron muestreos quincenales sobre la emergencia de insectos acuáticos en tres estaciones ubicadas en diferentes pisos altitudinales del departamento de Antioquia, Colombia.

En total se capturaron 39.539 individuos, pertenecientes a 52 familias y siete órdenes. Sólo cinco familias emergieron continuamente a lo largo del año de estudio en los tres sitios de estudio (Tipulidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Dolichopodidae y Ephydriidae), todas pertenecientes al orden Diptera.

Durante los meses de menor precipitación se capturó un menor número de individuos y familias; la mayor emergencia se presentó en términos generales después de los periodos de alta pluviosidad. Los parámetros físicoquímicos considerados en el estudio parecen no constituir en ningún caso un factor limitante en la emergencia de los insectos. La temperatura y la precipitación parecen ser los factores que más inciden en la época de emergencia de los insectos acuáticos.

ABSTRACT

From April, 1983, through March, 1984, emergency of aquatic insects was studied in three areas, every two weeks, at different altitudes in the department of Antioquia, Colombia.

A total of 39.539 individuals were captured, belonging to 52 families and seven orders. Only five families emerged continuously through the year (Tipulidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Dolichopodidae and Ephydriidae), all belonging to Diptera order.

During the months of low precipitation a lower number of individuals and families were captured; the most emergency was presented after the periods of high precipitation. Physical and chemical parameters appear to be no limiting factors for the insects emergency. Temperature and precipitation seems to be the main factors that affect emergency of aquatic insects.

INTRODUCCION

Numerosas especies de insectos permanecen durante su desarrollo larval en el agua. Al final de este

periodo, los adultos, en su gran mayoría alados, emergen de un capullo abandonando el medio acuático.

* Estudiante, Depto de Biología, Univ. de Antioquia (Proyecto de grado para el título de Biólogo).

** Profesor, Univ. de Kassel, D-3500, Kassel, Alemania Federal.

*** Profesor, Depto de Biología, Univ. de Antioquia, Medellín, Colombia.

La metodología para el estudio de la emergencia de los insectos acuáticos es relativamente reciente (Illies, 1969). Los estudios sobre la emergencia de insectos acuáticos se han relacionado básicamente con la productividad biológica en cuerpos de aguas lólicas (Illies, 1971, 1972 y 1975); pero la recolección y el trabajo cuantitativo de los datos derivados de las investigaciones sobre fauna béntica, no brindan resultados satisfactorios para el cálculo de la productividad. En contraste, la emergencia de los adultos constituye una fracción importante de la productividad total de una masa de agua, y puede ser determinada, facilitándose de esta forma la interpretación de los datos (Illies, 1977).

En el estudio de la dinámica de las poblaciones y los fenómenos de emergencia de los insectos acuáticos, son de gran importancia los factores climáticos, al determinar algunos aspectos relacionados con la fisiología y el comportamiento de los insectos, tales como la actividad del sistema endocrino, la tasa de desarrollo, la tasa de reproducción y la tasa de supervivencia.

En las zonas templadas, las fluctuaciones en la duración del día y en la temperatura, ocasionan cambios en el sistema endocrino de los insectos. Se ha establecido que a medida que se reduce la duración del día se presentan modificaciones en las células neurosecretoras del cerebro de estos organismos. Por otro lado, la temperatura interviene sobre las reacciones bioquímicas afectando su tasa de desarrollo, lo cual conduce a un efecto inhibitorio o estimulante en el proceso de emergencia (Illies, 1969, 1971 y 1977). En las zonas templadas la frecuencia de emergencia tiende a aumentar paralelamente con los incrementos periódicos de la temperatura. En general, los patrones de desarrollo de los insectos varían de acuerdo con la latitud y la altitud debido fundamentalmente a los gradientes climáticos.

Mientras que en las zonas templadas las fluctuaciones estacionales en la dinámica de las poblaciones de los insectos acuáticos son fácilmente detectables, la periodicidad de la emergencia se extiende mínimo de uno a dos meses y varía entre cuatro y cinco meses (Illies, 1969 y 1971). Para las especies más abundantes, como los chironómidos, este fenómeno se puede presentar durante todo el año (Illies, 1969 y 1971). En estas zonas templadas, la periodicidad está relacionada con los cambios estacionales, y las épocas de mayor emergencia se dan entre mayo y agosto (Flint, 1980; Illies, 1969, 1975, 1977 y 1979).

En los trópicos, debido a la estabilidad de los factores climáticos, se dificulta el establecimiento de relaciones entre éstos y los patrones de emergencia de los insectos. Sin embargo, en los estudios sobre emergencia de los tricópteros en los riachuelos de Kalengo, Africa Central, Statzner (1976) demostró que en las aguas lólicas tropicales se presentan claras fluctuaciones en la fenología de estos organismos y que el periodo de emergencia es característico de cada especie. Se concluyó, además, que la pluviosidad y en particular el periodo seco, podrían tener un extraordinario significado al ocasionar una eventual modificación en las características químicas del agua. Una variación en la intensidad de la luz incidente al principio y al final de este periodo, actúa como un factor abiótico a través del año, determinando así el desencadenamiento y la duración de la emergencia. Dittmar (1955) llega a la misma conclusión en el caso específico de los tricópteros de Kalengo, en los cuales se presenta un máximo de emergencia en el periodo seco, que coincide con un cambio en la intensidad de la luz. Una precipitación abundante no mostró ninguna influencia reconocible en las tasas de emergencia de los insectos y las diferentes fases de la luna influyeron de una manera variable de acuerdo con la especie en emergencia (Tobias, 1967).

Mientras que para Tobias (1967) únicamente los cambios en la temperatura pueden desencadenar los procesos de emergencia, Böttger (1975) no observó influencia apreciable de la temperatura sobre este proceso, ya que ésta permanece constante a través del año.

La precipitación es otro factor determinante en los procesos de emergencia. Bajo condiciones naturales, el caudal del agua, el contenido de iones y el pH son afectados por los patrones de precipitación. El pH es determinante en la estructura y composición de las biocenosis acuáticas. Matthias (1982) encontró que las aguas con pH neutro o ligeramente ácido presentan una mayor riqueza de especies, en contraste con aquellas aguas con niveles de pH ácidos donde la diversidad específica es muy pequeña debido a los efectos tóxicos de las altas concentraciones de hidrogeniones.

Otro factor importante en este estudio es la relación de los sexos donde se encuentra la norma teórica 1:1 para especies con poblaciones periódicas; sin embargo, lo más probable es que se presenten des-

viaciones en una u otra dirección (Illies, 1969 y 1971; Flint, 1980).

Los estudios acerca de la biología y la ecología de los insectos en los cuerpos de agua continentales en Suramérica se han orientado fundamentalmente hacia el conocimiento taxonómico y la dinámica de las poblaciones de los macroinvertebrados, mientras que los fenómenos de emergencia de los insectos acuáticos han permanecido poco estudiados.

En Colombia, y particularmente en Antioquia, se han realizado varios estudios relacionados con este campo (Roldán *et al.*, 1973; Pérez y Roldán, 1978; Arango y Roldán, 1983; Alvarez y Roldán, 1983; Correa *et al.*, 1981; Hernández y Moreno, 1982; Bedoya y Roldán, 1984). En estas investigaciones se han considerado los aspectos taxonómicos y ecológicos de las formas bénticas, sin incluir análisis de fenómenos de emergencia.

El objetivo del presente trabajo es sentar las bases metodológicas en el estudio de los patrones de emergencia de los insectos acuáticos en el departa-

mento de Antioquia en diferentes pisos altitudinales. Debe entenderse que los elementos que aquí se dan, son sólo un punto de partida para futuros trabajos sobre este importante proceso ecológico en un medio tan inexplorado como el nuestro.

Descripción de los sitios de estudio

Para el presente estudio se eligieron tres zonas ubicadas en tres pisos altitudinales típicos (frío, templado y cálido), localizados en los municipios de El Retiro, Envigedo y Sopetrán respectivamente, en el departamento de Antioquia, Colombia (fig. 1).

Municipio de El Retiro

La región pertenece al Oriente antioqueño, la cual constituye, según Holdridge, un bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB). Sus límites climáticos generales son una biotemperatura media entre 12 y 18°C y un promedio anual de lluvias entre 2000 y 4000 mm.

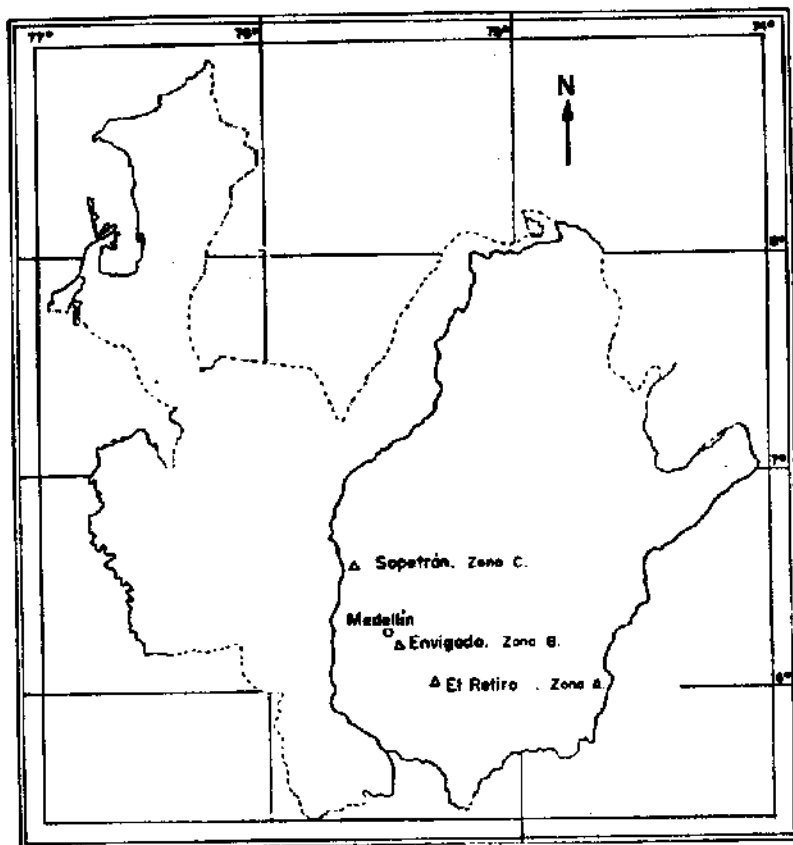


Fig. 1. Mapa de Antioquia mostrando los tres sitios de muestreo.

La quebrada donde se efectuó la investigación recibe el nombre de La Cebolla y atraviesa la parcelación Fizebad a 2150 msnm y a 6 km del municipio de El Retiro. El sitio de muestreo presenta las siguientes características: ancho 1.2 m; profundidad 0.1 m; velocidad de cauce 0.8 m/s; caudal promedio 0.1 m³/s; área cubierta por la trampa 2.4 m². El sustrato está constituido principalmente por piedras pequeñas y arena y, en algunos sitios, el fondo toma un color naranja. En su recorrido presenta pequeños declives y fondo pedregoso.

Municipio de Envigado

Está ubicado al sur de la ciudad de Medellín. De acuerdo con Holdridge corresponde a una zona de bosque húmedo premontano (bh-PM), el cual tiene como límites climáticos un promedio anual de lluvias entre 1000 y 2000 mm, una biotemperatura de 18 a 24°C y elevaciones que varían entre 900 y 2000 msnm.

En la quebrada La Ayurá se estableció el sitio de muestreo en las inmediaciones de la planta de tratamiento de aguas del mismo nombre a 2 km aproximadamente del municipio de Envigado y a 1750 msnm y con las siguientes características: ancho 1.1 m; profundidad 0.1 m; velocidad de cauce 0.9 m/s; caudal promedio 0.3 m³/s; área cubierta por la trampa 2.6 m². El sustrato está constituido principalmente por rocas que originan abundantes caídas de agua.

Municipio de Sopetrán

Se encuentra al occidente del departamento de Antioquia y según Holdridge corresponde a bosque seco tropical (bs-T), que se caracteriza por una temperatura media de 24°C, una precipitación promedio anual de 1000 a 2000 mm y elevaciones entre 0 y 1000 msnm. En esta zona se han establecido cultivos intensivos de frutales.

La quebrada La Jiménez atraviesa una zona de parcelación llamada El Rodeo ubicada a 4 km del municipio de Sopetrán. El sitio de muestreo, en El Rodeo, está localizado a 780 msnm con las siguientes características: ancho 0.5 m; profundidad 0.05 m; velocidad de cauce 0.8 m/s; caudal promedio 0.02 m³/s; área cubierta por la trampa 1 m². El sustrato está compuesto en gran parte por arena y rocas pequeñas.

MATERIALES Y METODOS

Descripción e instalación de las trampas de emergencia

Para la construcción de una trampa de emergencia se debe disponer del siguiente material: cuatro palos de aproximadamente 2 m de largo y 6 cm de diámetro, cuatro palos de 1.50 m de largo y 6 cm de diámetro, dos palos de 50 cm de largo y 3 cm de diámetro; dos palos de 30 cm de largo y 3 cm de diámetro; dos tablas de 2 m de largo por 3 cm de ancho; 8 a 10 m de gasa blanca, 1 m de vinilo grueso, una caja de acrílico transparente con tapa del mismo material y finalmente un soporte metálico.

La trampa cubre un área aproximada de 2 m² y tiene forma de pirámide. El vértice, donde va la caja de acrílico o caja de emergencia, es rectangular. La caja de emergencia posee en el centro un compartimiento que contiene etanol y glicerina en una proporción de 9:1 respectivamente. La altura de la trampa es aproximadamente de 1.50 m y está cubierta por gasa blanca y delgada para permitir el paso de la luz (fig. 2).

Los cuatro palos de 1.50 m de largo se fijan en la ribera de la quebrada, dos en cada orilla, de tal manera que cada uno quede ubicado con respecto al otro a una distancia de 2 m, formando un cuadrado sobre la quebrada. Con los palos de 50 y 30 cm de largo se construye un rectángulo donde se inserta el soporte metálico sobre el cual va la caja de emergencia. De cada vértice de este rectángulo se eleva un palo de 2 m de largo formando una pirámide, la cual va unida al cuadrado construido previamente sobre la quebrada; luego con la gasa se cubren los espacios entre cada palo formando un toldo. El vinilo y las tablas se colocan en los lados de la trampa que están en contacto con el agua, para evitar que otros organismos penetren al interior.

Parámetros físicoquímicos

Simultáneamente con la captura de los organismos se tomaron muestras de agua para los análisis físicoquímicos. La temperatura del agua y del aire, el pH y la conductividad se determinaron en el sitio de muestreo inmediatamente después de la recolección de los insectos emergidos. En el laboratorio de limnología de la Universidad de Antioquia se determinó el oxígeno disuelto por el método Winkler, y la demanda bioquímica de oxígeno por el método de incubación.

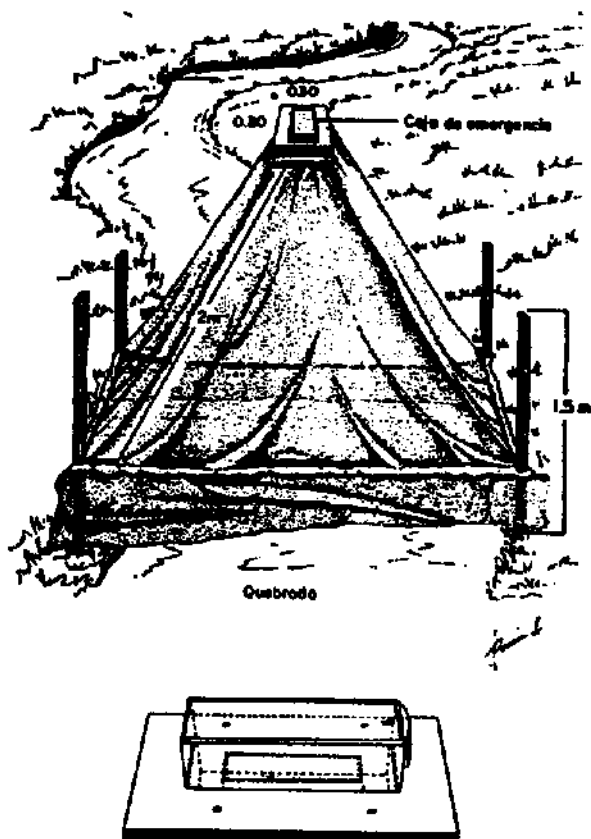


Fig. 2. Arriba: trampa de emergencia; abajo: detalle de la caja de emergencia.

ción y determinación según Winkler; el amonio, los nitritos, los nitratos y los fosfatos se determinaron colorimétricamente, con un fotocolorímetro DR-EL-LP-G; los cloruros, la dureza y la alcalinidad, por titulación (APHA, 1980).

Recolección de los adultos y las formas bénticas

Tan pronto como los insectos finalizan su estadio larval emergen del agua como adultos voladores y alcanzan la parte superior de la trampa, donde se encuentra la caja de emergencia que contiene la emulsión de etanol y glicerina; allí son atrapados y fijados por el etanol. La glicerina evita que los insectos se resequen, deformen y decoloren antes de su identificación en el laboratorio.

Los organismos bénticos se recolectaron una vez por mes, examinando directamente las piedras y el material vegetal sumergido o removiendo el sustrato con redes; posteriormente se fijaron en la emulsión de etanol y glicerina. El material biológico se llevó al laboratorio de limnología de la Universidad de Antio-

quia para su identificación mediante el uso de claves taxonómicas.

Para la determinación de los insectos se utilizaron las siguientes referencias: Merrit y Cummins (1978); McCafferty y Provonsha (1981), Usinger (1956), Edmunds *et al.* (1976), Johannsen (1977), Flint (1981 y 1983), Needham y Westfall (1975), Alvarez y Roldán (1983), Arango y Roldán (1983), Bedoya y Roldán (1984) y Correa *et al.* (1981).

RESULTADOS

Fisicoquímicos

Los valores de los parámetros fisicoquímicos considerados en el presente estudio muestran, con excepción del oxígeno, una tendencia hacia el incremento desde la zona A (Fizebad) hasta la zona C (Sopetrán); además de las diferencias geográficas, es necesario considerar aquí algunos aspectos relacionados con el uso de la tierra en las zonas cercanas y la llegada de pequeños afluentes cargados con materia orgánica. Las figuras 3, 4 y 5 y las tablas 1, 2 y 3 muestran las fluctuaciones presentadas por los parámetros fisicoquímicos en las tres estaciones a lo largo del tiempo de estudio.

Los valores mensuales de la temperatura y sus promedios, reflejan las diferencias geográficas entre las zonas de muestreo.

Los valores de oxígeno disuelto (OD) son altos en las tres zonas, en tanto que los de demanda bioquímica de oxígeno (DBOs) son bajos, lo que se considera normal para este tipo de aguas (fig. 3). En cuanto al pH, las fluctuaciones más amplias se observan en la zona A, siendo sus valores más estables en las zonas B y C (fig. 4). Los nitratos, los fosfatos y la conductividad presentan un incremento desde la zona A hacia la C (fig. 5).

Biológicos

Formas adultas

Durante el presente estudio se capturaron 39.539 organismos pertenecientes a 52 familias y siete órdenes. El orden Diptera muestra el mayor número de familias (24), lo mismo que de individuos (35.034). Los tricópteros están representados por 3685 individuos y constituyen el segundo orden en importancia numérica. En contraste, el orden Plecop-

tera es el más escaso, con sólo 12 organismos, encontrándose exclusivamente en la zona A (Fizebad). Otros grupos hallados fueron Ephemeroptera, Odonata, Hymenoptera y Lepidoptera, los cuales porcentualmente tuvieron baja representación. La tabla 4 presenta los grupos taxonómicos encontrados en las tres zonas estudiadas. Las tablas 5, 6 y 7 muestran la distribución mensual de machos y hembras recolectados en cada una de las tres zonas.

ANÁLISIS DE RESULTADOS

Físicoquímicos

Por poseer el agua un alto calor específico, los cambios en la temperatura, bajo condiciones normales, ocurren mucho más lentamente que en el aire. En general la temperatura es un factor determinante en la estructura de las comunidades y en la distribución de los organismos acuáticos. Sin embargo, en el trópico no constituye un factor fundamental, ya que en un mismo lugar la temperatura permanece más o menos constante a través del año. En las tres zonas estudiadas, tal como se observa en las tablas 1, 2 y 3 y en la figura 3, la temperatura del agua no muestra cambios notables, ya que varía entre 23.35°C y 26.90°C en la zona C (Sopetrán) y en las dos estaciones restantes las fluctuaciones son aún más estrechas; por lo tanto, se puede afirmar que este parámetro no es determinante en los procesos de emergencia examinados en el presente estudio.

Los niveles de oxígeno disuelto en los cuerpos de agua lóticos dependen básicamente de la velocidad de la corriente, la temperatura, la profundidad, el grado de contaminación y los procesos de descomposición, entre otros factores. En las zonas estudiadas la profundidad es muy pequeña, de 10 a 30 cm, por lo que se esperaba que el agua estuviese saturada de oxígeno. Sin embargo, se observan algunas variaciones estacionales relacionadas fundamentalmente con los periodos secos y de lluvias. Normalmente las más altas concentraciones de oxígeno se presentan en los meses de lluvias; este hecho se aprecia claramente en la zona A (Fizebad) donde en octubre se registró un valor de 9.6 mg/l.

Los valores del pH podrían considerarse importantes para la emergencia de los insectos en la zona A durante el periodo de agosto a noviembre, cuando el pH es más bajo que en el resto del año (tabla 1). Al analizar la figura 6 se observa que durante este pe-

riodo se presenta la más alta emergencia de familias identificadas.

En cuanto a los valores de los nitratos y los fosfatos encontrados, no parecen tener ninguna influencia en la emergencia de los insectos.

En las zonas tropicales, donde ciertos factores climáticos como la temperatura, la intensidad y la duración de la radiación solar permanecen más o menos constantes a través del año, se espera que los patrones reproductivos, o al menos sus picos, sean gobernados por las condiciones de lluvia y sequía, más que por los cambios en las características físicoquímicas del agua que puedan darse a lo largo del año.

Biológicos

En la presentación de los datos biológicos se tuvo en cuenta permanentemente la precipitación, ya que de acuerdo con la información bibliográfica disponible, sus variaciones estacionales pueden ser de gran importancia en la regulación de los procesos de emergencia de los insectos.

Zona A (El Retiro)

En total se capturaron 11.329 insectos pertenecientes a 37 familias y siete órdenes. El orden Diptera fue el más abundante (tabla 8).

Las familias que en esta zona emergieron continuamente durante todo el periodo de estudio fueron: Tipulidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Micetophilidae, Dolichopodidae, Empididae, Ephydriidae, Hydropsychidae y Leptoceridae (fig. 6). En total el 24.3% de las 37 familias aquí encontradas emerge durante todo el año; de éstas, el 77.7% pertenece al orden Diptera y el 22.3% restante hace parte del orden Trichoptera. Lo anterior significa que un alto porcentaje (75.7%) de las familias encontradas en la zona A y que no emergieron en forma continua, presentan ciclos reproductivos que podrían estar influenciados por las condiciones climáticas cambiantes a través del año.

De otro lado, las familias Muscidae, Sarcophagidae (Diptera) e Hydroptilidae (Trichoptera) se encontraron durante la mayor parte del periodo de estudio. Muscidae estuvo ausente únicamente en marzo, Hydroptilidae en noviembre y Sarcophagidae en abril y noviembre.

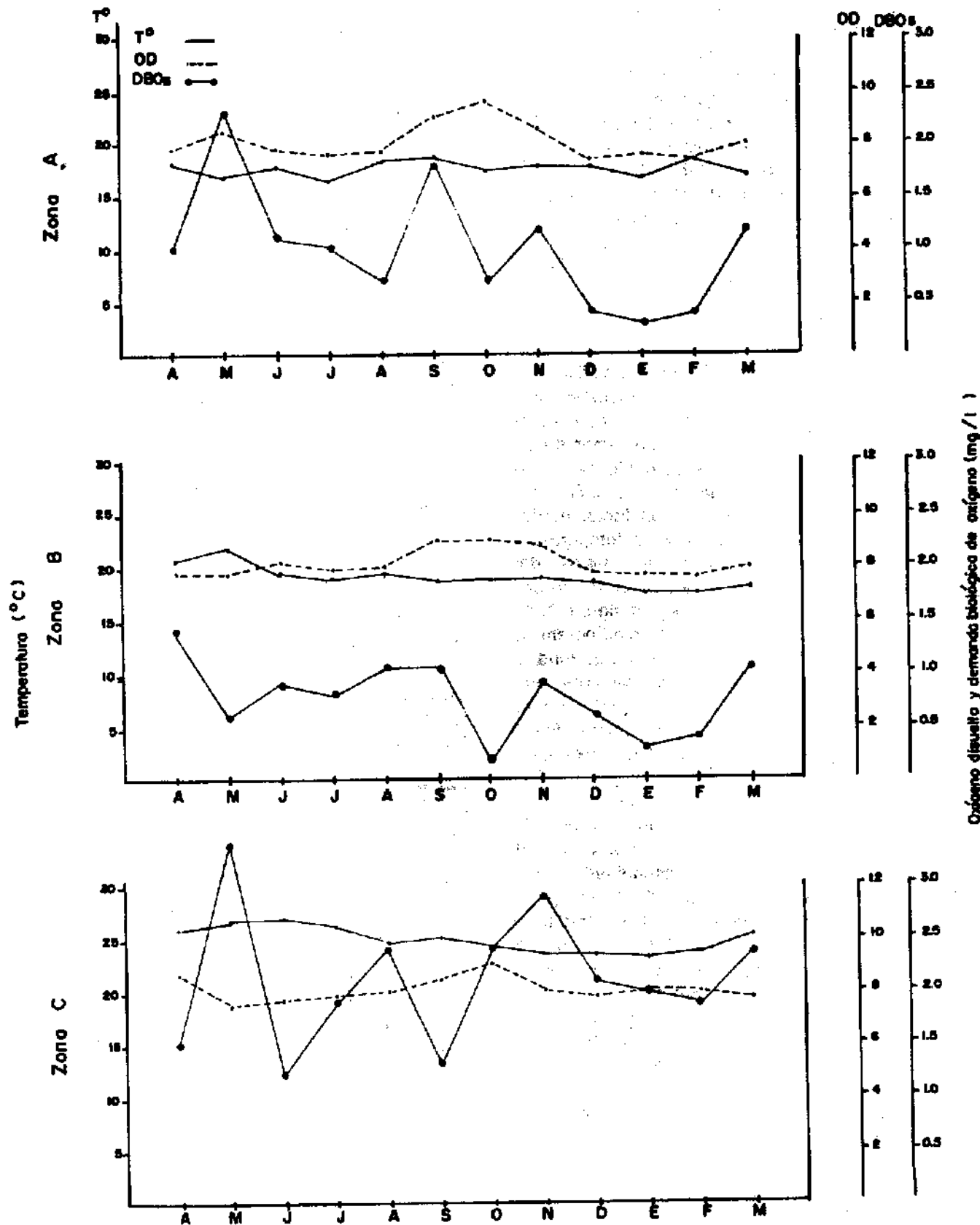


Fig. 3. Variación de los valores de temperatura, oxígeno disuelto y demanda bioquímica de oxígeno a lo largo de un año de estudio en las tres estaciones.

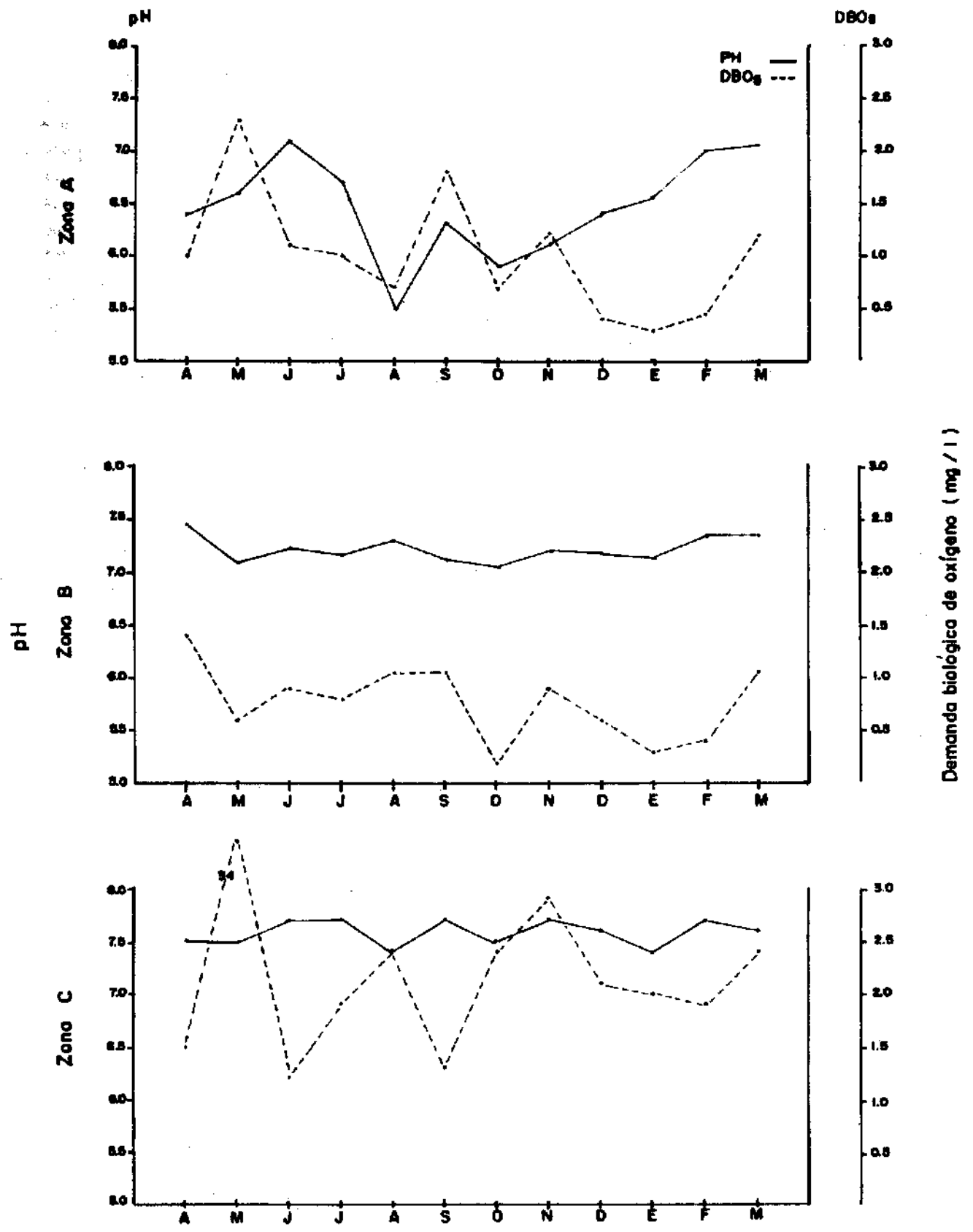


Fig. 4. Variación de los valores de pH y demanda biológica de oxígeno a lo largo de un año de estudio en las tres estaciones.

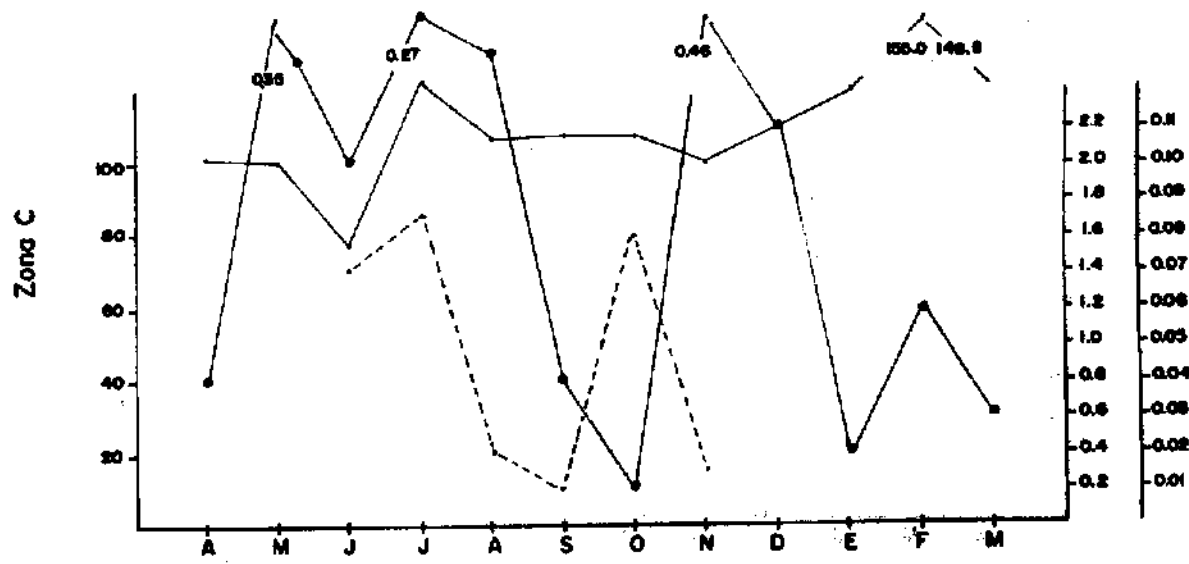
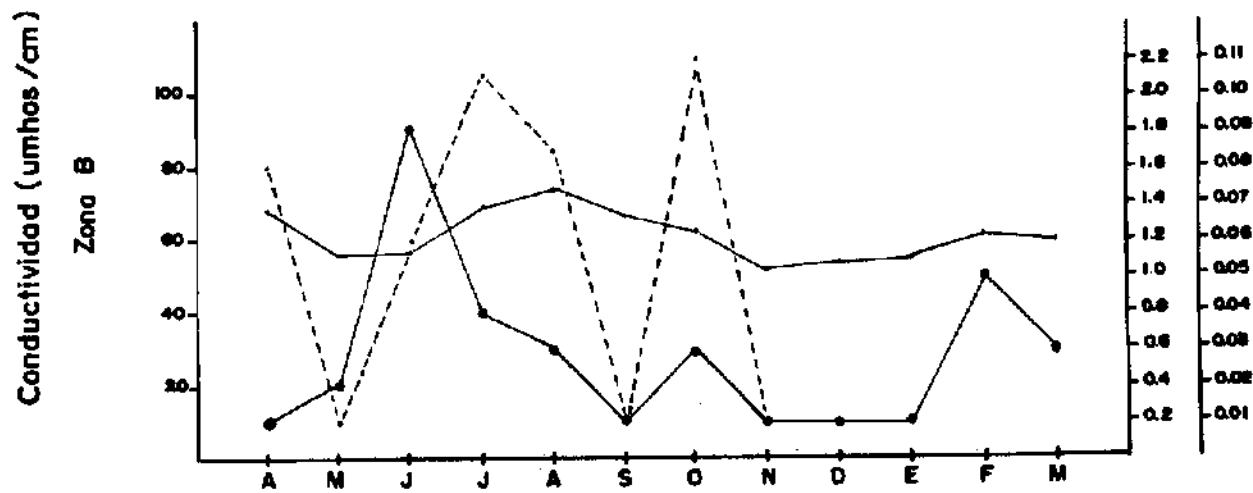
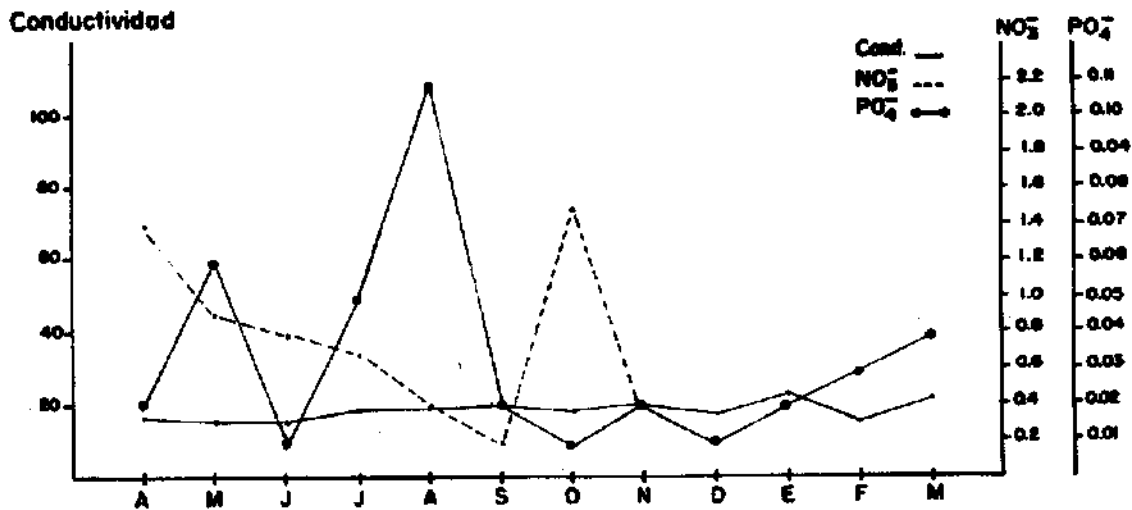


Fig. 5. Variación de los valores de conductividad, nitratos y fosfatos a lo largo de un año de estudio en las tres estaciones.

Tabla 1 Valores fisicoquímicos registrados en la zona A (Fizebad) de abril de 1983 a marzo de 1984

Parámetros fisicoquímicos	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	Med.	Máx.	Mín.
T° ambiente	22.40	20.26	19.35	18.25	23.65	22.46	23.85	23.00	20.66	20.60	24.75	20.16	21.62	24.75	18.25
T° agua	18.20	17.30	17.75	18.75	18.45	18.96	17.50	17.90	17.70	16.95	18.50	17.20	17.76	18.96	16.95
pH	6.40	6.80	7.10	6.70	5.50	6.33	5.90	6.10	6.41	6.55	7.00	7.05	6.47	7.10	5.50
Conductiv. (µmhos/cm)	17.30	16.80	16.20	19.45	19.20	19.86	18.75	21.70	18.36	23.60	16.35	22.65	19.18	23.60	16.20
OD (mg/l)	7.8	8.5	7.8	7.6	7.7	9.0	8.6	8.5	7.4	7.6	7.4	8.0	8.06	9.6	7.4
DBO ₅ (mg/l)	1.0	2.3	1.1	1.0	0.7	1.8	0.7	1.2	0.4	0.3	0.4	1.2	1.61	2.3	0.3
NH ₄ ⁺ (mg/l)	0.18	0.19	0.07	0.11	0.23	0.02	0.11	0.43	0.10	0.18	0.16	0.15	0.180	0.43	0.02
NO ₂ ⁻ (mg/l)	0.001	0.002	0.003	0.007	0.003	0.003	0.005	0.009	0.001	0.007	0.008	0.006	0.0046	0.009	0.001
NO ₃ ⁻ (mg/l)	1.4	0.9	0.8	0.7	0.4	0.1	1.5	0.3	-	-	-	-	0.76	1.4	0.1
PO ₄ ⁻³ (mg/l)	0.02	0.06	0.01	0.06	0.011	0.02	0.01	0.02	0.01	0.02	0.03	0.04	0.033	0.11	0.01
Cl ⁻ (mg/l)	2.0	3.0	2.5	3.0	2.5	4.0	3.0	4.0	4.5	2.5	3.5	4.0	3.21	4.5	2.0
Dureza (mg/l)	4.5	5.0	5.5	6.0	5.0	5.0	7.0	6.0	7.5	6.0	6.5	5.5	5.60	7.5	4.5
Alcalin. (mg/l)	-	-	-	-	-	-	4.5	2.5	3.5	2.5	4.0	5.0	3.5	5.0	2.5
Precipit. (mm)	394.3	154.4	132.2	166.4	124.6	223.1	188.3	176.3	233.1	117.6	92.8	83.6	173.0	364.3	53.6

Tabla 2. Valores fisicoquímicos registrados en la zona B (Envigado) de abril de 1983 a marzo de 1984

Parámetros fisicoquímicos	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	Med.	Máx.	Mín.
T° ambiente	28.60	27.65	30.22	25.40	29.65	27.60	27.20	27.35	26.92	29.10	24.18	24.08	27.32	30.22	24.08
T° agua	20.80	20.17	19.46	18.92	19.50	18.75	18.80	19.07	18.85	17.92	17.70	18.00	18.97	20.17	17.62
pH	7.47	7.10	7.22	7.17	7.30	7.12	7.05	7.20	7.17	7.15	7.36	7.36	7.22	7.47	7.06
Conductiv. (µmhos/cm)	60.82	56.20	57.62	69.27	74.40	66.80	63.87	62.45	64.70	55.22	61.96	61.10	61.19	74.40	52.45
OD (mg/l)	7.8	7.8	8.2	7.9	8.1	9.0	9.0	8.8	7.8	7.7	7.6	8.0	8.14	9.0	7.6
DBO ₅ (mg/l)	1.4	0.6	0.9	0.8	1.1	1.1	0.2	0.9	0.6	0.3	0.4	1.1	0.78	1.4	0.2
NH ₄ ⁺ (mg/l)	0.12	0.26	0.27	0.17	0.21	0.01	0.02	0.15	0.09	0.09	0.24	0.17	0.15	0.27	0.01
NO ₂ ⁻ (mg/l)	0.003	0.009	0.024	0.011	0.011	0.001	0.009	0.003	0.009	0.002	0.005	0.010	0.0076	0.024	0.001
NO ₃ ⁻ (mg/l)	1.6	0.2	1.2	2.1	1.7	0.2	2.2	0.2	-	-	-	-	1.18	2.2	0.2
PO ₄ ⁻³ (mg/l)	0.01	0.02	0.09	0.04	0.03	0.01	0.03	0.01	0.01	0.01	0.05	0.03	0.028	0.09	0.01
Cl ⁻ (mg/l)	2.0	3.0	3.5	3.5	3.5	4.5	2.0	1.5	5.0	4.5	4.5	4.0	3.46	5.0	1.5
Dureza (mg/l)	26.0	17.0	17.5	23.5	25.5	19.5	20.5	21.0	18.0	17.0	24.5	19.0	20.65	25.5	17.0
Alcalin. (mg/l)	-	-	-	-	-	-	22.5	39.0	17.5	15.5	20.5	18.0	22.0	39.0	16.5
Precipit. (mm)	179.3	148.0	89.1	113.1	129.9	133.9	155.0	173.5	184.9	81.4	94.2	81.2	130.2	184.9	81.2

Tabla 3. Valores fisicoquímicos registrados en la zona C (Sopetrán) de abril de 1983 a marzo de 1984

Parámetros fisicoquímicos	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	Med.	Máx.	Mín.
T° ambiente	31.20	33.60	33.05	35.70	32.20	31.40	30.00	28.65	29.23	29.25	29.60	31.50	31.29	35.70	28.65
T° agua	25.80	26.63	26.90	26.35	24.85	25.15	24.40	23.70	23.46	23.35	23.90	26.25	24.97	26.90	23.35
pH	7.50	7.53	7.70	7.70	7.40	7.70	7.53	7.70	7.66	7.40	7.70	7.80	7.69	7.70	7.40
Conductiv. (µmhos/cm)	101.20	100.20	77.85	122.85	107.50	107.10	107.70	100.80	110.70	120.60	155.00	149.60	133.90	155.00	77.65
OD (mg/l)	8.7	7.5	7.7	7.9	8.0	8.5	9.0	8.1	7.8	8.1	8.0	7.7	8.05	9.0	7.5
DBO ₅ (mg/l)	1.5	3.4	1.2	1.9	2.4	1.3	2.4	2.8	2.1	2.0	1.9	2.4	2.12	3.4	1.2
NH ₄ ⁺ (mg/l)	0.20	0.23	0.16	0.16	0.05	0.10	0.14	0.38	0.36	0.11	0.29	0.06	0.19	0.38	0.05
NO ₂ ⁻ (mg/l)	0.038	0.010	0.067	0.080	0.018	0.022	0.007	0.034	0.072	0.082	0.041	0.018	0.0390	0.082	0.007
NO ₃ ⁻ (mg/l)	0.7	5.6	1.4	1.7	0.4	0.2	1.8	0.3	-	-	-	-	-	-	-
PO ₄ ⁻³ (mg/l)	0.04	0.35	0.10	0.27	0.13	0.04	0.01	0.46	0.11	0.02	0.06	0.03	0.133	0.46	0.01
Cl ⁻ (mg/l)	6.8	5.0	4.5	4.0	7.0	11.0	6.5	6.0	9.0	7.0	8.5	7.5	6.70	11.0	4.0
Dureza (mg/l)	31.5	43.0	46.5	60.0	52.0	34.0	41.5	25.0	45.0	56.5	59.0	41.0	45.00	60.0	25.0
Alcalin. (mg/l)	-	-	-	-	-	-	37.5	20.5	39.5	55.0	51.0	40.5	40.5	55.0	20.5
Precipit. (mm)	91.8	94.5	80.8	91.6	69.6	83.2	161.9	81.7	92.3	49.5	27.0	5.8	75.8	181.9	5.8

Tabla 4. Número total de organismos hallados en cada una de las estaciones.

Organismos	Zona A Machos/Hembras	Zona B Machos/Hembras	Zona C Machos/Hembras
Ephemeroptera			
Baetidae	1/1	8/1	58/53
Leptophlebiidae	—	2/1	—
Trichorythidae	—	-/1	11/30
Subtotal	1/1=2	10/3=13	69/83=152
Trichoptera			
Hydropsychidae	504/714	95/102	18/35
Helicopsychidae	4/18	481/438	10/12
Leptoceridae	22/41	10/11	—
Odontoceridae	6/10	—	—
Hydrobiosidae	2/4	5/6	—
Philopotamidae	4/3	43/79	5/1
Calamoceratidae	1/1	7/12	1/-
Psychomyiidae	-/1	5/3	-/1
Glossosomatidae	-/2	9/19	2/5
Hydroptilidae	74/229	121/205	131/173
Subtotal	617/1023=1640	776/875=1651	167/227=394
Odonata			
Calopterygidae	-/1	1/8	-/2
Coenagrionidae	—	20/21	1/3
Libellulidae	—	1/1	—
Gomphidae	—	1/-	—
Corduliidae	—	—	2/-
Subtotal	-/1=1	23/28=51	3/5=8
Diptera			
Chironomidae	2842/4270	1377/3058	939/1749
Tipulidae	191/388	474/847	45/98
Ceratopogonidae	45/267	157/1402	326/2401
Simuliidae	29/41	21/12	419/271
Psychodidae	3/12	96/138	443/603
Dixidae	-/3	15/31	-/1
Cecidomyiidae	5/3	80/164	35/91
Scleridae	3/6	70/170	158/362
Mecoptophilidae	96/89	70/97	9/20
Dolichopodidae	245/369	321/489	1484/2292
Muscidae	59/115	179/356	76/117
Ephydriidae	41/96	136/349	115/680
Empididae	244/409	272/728	20/52
Phoridae	17/12	127/160	89/121
Sciomyzidae	9/12	38/49	6/15
Sarcophagidae	13/23	29/122	8/8
Syrphidae	2/5	14/15	-/13
Canaceidae	21/6	40/103	145/337
Culicidae	—	1/3	1/-
Tabanidae	—	-/4	2/9
Athericidae	—	4/12	-/1

Tabla 4 (continuación)

Pipunculidae	—	16/5	—
Stratiomyidae	—	-/6	2/2
Blephariceridae	—	—	1/-
Subtotal	3485/6126=9611	3537/8320=11857	4323/9243=13566
Plecoptera			
Perlidae	9/3	—	—
Subtotal	9/3=12	—	—
Hymenoptera			
Eulophidae	2/3	2/30	-/5
Scelionidae	10/22	29/43	23/48
Braconidae	6/4	9/24	4/10
Ichneumonidae	3/6	7/29	2/1
Diapriidae	2/4	100/66	14/7
Trichogrammatidae	—	-/8	—
Mymaridae	—	-/6	1/1
Pteromalidae	—	-/2	1/1
Subtotal	23/39=62	147/208=355	45/73=118
Lepidoptera			
Pyralidae	1/-	25/14	-/6
Subtotal	1/-=1	25/14=39	-/6=6
Total	4136/7193=11329	4518/9448=13966	4607/9637=14244
Total General		<u>39.539</u>	

En la zona A no se observa, de acuerdo con los valores de precipitación (tabla 1), una diferenciación clara entre el periodo lluvioso y el seco; sólo abril se caracteriza por ser un mes de alta pluviosidad, al compararlo con los meses restantes. Por lo tanto, para la discusión se tendrán en cuenta sólo los meses más secos (enero, febrero y marzo) y los más lluviosos (abril, septiembre y diciembre). Las pequeñas diferencias entre un mes y otro en relación con la precipitación dificulta el análisis de la emergencia de los insectos en esta zona y la posible influencia de los periodos de lluvia y sequía.

Únicamente la familia Pyralidae (Lepidoptera) es exclusiva del periodo más seco (fig. 6); se capturó en enero. En forma similar durante el periodo de lluvias se encontró emergencia exclusiva solamente de la familia Psychomyiidae (Trichoptera) en abril. De otro lado, las familias Glossosomatidae en mayo y Calopterygidae en octubre emergieron luego de un mes de alta precipitación.

Es necesario destacar que la precipitación en abril fue notablemente superior a la registrada en los meses de septiembre y diciembre. También debe destacarse que en abril y diciembre emergieron 17 familias, en septiembre 23 y en mayo el mayor número de familias (28) y de individuos, para una precipitación ligeramente por debajo del promedio.

De acuerdo con las consideraciones anteriores se concluye que durante los meses de mayor precipitación (abril, septiembre y diciembre), no solamente no se presentó el mayor porcentaje de emergencia, sino que también el número de familias que emergió exclusivamente durante este periodo es bastante bajo. Sin embargo, las mayores precipitaciones registradas en abril podrían tener alguna incidencia en la abundante emergencia observada en mayo (tabla 9).

Es conveniente mencionar la posible influencia de los bajos valores del pH conjuntamente con una reduci-

Tabla 5. Distribución mensual de machos/hembras en la zona A (El Retiro).

Grupo	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M
Ephemeroptera												
Baetidae	-	1/-	1/-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Trichoptera												
Hydropsychidae	10/18	58/88	78/113	43/74	107/132	88/143	58/73	18/23	6/16	12/7	21/11	13/17
Helicopsychidae	-	-/3	-/2	-/1	2/5	-/5	-/2	-	1/-	-	-	1/-
Leptoceridae	3/1	6/9	5/2	3/2	-/3	1/4	3/5	-/1	-/4	1/3	-/4	2/3
Odonoceridae	-	3/2	-/3	2/2	-/1	1/-	-	-/1	-	-/1	-	-
Hydrobiosidae	-	-	-/1	-/1	1/-	1/-	-/2	-	-	-	-	-
Phlebotamidae	-	-	-	-	1/-	1/-	-/1	-/1	1/-	-/1	1/-	-/1
Calamoceratidae	-	1/-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-/1
Psychomyiidae	-/1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Glossosomatidae	-	-/2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hydroptilidae	5/6	28/52	7/59	4/21	11/40	11/16	7/21	-	-/4	-/3	-/4	2/2
Odonata												
Calopterygidae	-	-	-	-	-	-	-/1	-	-	-	-	-
Diptera												
Chironomidae	418/630	401/660	390/512	412/560	115/370	97/208	31/193	27/222	74/109	64/155	141/244	292/406
Tipulidae	3/33	27/56	40/85	18/28	29/39	21/39	18/20	8/15	4/29	9/12	6/18	8/18
Ceratopogonidae	9/11	20/117	5/76	3/12	-/11	2/8	1/6	-/4	2/10	-/6	2/3	1/4
Simuliidae	2/4	10/12	10/13	2/3	1/3	1/4	2/1	1/1	-	-	-	-
Psychodidae	-	-/2	1/-	-	1/-	-/3	-	-	1/1	-/2	-/2	-/2
Dixidae	-	-	-	-	-/1	-	-	-	-	-/1	-	-/1
Ceidomyiidae	-	2/2	-	-	2/-	-	-	-	-	-	-	1/1
Sciadidae	-/1	-/1	-	-	1/4	-	-	-	-	-	-	2/-
Micetophiliidae	5/2	2/7	10/6	2/3	1/3	5/11	7/8	4/6	54/38	3/1	1/2	2/2
Dolichopodidae	14/10	48/75	61/81	43/59	26/44	29/43	14/24	1/-	3/3	1/3	3/19	1/8
Muscidae	2/3	4/6	7/19	6/20	7/9	7/16	17/17	3/9	4/6	-/2	2/6	-
Ephydriidae	3/8	12/27	6/19	4/8	3/4	3/6	2/6	-/4	2/4	1/2	4/6	1/2
Empididae	7/19	54/85	59/78	23/41	58/58	21/50	11/33	4/12	7/8	8/3	8/7	7/15
Phoridae	4/-	4/3	5/1	2/3	1/1	-/1	-/1	-	-/1	-	1/1	-
Sciomyzidae	-	1/3	1/3	-	-	2/1	3/2	-	2/2	-	-	-/1
Sarcophagidae	-	-/2	1/2	1/6	1/2	1/4	1/2	-	1/1	1/2	3/-	3/3
Syrphidae	-	-	-	1/1	-/1	1/1	-	-/1	-	-	-	-/1
Caneceidae	-	6/-	6/3	6/-	-/1	-	3/-	-	-	-/1	-/1	-
Plecoptera												
Perlidae	-	-	1/-	2/-	5/3	-	1/-	-	-	-	-	-
Hymenoptera												
Eulophidae	-	1/1	-	-	-/1	1/-	-	-	-	-/1	-	-
Scelionidae	-/1	2/5	3/2	1/-	1/-	-/4	-	-	-	3/10	-	-
Braconidae	-	2/1	3/1	-	-	-	-	-	-	1/2	-	-
Ichneumonidae	-	1/4	-	-	-/1	-	-	-	-	2/1	-	-
Diapriidae	1/-	-	-/1	-	1/1	-/2	-	-	-	-	-	-
Lepidoptera												
Pyridae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1/-	-	-

Tabla 6. Distribución mensual de machos/hembras en la zona B (Enviado)

Grupo	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M
Ephemeroptera												
Leptophlebiidae	1/-	-	-	1/1	-	-	-	-	-	-	-	-
Baetidae	3/-	1/-	-	1/-	-	-	-	-	-	-	3/1	-
Tricorythidae	-1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Trichoptera												
Hydropsychidae	38/19	8/11	7/13	21/21	7/8	-1	-8	3/5	3/6	6/6	2/3	2/5
Hellomyzidae	151/161	52/54	21/17	87/50	47/39	28/14	8/18	43/38	4/5	7/12	12/11	25/21
Glossosomatidae	2/4	2/2	-	1/3	1/1	-	-	-	-	1/4	-	2/4
Hydrobiosidae	-3	1/1	1/-	-	-	-	-	2/1	-	1/1	-	-
Psychomyiidae	3/1	-	-	1/2	-	-	-	-	-	1/-	-	-
Phlebotomidae	21/28	3/7	4/4	8/14	3/12	-2	1/1	1/8	-	-1	1/4	1/2
Calamoceratidae	1/1	1/1	-	-1	2/1	-	-1	-2	-2	-	3/-	-3
Lepicoaridae	-3	1/-	1/-	4/4	3/2	-	-	-1	1/1	-	-	-
Hydroptilidae	37/69	22/38	14/4	27/30	4/6	2/2	-3	3/10	1/-	8/19	1/16	4/14
Odonata												
Calopterygidae	1/-	-	-	-1	-4	-	-1	-	-	-	-	-
Coenagrionidae	4/8	4/2	3/6	8/2	-1	1/1	-1	1/1	-	-	1/1	-
Libellulidae	1/1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gomphidae	1/-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Diptera												
Tipulidae	44/69	69/75	38/53	49/76	22/90	38/53	18/39	33/57	42/79	57/91	38/51	28/114
Chironomidae	328/587	285/444	105/218	114/285	80/164	81/185	33/82	50/142	73/186	136/253	98/251	54/178
Ceratopogonidae	41/88	22/158	48/187	8/197	3/125	7/22	8/54	12/78	3/37	3/36	1/100	8/85
Simuliidae	4/3	1/1	2/2	8/1	2/1	1/-	1/2	2/-	-	-	-2	-
Diidae	-2	-	-	-3	1/-	-	-1	2/3	1/4	11/18	-	-
Psychodidae	24/14	4/8	11/7	5/4	5/1	1/1	1/-	5/20	9/19	10/35	11/15	10/18
Miotophidae	11/12	12/12	8/7	2/9	11/7	9/3	8/11	3/9	1/2	-9	4/9	4/7
Scleridae	5/11	1/11	8/17	7/14	2/27	8/20	6/13	10/27	3/8	5/12	8/8	12/13
Cecidomyiidae	1/4	3/14	7/18	5/21	14/37	11/8	3/5	4/12	7/4	3/14	13/17	9/10
Culicidae	-	-	-1	-1	-	1/-	-1	-	-	-	-	-
Dolichopodidae	70/82	60/63	24/33	19/42	28/82	11/18	13/29	9/35	7/21	25/41	16/18	41/55
Empididae	29/43	48/75	22/31	28/115	25/86	7/31	8/9	24/22	2/17	30/79	31/131	20/69
Phoridae	20/27	18/10	14/8	9/5	5/2	3/11	11/31	31/57	1/-	1/1	3/4	10/4
Muscidae	25/21	-1	3/11	10/13	18/30	3/10	11/30	31/57	11/17	23/71	25/54	18/41
Sarcophagidae	2/3	-2	3/10	2/32	6/40	3/13	9/9	1/1	1/2	-1	2/5	-4
Ephydriidae	35/57	25/50	30/74	11/38	8/36	1/4	2/14	3/32	-2	3/8	2/5	16/31
Sciomyzidae	3/6	4/4	-3	5/3	5/3	5/7	1/1	1/3	-4	7/8	2/4	3/5
Tabanidae	-	-	-	-2	-	-	-	-	-	-1	-1	-
Cannucidae	9/18	9/19	5/11	3/3	3/5	-1	2/7	3/8	1/3	3/8	1/9	1/11
Syrphidae	-1	1/-	2/-	3/2	8/4	1/2	1/4	-	-	-1	-	-1
Athericidae	-1	-	1/-	1/-	-2	-	-	-1	-	-4	2/2	-2
Pipunculidae	3/-	-	-	2/2	3/-	-1	4/-	3/1	-	1/-	-1	-
Stratiomyidae	-	-	-1	-	-2	-	-1	-	-	-1	-	-1
Hymenoptera												
Eulophidae	1/9	-13	1/3	-3	-1	-1	-	-	-	-	-	-
Scelionidae	23/18	-10	2/5	2/2	1/4	-2	-	-	-	-	-	1/2
Bracconidae	3/5	-1	1/3	1/7	3/1	1/2	-1	-	-	-2	-1	-1
Diapriidae	88/23	4/14	1/8	3/7	2/7	-5	1/2	-1	-	-1	-	1/-
Ichnumonidae	4/7	-2	1/2	-5	1/4	1/2	-1	-	-	-	-2	-4
Trichogrammatidae	-3	-3	-	-1	-	-1	-	-	-	-	-	-
Mymaridae	-3	-	-1	-1	-1	-	-	-	-	-	-	-
Pteromalidae	-	-1	-	-	-1	-	-	-	-	-	-	-
Lepidoptera												
Pyralidae	2/-	-	-	-	-	-	1/2	1/2	4/2	5/3	8/4	4/1

Tabla 7. Distribución mensual de machos/hembras en la zona C (Sopetrán)

Grupo	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M
Ephemeroptera												
Baetidae	11/16	43/33	2/1	-	-	2/1	1/1	-	1/-	-/1	-/1	-
Trichorythidae	1/2	-/3	1/4	2/3	2/3	2/4	2/3	-	-	-/1	1/1	-/1
Trichoptera												
Hydropsychidae	-/3	3/11	3/5	2/4	-/1	2/4	5/1	-	-/3	2/2	1/-	-/1
Helicopsychidae	1/2	2/2	5/2	1/-	-	-/1	1/2	-/2	-	-/1	-	-
Calamoceratidae	-	1/-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Glossocoenatidae	-/1	2/4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Psychomyiidae	-	-	-	-	-	-/1	-	-	-	-	-	-
Phlypotemidae	-	1/-	3/-	1/-	-/1	-	-	-	-	-	-	-
Hydroptilidae	23/41	33/59	23/22	17/26	13/18	3/8	4/1	-/1	-	-	-	1/-
Odonata												
Cordulidae	-	1/-	-	-	-	-	-	-	-	1/-	-	-
Coenagrionidae	-	-	-/1	-	-	-	-/1	-	1/-	-/1	-	-
Calopterygidae	-	-	-/1	-/1	-	-	-	-	-	-	-	-
Diptera												
Chironomidae	121/312	177/463	64/135	205/210	223/336	19/48	12/60	25/38	22/36	31/56	18/29	30/36
Ceratopogonidae	33/401	49/602	72/587	50/236	38/188	13/65	18/99	8/40	7/30	12/101	9/16	14/36
Simuliidae	102/115	252/110	16/25	27/6	17/9	1/2	-/1	1/-	1/1	2/2	-/1	-
Psychodidae	198/203	139/195	43/78	17/29	12/31	4/20	4/9	-/2	1/4	9/13	9/8	4/11
Solariidae	2/9	3/10	-/12	-/3	3/3	6/10	-/4	82/147	20/43	12/51	17/37	6/23
Cecidomyiidae	1/9	2/13	-/2	5/14	11/18	2/9	3/9	1/2	-/2	4/11	-	4/8
Tipulidae	6/15	8/22	9/11	5/9	3/5	-/2	1/3	3/10	2/8	4/7	2/1	2/5
Mosetophilidae	1/2	2/1	-/2	2/4	1/-	1/5	1/2	-/2	-/2	1/-	-	-
Culioidae	-	-	-	-	-	1/-	-	-	-	-	-	-
Dixidae	-	-	-	-	-	-	-	-/1	-	-	-	-
Biophareceridae	-	-	-	-	-	-	-	1/-	-	-	-	-
Dolichopodidae	230/418	298/423	358/497	277/387	191/317	50/109	38/28	11/15	7/13	16/48	3/12	11/15
Phoridae	21/36	26/43	13/16	11/9	4/4	-/3	4/4	1/-	4/-	1/5	1/1	5/-
Muscidae	12/19	2/2	30/41	6/14	5/4	7/4	8/5	1/-	2/11	5/15	-	-/2
Ephydriidae	9/46	10/31	45/251	20/31	13/58	4/26	6/3	1/15	-/28	2/30	-/23	5/28
Canacoidae	37/76	39/85	22/43	18/29	10/22	4/14	1/9	-/1	2/7	8/13	3/12	3/7
Empididae	4/9	11/16	2/5	-/2	1/9	-	1/2	1/3	-	-/4	-	-/1
Sarcophagidae	-/1	-/1	5/4	2/1	1/-	-	-	-	-	-	-	-/1
Solomyzidae	-/1	-	5/6	-/1	-	-/1	1/-	-/1	-/1	-/2	-/1	-/1
Syrphidae	-/1	-/3	-/4	-/2	-/1	-	-/1	-	-	-	-	-/1
Tabanidae	-	1/2	-/4	1/3	-	-	-	-	-	-	-	-
Stratiomyidae	-	-	-	-/1	-	-	-	-	-	2/1	-	-
Athericidae	-	-/1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hymenoptera												
Scelionidae	1/2	2/3	7/9	6/22	4/4	-/2	-/3	1/1	-	1/2	-	1/-
Braconidae	-	-	-	-	1/5	1/3	-	-/1	-	2/1	-	-/1
Eulophidae	-	-	-	-	-	-	-/2	-	-	-/2	-/1	-
Myrmecidae	-	-	-	-	-/1	-	1/-	-	-	-	-	-
Diapriidae	-	-	2/2	-/1	1/-	1/1	-/1	-	-	2/1	1/1	-
Ichneumonidae	-	-	-	-	-	-/1	1/-	1/-	-	-	-	-
Pteromalidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-/1	-	1/-	-
Lepidoptera												
Pyralidae	-	-/2	-/1	-	-/1	-	-/1	-/1	-	-	-	-

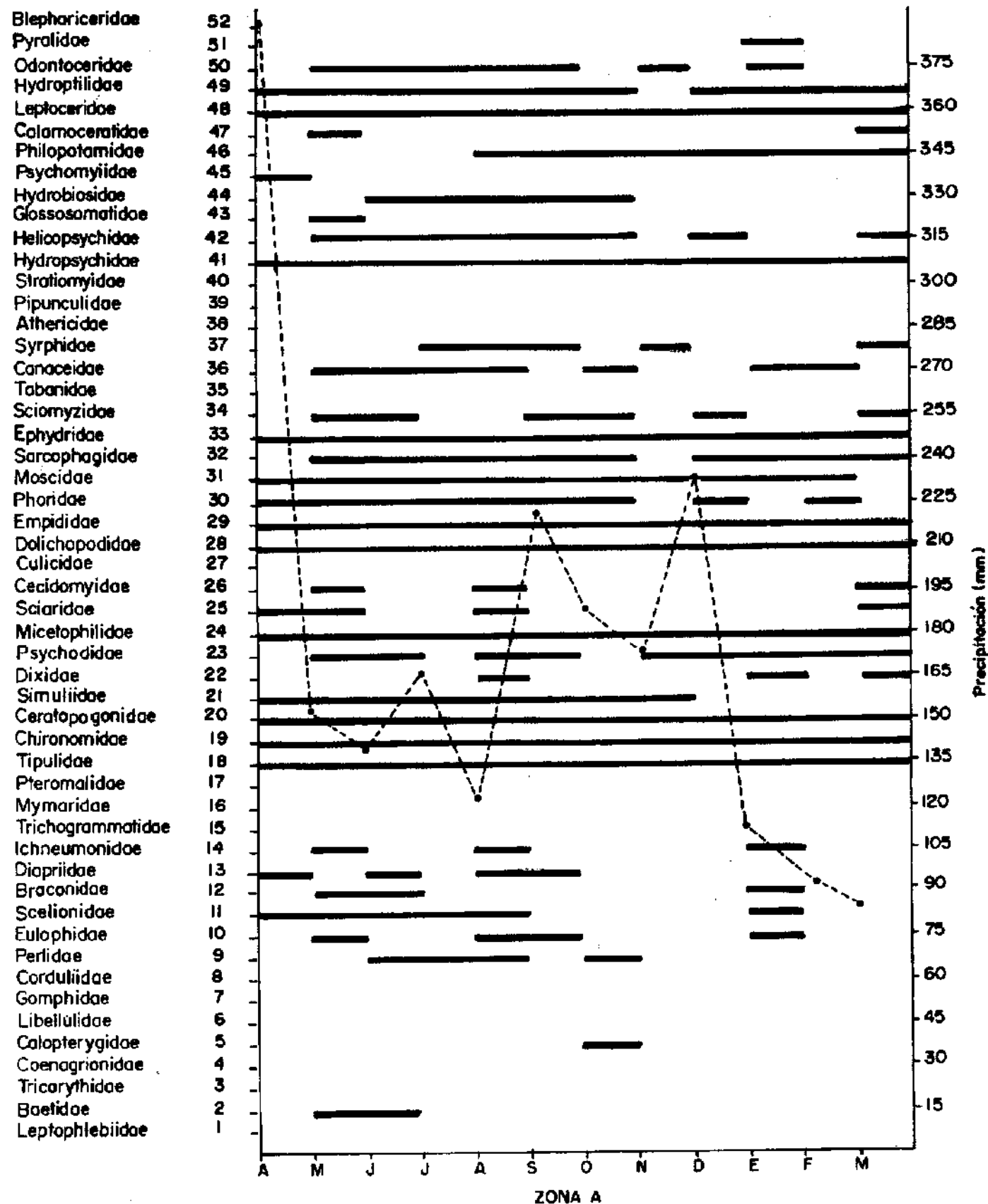


Fig. 6. Emergencia de las diferentes familias a lo largo del periodo de estudio de la zona A. La línea punteada indica la precipitación.

da precipitación durante el periodo de agosto a noviembre cuando emergió un alto porcentaje de familias (34.2%). Podría afirmarse que estos dos parámetros no ocasionaron aparentemente cambios en la emergencia de los insectos en la zona A. Los valores de pH inferiores a 5.5 afectan este proceso, como ha sido demostrado en las zonas templadas por Mattias (1982), quien encontró que un valor de 4.0 constituye el punto crítico para numerosas especies. Es necesario, además, considerar el desconocimiento que en general se tiene acerca de la duración del desarrollo larval de la mayoría de las especies de insectos en nuestro medio por lo que es imposible hacer afirmaciones con absoluta certeza en relación con los factores ambientales participantes en el desencadenamiento de los procesos reproductivos de los insectos acuáticos.

Es importante anotar que durante el primer semestre del estudio la emergencia fue superior a la del segundo, así como también la precipitación, aunque no en forma tan marcada (tabla 9).

En esta zona se pueden distinguir claramente dos grupos de acuerdo con su abundancia y con la relación de sexos (tabla 4): primero, los dípteros y los tricópteros y segundo, los órdenes restantes pobremente representados. La relación de sexos de los tricópteros y los dípteros es bastante similar (1:1.6 y 1:1.7, respectivamente, machos: hembras). En los himenópteros, a pesar de ser menos abundantes, la relación de sexos es muy similar (1:1.7). Es necesario, además, hacer referencia al hecho de que aquí los plecópteros se caracterizan por presentar, en contraste con los grupos más numerosos, una relación de 3:1, lo que podría estar determinado por el bajo número de organismos capturados. No obstante, no se puede descartar el hecho de que esto suceda así en la naturaleza. Los otros grupos están tan escasamente representados, que sería riesgoso hacer afirmaciones en este sentido.

Zona B (Envigado)

En esta zona se capturaron 13.966 individuos. Se caracterizó por presentar el mayor número de familias (48) agrupadas en seis órdenes; aquí los dípteros constituyeron el grupo más numeroso (tabla 8).

Las familias Tipulidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Psychodidae, Micetophilidae, Sciaridae, Cecidomyiidae, Dolichopodidae, Empididae, Phoridae, Muscidae, Sarcophagidae, Ephydriidae, Sciomyzidae, Cana-

celidae, Hydropsychidae, Helicopsychidae e Hydroptilidae, emergieron continuamente durante todo el periodo de estudio (fig. 7) y constituyeron en total el 36.7% de las familias capturadas; entre éstas el 83.3% hace parte del orden Diptera y el 16.7% son tricópteros. Por lo tanto, para un alto porcentaje de familias (63.3%) el ciclo reproductivo podría estar aparentemente relacionado con las variaciones climáticas estacionales, tal como se observó en la zona A.

De otro lado, las familias Braconidae, Diapriidae (Hymenoptera) y Philopotamidae (Trichoptera) se encontraron durante casi todo el periodo de estudio. Braconidae estuvo ausente en noviembre y diciembre, Diapriidae en diciembre y febrero y Philopotamidae en diciembre.

En esta zona los valores de precipitación presentaron una tendencia relativamente uniforme a través del año (tabla 2). Nuevamente, como en la zona A, se hace bastante difícil diferenciar claramente entre los dos periodos estacionales de lluvias y de sequía; por lo tanto, se tomaron aquí para la discusión el periodo de enero a marzo y el mes de junio como época seca y los meses de abril, noviembre y diciembre como época de lluvia. La similitud en los datos mensuales de precipitación dificulta el análisis de la emergencia de los insectos en esta zona y la posible influencia de la lluvia y la sequía.

En esta zona no se encontró ninguna familia que emergiera exclusivamente durante los meses más secos, mientras que sólo en abril (alta precipitación) fueron capturadas las familias Libellulidae y Gomphidae (Odonata) y Trichorythidae (Ephemeroptera)(fig. 7).

Mientras que las mayores precipitaciones en la zona B se registraron en los meses de abril, noviembre y diciembre, las menores se observaron en junio, enero y marzo. En abril emergió el mayor número de familias (44) que corresponden al 91.66% y el mayor número de individuos (2645) (tabla 9). Este mes es el segundo en importancia en relación con los niveles de precipitación después de diciembre. Es necesario anotar, además, que el mes de mayor emergencia está precedido por el de menor precipitación. Este hecho contrasta con lo observado en la zona A donde el mes de mayor precipitación, precede al de mayor emergencia.

En esta zona los niveles de más baja emergencia se presentan durante el periodo de lluvias de octubre a

Tabla 8. Número y porcentaje de órdenes, familias e individuos recolectados en cada una de las tres zonas

	Zona A	Zona B	Zona C
Nº de órdenes	7	6	6
Nº de familias	37	46	43
% del total de las 52 familias encontradas	71.15	92.30	82.69
Nº total de individuos	11.329	13.966	14.244
% del total de individuos encontrados (39.536)	28.65	35.32	36.02
Nº machos/hembras	4136 7193	4519 9448	4697 9837
% del total de hembras/machos encontrados (13.261/26.278)	31.18 27.37	34.06 35.96	34.74 36.87

diciembre y en marzo, cuando la precipitación fue muy baja (tabla 9). Este hecho niega aparentemente la posibilidad de una relación entre los patrones estacionales de precipitación y la emergencia de los insectos en la zona. Nuevamente los dípteros y los tricópteros son los grupos más representativos. Sin embargo, las relaciones entre los sexos son, en contraste con la zona A, bastante diferentes, ya que mientras los tricópteros muestran una relación 1:1.3, los dípteros se presentan 1:2.3. Para el tercer grupo en importancia numérica, los himenópteros, la relación es 1:1.4. En esta zona nuevamente aquellos órdenes donde las poblaciones son pequeñas el número de machos en relación con el de hembras es mayor (tabla 4).

Zona C (Sopetrán)

En esta zona se capturó el mayor número de individuos (14.244) agrupados en 43 familias y seis órdenes. Nuevamente los dípteros, como en las dos estaciones anteriores, son el grupo más rico en familias (tabla 8).

En total emergieron permanentemente durante todo el periodo de estudio diez familias: Tipulidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Simuliidae, Psychodidae, Sciaridae, Dolichopodidae, Phoridae, Ephydriidae y Canacellidae, las cuales representan únicamente el 20.4% del total de familias capturadas y pertenecen

al orden Diptera (fig. 8). Por lo tanto, los cinco órdenes restantes encontrados en esta zona emergieron en forma discontinua durante la investigación. El bajo número de familias que emergió permanentemente a través de todo el periodo de estudio, supone la incidencia de algunos factores abióticos sobre los ciclos reproductivos.

En esta zona, cinco familias del orden Diptera y una del orden Trichoptera emergieron durante gran parte del periodo de estudio, exceptuando para Simuliidae el mes de marzo, para Micetophilidae febrero y marzo, para Cecidomyidae y Muscidae febrero, para Sciomyzidae mayo y agosto y, finalmente, entre los tricópteros, para la familia Hydropsychidae el mes de noviembre (fig. 8). Para las anteriores familias, exceptuando Sciomyzidae e Hydropsychidae, los meses donde no hubo emergencia coincide con el periodo más seco. Lo anterior hace suponer una relación entre los bajos valores pluviométricos y la suspensión de los procesos reproductivos de estas familias.

Aquí los valores de precipitación permanecen bajos y relativamente constantes (tabla 9); sólo en octubre los niveles son superiores a 100 mm. Por otro lado, de enero a marzo se observa una gradual reducción de la pluviometría hasta alcanzar un valor tan bajo como 5.8 mm en marzo. Para el análisis se consideró el periodo de enero a marzo como seco y octubre como la época de lluvia.

En la zona C no se presentó emergencia exclusiva para los periodos secos y lluviosos; las familias capturadas únicamente en una ocasión fueron: Dixidae y Blephariceridae en noviembre, Culicidae y Psychomyiidae en septiembre y Athericidae y Calamoceratidae en mayo. Sólo para Dixidae y Blephariceridae podría existir una relación con las altas precipitaciones registradas en octubre.

Aquí la precipitación es especialmente baja de enero a marzo. En este periodo y en los meses de octubre a diciembre, ambos del segundo semestre del estudio, el número de individuos que emergieron fue notablemente menor que en el primer semestre, durante el cual la precipitación fue más alta. En la zona C las lluvias son bastante estables de abril a diciembre, exceptuando a octubre, cuando se registra la máxima (161.9 mm) (fig. 8). En el periodo de enero a marzo se presenta una gradual y relativamente drástica reducción en la pluviosidad. En octubre, mes de alta precipitación, emergió el mayor número de familias (29), mientras que en marzo, periodo de menor

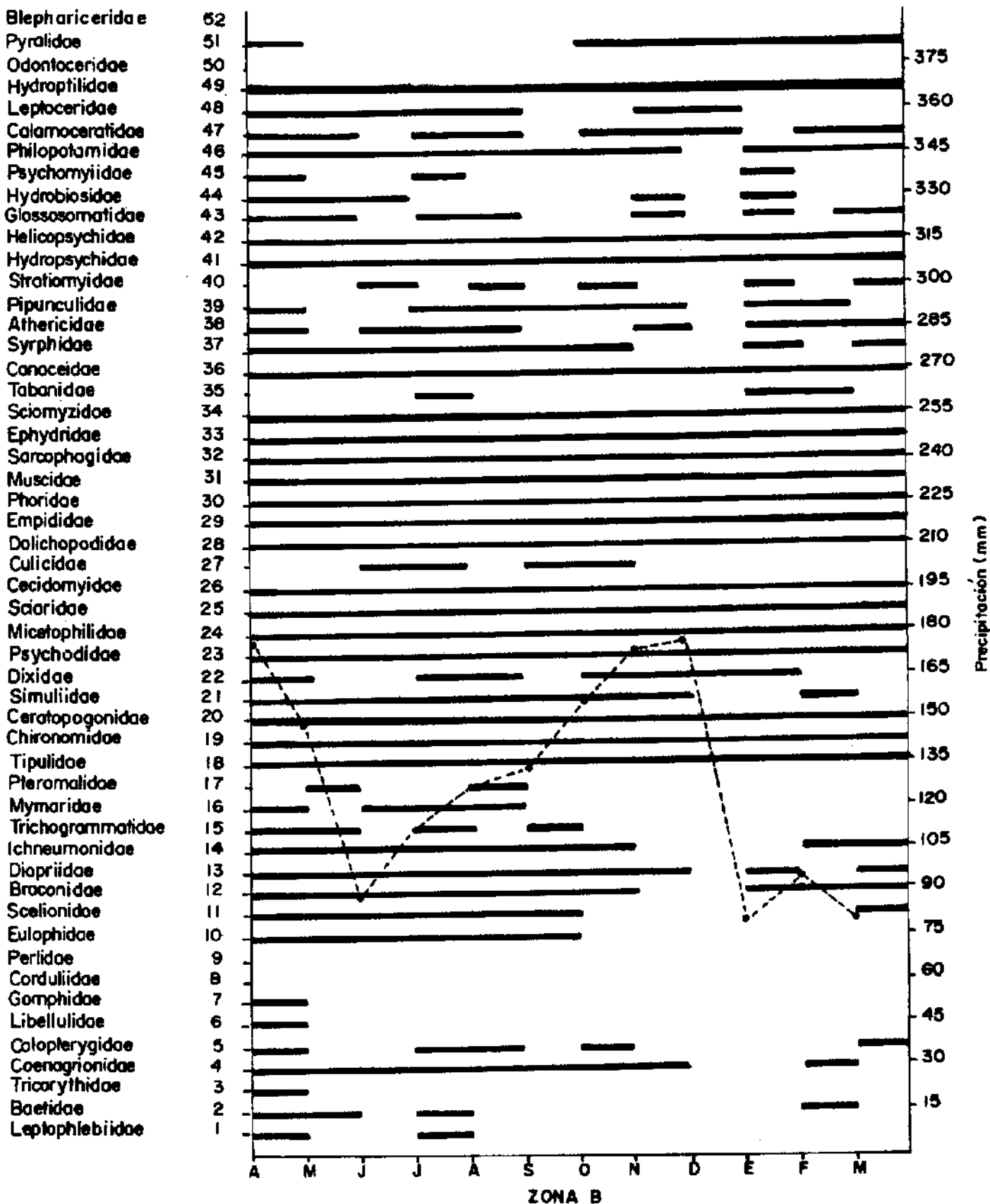


Fig. 7. Emergencia de las diferentes familias a lo largo del periodo de estudio de la zona B. La línea punteada indica la precipitación.

Tabla 9. Variación mensual del número de familias y de individuos en emergencia y de precipitación en cada una de las tres zonas.

Zona A

Mes	Nº de familias	Nº de individuos	Precipitación
Abril	17	1232	384.3
Mayo	28	1890	154.4
Junio	25	1780	132.2
Julio	21	1439	166.4
Agosto	28	1110	124.8
Septiembre	23	857	223.1
Octubre	21	598	188.3
Noviembre	15	363	176.3
Diciembre	17	390	233.1
Enero	22	326	117.6
Febrero	16	521	92.8
Marzo	19	823	83.6

Zona B

Mes	Nº de familias	Nº de individuos	Precipitación
Abril	44	2645	179.3
Mayo	34	1745	148.0
Junio	33	1131	89.1
Julio	41	1455	113.1
Agosto	37	1065	129.9
Septiembre	30	624	133.9
Octubre	32	525	155.0
Noviembre	30	907	173.5
Diciembre	22	594	184.9
Enero	31	1244	81.4
Febrero	29	1060	94.2
Marzo	30	971	81.2

Zona C

Mes	Nº de familias	Nº de individuos	Precipitación
Abril	23	2551	91.8
Mayo	27	3309	94.5
Junio	29	2553	60.8
Julio	27	1786	91.6
Agosto	24	1602	69.6
Septiembre	25	468	83.2
Octubre	29	353	161.9
Noviembre	22	425	81.7
Diciembre	20	260	92.3
Enero	22	484	49.5
Febrero	20	208	27.0
Marzo	18	249	5.8

precipitación, el menor número (18). Sin embargo, en esta zona el menor número de individuos se capturó en febrero y en marzo. En octubre, de otro lado, el número de individuos en emergencia es bastante bajo en relación con mayo, donde se registró el mayor número.

En resumen, en esta zona el número de familias y de organismos es más bajo durante el periodo seco, mientras que en el mes de máxima precipitación emerge el mayor número de familias, pero no el mayor número de individuos. Una respuesta a este fenómeno podría encontrarse en el gran número de dípteros en emergencia en esta época. Finalmente, en esta zona parece existir una relación más clara entre la presencia e intensidad de las lluvias y el número de familias en emergencia, lo cual no ha podido ser claramente establecido en las dos zonas analizadas anteriormente.

En esta zona, en contraste con las estaciones A y B, el número de hembras siempre fue superior al de machos en todos los órdenes capturados (tabla 4). La relación de sexos en los tricópteros y en los dípteros es 1:1.13 y 1:2.38, respectivamente. Estos valores están más cerca a los registrados en la zona B que a los de la zona A. La relación de sexos en los odonatos (1:1.66) y en los himenópteros (1:1.63) es bastante similar a lo obtenido en la zona B. Finalmente, en esta estación la relación de sexos en los efemerópteros es más cercana a 1 (1:1.19).

En las figuras 9 a 15 se observa un ejemplar adulto de cada uno de los órdenes de insectos capturados. La tabla 10 presenta un listado de los tricópteros hallados en cada una de las tres zonas.

Formas larvales

La discusión acerca de los organismos béticos se orientará principalmente tratando de comparar las características de la fauna de macroinvertebrados y, especialmente, las larvas de los insectos, con relación a los adultos en emergencia. No obstante, debido a la carencia de un estudio cuantitativo, el único criterio a utilizar será la presencia de las diferentes formas larvales de sólo cinco órdenes de los siete encontrados como formas adultas, ya que los lepidópteros y los himenópteros no se encontraron en estadio larval. Mientras que los lepidópteros están escasamente representados como adultos, los himenópteros son relativamente abundantes. La ausencia

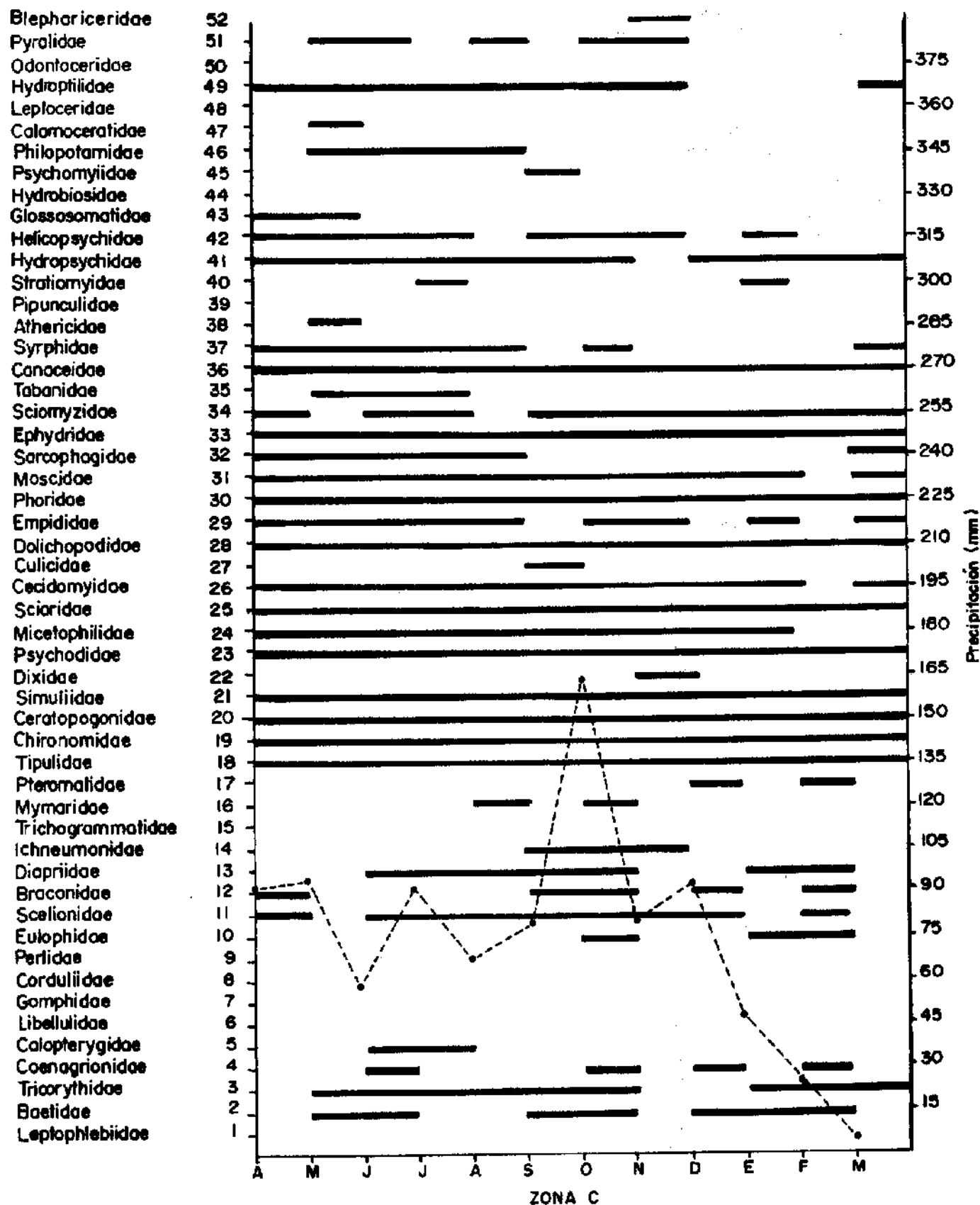


Fig. 8. Emergencia de las diferentes familias a lo largo del periodo de estudio de la zona C. La línea punteada indica la precipitación.

Tabla 10. Lista de los tricópteros hallados en cada una de las tres zonas

Taxon	Zona		
Calamoceratidae			
<i>Phylloicus</i> (cerc. <i>abdominalis</i>) sp. 1		B	
<i>Phylloicus</i> sp. 2	A		
<i>Phylloicus</i> sp. 3			C
Glossosomatidae			
<i>Mexitrichia elongata</i> FLINT		B	
<i>Mortonella</i> sp.	A	B	
<i>Protophila</i> (cerc. <i>condytilera</i>) sp.			C
Helicopsychidae			
<i>Helicopsyche angulata</i> FLINT		B	
<i>Helicopsyche vergelana</i> ROSS			C
<i>Helicopsyche</i> (cerc. <i>cotopaxi</i>) sp.	A		
Hydrobiosidae			
<i>Atopsyche callosa</i> NAVAS	A	B	
<i>Atopsyche</i> sp.	A		
Hydropsychidae			
<i>Centromacronema apicale</i> WALKER		B	
<i>Centromacronema</i> sp.	A		
<i>Leptonema albivorens</i> WALKER		B	C
<i>Leptonema stigmatosum</i> ULMER		B	
<i>Leptonema</i> sp.		B	
<i>Smicridea bivittata</i> HAGEN			C
<i>Smicridea nigripennis</i> BANKS			C
<i>Smicridea</i> sp. 1	A	B	
<i>Smicridea</i> sp. 2		B	C
<i>Smicridea</i> sp. 3	A		
Hydroptilidae			
<i>Alisotrichia</i> sp. 1			C
<i>Alisotrichia</i> sp. 2			C
<i>Alisotrichia</i> sp. 3			C
<i>Hydroptila</i> sp. 1		B	C
<i>Hydroptila</i> sp. 2	A	B	
<i>Hydroptila</i> sp. 3	A		
<i>Hydroptila</i> sp. 4	A		
<i>Hydroptila</i> sp. 5		B	
<i>Leucotrichia fairchildi</i> FLINT			C

de este tipo de larvas podría deberse a su tamaño muy reducido y a los hábitos, ya que estos organismos parasitan a otros insectos.

Zona A (El Retiro)

Los tricópteros constituyeron el grupo más importante, representado por la familia Hydropsychidae, al igual que en el estado adulto. Dentro de los dípteros sólo se encontraron las familias Chironomidae y Simuliidae; algunas familias como Chironomidae se capturaron durante todo el año en estado adulto pero sólo se encontraron larvas en junio y diciembre.

Continuación

<i>Leucotrichia</i> sp. 1			B	
<i>Leucotrichia</i> sp. 2				C
<i>Neotrichia</i> sp. 1		A		
<i>Neotrichia</i> sp. 2				C
<i>Ochrotrichia</i> (M.) sp. 1		A	B	
<i>Ochrotrichia</i> (M.) sp. 2		A	B	C
<i>Ochrotrichia</i> (M.) sp. 3		A		
<i>Ochrotrichia</i> (M.) sp. 4		A		
<i>Ochrotrichia</i> (M.) sp. 5		A		
<i>Ochrotrichia</i> (M.) sp. 6				C
<i>Ochrotrichia</i> (M.) sp. 7			B	
<i>Ochrotrichia</i> (O.) sp. 8		A		
<i>Oxyethira azteca</i> MOSELY			B	
<i>Oxyethira</i> sp.		A		
<i>Rhyacopsyche</i> (cerc. <i>turniaebae</i>) sp.				C
Leptoceridae				
<i>Brachysetodes</i> sp. 1		A		
<i>Brachysetodes</i> sp. 2			B	
<i>Brachysetodes</i> sp. 3		A		
<i>Nectopsyche</i> sp.		A	B	
<i>Notolina</i> sp.		A		
<i>Oecetis knutsoni</i> FLINT		A	B	
<i>Oecetis</i> (cerc. <i>prolongata</i>) sp.		A		
<i>Triasnodes</i> sp.		A	B	
<i>Tripletides graciles</i> BURMEISTER		A		
Odontoceridae				
<i>Marilia</i> (cerc. <i>major</i>) sp. 1		A		
<i>Marilia</i> (cerc. <i>infundibulum</i>) sp. 2		A		
Philopotamidae				
<i>Chimarra duckworthi</i> FLINT				C
<i>Chimarra emima</i> ROSS				C
<i>Chimarra platyrhina</i> FLINT				C
<i>Chimarra</i> sp. 1			B	
<i>Chimarra</i> sp. 2				C
<i>Wormaldia planae</i> ROSS & KING				C
<i>Wormaldia</i> sp.		A	B	
Psychomyiidae				
<i>Cnodocentron</i> (cerc. <i>lausus</i>) sp.				C
<i>Polycentropus</i> sp.			B	
<i>Xyphocentron</i> sp.		A	B	

Zona B (Envigado)

Nuevamente los tricópteros constituyeron el grupo más abundante entre los macroinvertebrados bénticos capturados, lo cual contrasta otra vez con el hecho de que los dípteros se presentaron como el grupo más abundante en estado adulto. Esto se debe probablemente al pequeño tamaño de las larvas y al método de muestreo empleado.

Zona C (Sopetrán)

En esta zona se registró un incremento de las formas bénticas de los insectos. El grupo más representativo, en contraste con las zonas A y B, es Dip-

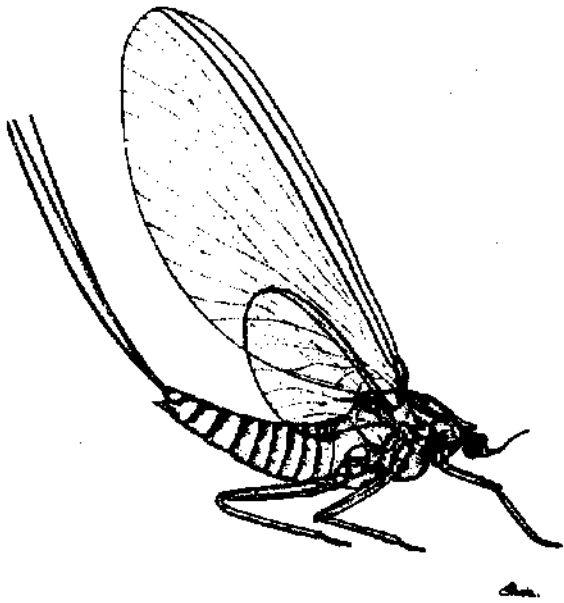


Fig. 9. Orden Ephemeroptera; Familia Baetidae.

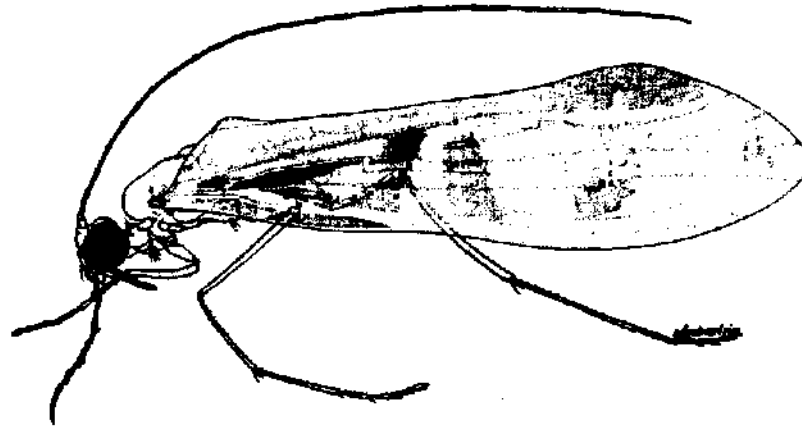


Fig. 10. Orden Trichoptera; Familia Leptoceridae.

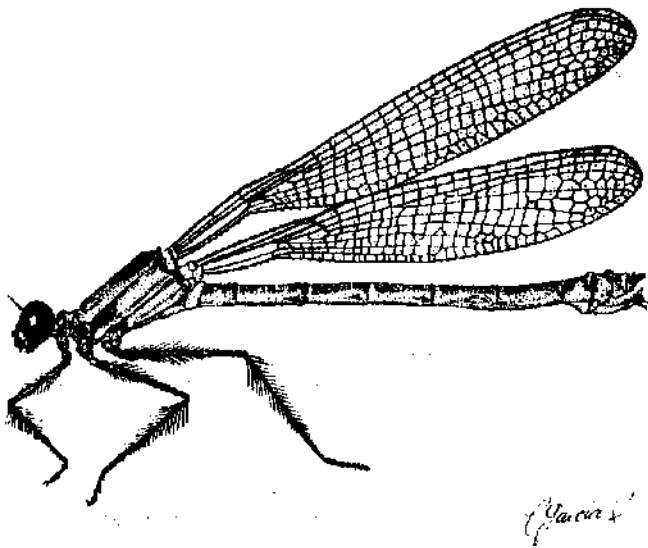


Fig. 11. Orden Odonata; Familia Coenagrionidae.

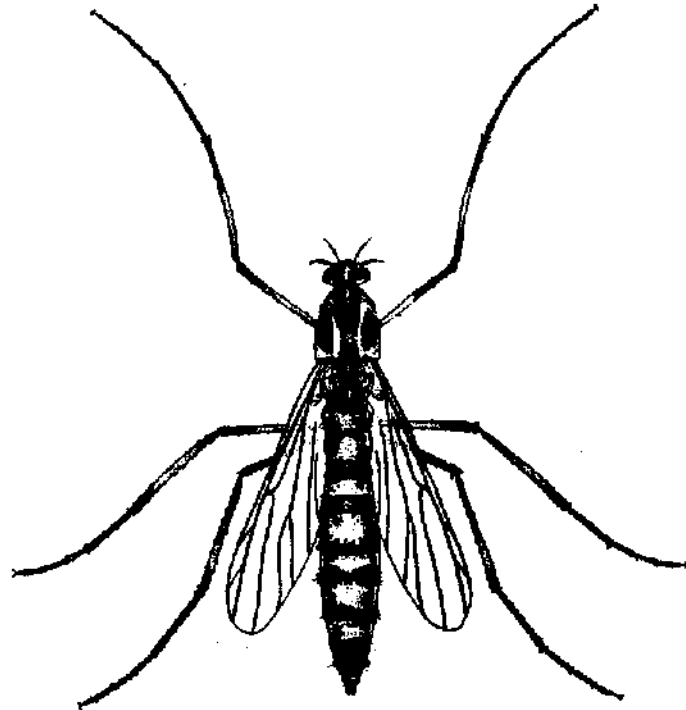


Fig. 12. Orden Diptera; Familia Chironomidae.

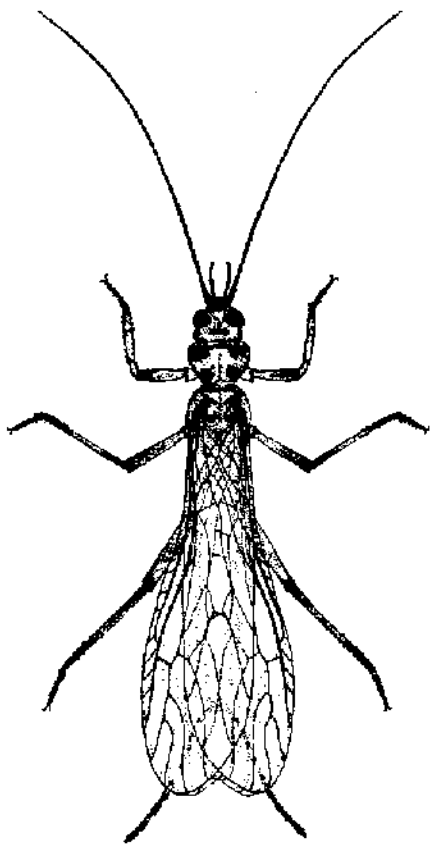


Fig. 13. Orden Plecoptera; Familia Perlidae.

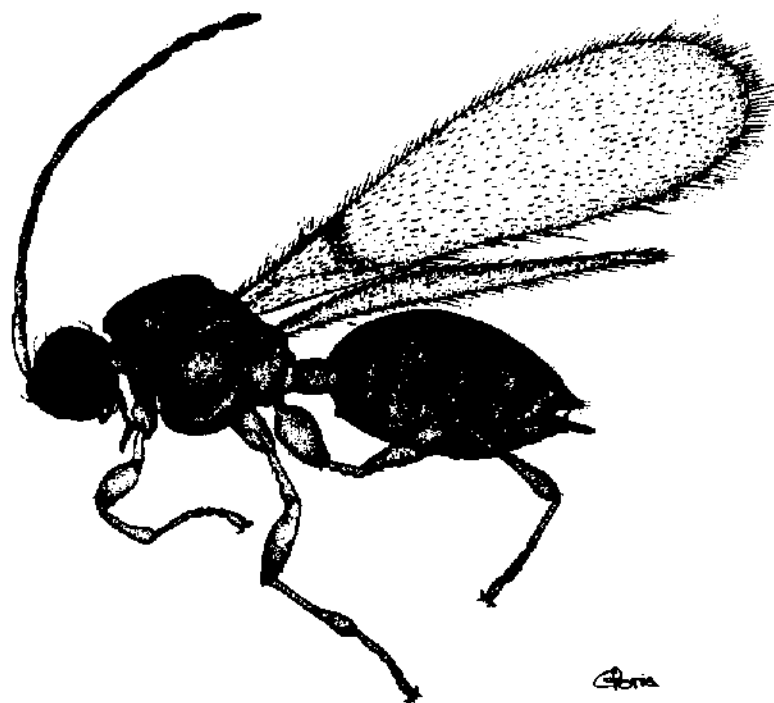


Fig. 14. Orden Hymenoptera; Familia Scallionidae.

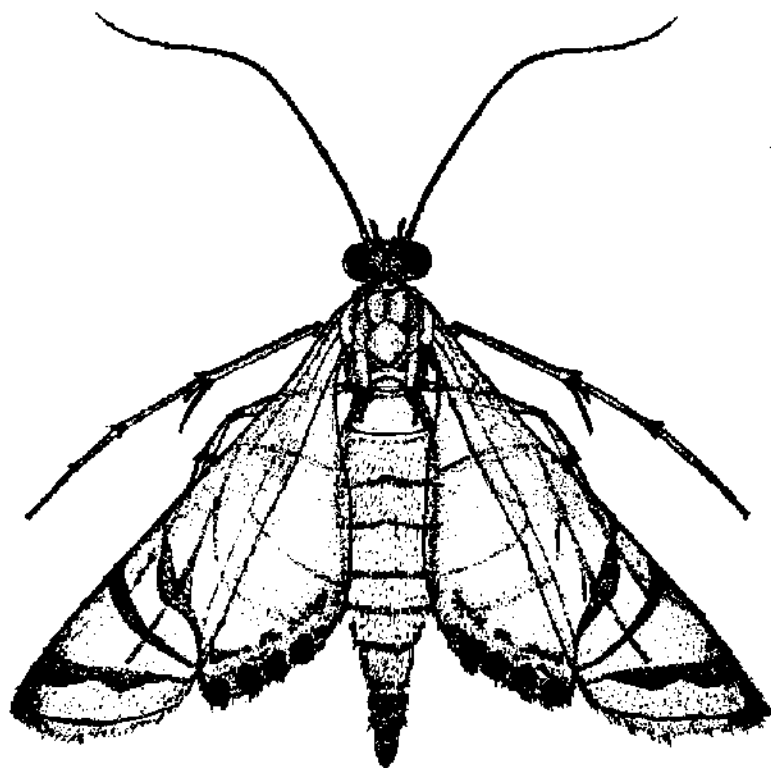


Fig. 15. Orden Lepidoptera; Familia Pyralidae.

tera; sin embargo, sólo se recolectaron tres familias diferentes (Chironomidae, Simuliidae y Tipulidae), lo que constituye una fracción muy pequeña de las formas adultas capturadas.

El desconocimiento de la duración del desarrollo larval de los insectos en nuestro medio, no permite establecer relaciones seguras entre los estadios larvales y las formas adultas capturadas en el estudio; además, el método de muestreo utilizado no permitió la obtención de datos cuantitativos de gran utilidad en los muestreos biológicos. Por lo tanto, existen varios factores que impiden sacar conclusiones seguras acerca de las relaciones entre las formas bénticas de los insectos y la emergencia de los adultos.

CONCLUSIONES

La diferencia en la temperatura debida a la localización geográfica, podría ser una de las causas de las diferencias encontradas en la estructura de las comunidades de los insectos en emergencia. La precipitación es otro factor ambiental que posiblemente sea el que mayor incidencia tuvo con relación a un número considerable de insectos. Los demás factores fisicoquímicos parecen no tener una mayor influencia en los fenómenos de emergencia.

Sólo los miembros del orden Diptera emergieron continuamente en las tres áreas durante el periodo de estudio y los grupos más numerosos en las tres zonas fueron Diptera y Trichoptera.

La mayor emergencia se presentó en la zona más baja sobre el nivel del mar (zona C), que es la más cálida y seca.

Por lo general, el número de hembras fue superior al de los machos en aquellas familias donde se observó una gran emergencia.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestros más sinceros agradecimientos a la Fundación Alexander von Humboldt, de Alemania Federal, la que con su donación en equipos de laboratorio y la financiación de un año de estadía del profesor Uwe Matthias como investigador asociado en la Universidad de Antioquia, hizo posible la realización de este trabajo. Igualmente a la Universidad de Antioquia por permitir el uso de sus laboratorios y por su permanente apoyo. Finalmente, en forma muy especial, al doctor Oliver Flint del Natural History Museum, de Washington, por su invaluable ayuda en la determinación de los tricópteros.

LITERATURA CITADA

- APHA. 1960. Standard methods for the examination of water and wastewater. 15 ed. APHA AWWA WPCF. Washington.
- Alvarez, L. F. y G. Roldán. 1983. Estudio del orden Hemiptera (Heteroptera) en el departamento de Antioquia en diferentes pisos altitudinales. *Actual. Biol.* 12 (44): 31-45.
- Arango, M. C. y G. Roldán. 1983. Odonatos inmaduros del departamento de Antioquia en diferentes pisos altitudinales. *Actual. Biol.* 12 (46): 91-104.
- Bedoya, I. y G. Roldán. 1984. Estudio de los dípteros acuáticos (Diptera) en diferentes pisos altitudinales en el departamento de Antioquia. *Revista Asoc. Colomb. Ci. Blo.* 2 (2): 113-134.
- Böttger, K. 1975. Studies on the productivity of the Kalengo Stream in Central Africa. *Arch. Hydrobiol.* 75 (1): 1-31.
- Correa, M., T. Machado y G. Roldán. 1981. Taxonomía y ecología del orden Trichoptera en el departamento de Antioquia en diferentes pisos altitudinales. *Actual. Biol.* 10 (36): 35-48.
- Dittmar, H. 1955. Ein Saver Landbach. *Arch. Hydrobiol.* 50: 505-552.
- Edmunds, G. Jr, S. Jensen y L. Berner. 1976. The mayflies of North and Central America. Univ. Minnesota Press. Minneapolis. 324 p.
- Flint, O. 1980. Emergence phenology of Trichoptera from six mile creek, Erie county, Pennsylvania. USA. *Aquatic Insects.* 2 (4): 197-210.
- . 1981. Studies of neotropical caddisflies. XXVIII. The Trichoptera of the río Limón Basin, Venezuela. Smithsonian Inst. Press. 61 p.

- . 1963. Studies of neotropical caddisflies. XXXIII. New species from Austral South America (Trichoptera). Smithsonian Inst. Press. 100p.
- Hernández, C. y H. Moreno. 1962. Distribución acuática de ninfas del orden Ephemeroptera en el Oriente antioqueño. Trabajo de grado. Univ. de Antioquia (sin publicar).
- Ilies, J. 1969. Retardierte schupfzeiten von *Baetis*-Gelegen (Insecta: Ephemeroptera). Natur Wissensch 46: 119-120.
- . 1971. Emergence on Breitenbach (Schlitz studies on productivity, No. 1). Limnologische Flubstation Schlitz, Außenstelle des MPI für Limnologie. 69 (1): 14-59.
- . 1972. Emergence control, a new method for productivity studies in running waters. Verh. Dtach. Zool. Ges. 65-68 pp.
- . 1975. A new attempt to estimate production in running waters. Verh. Int. Verein. Limnol. 19: 1705-1711.
- . 1977. A possible explanation of emergence patterns of *Baetis vernus* Curtis (Ins: Ephemeroptera) on the Breitenbach Schlitz studies on productivity, No. 22). Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 62 (2): 315-321.
- . 1979. Annual and seasonal variation of individual weights of adult water insects. Aquatic Insects 3: 153-163.
- Johannsen, O. A. 1977. Aquatic Diptera. Entomol. Reprint Specialists. Los Angeles. 341 p.
- McCafferty, P. W. y A. V. Provonsha. 1981. Aquatic Entomology. Science Books Int. 448 p.
- Matthias, U. 1982. Der einfluss der wasserstoffionenkonzentration auf die zusammensetzung von bergbachbiozönosen, Dargestellt an einigen Mittelgebirgsbächen des kaufunger waldes (Nordhessen/Südniedersachsen). Tesis de doctorado. Univ. des Landes Hessen. Alemania Federal.
- Merrit, R. W. y K. W. Cummins. 1978. Aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company of United States. 441 p.
- Needham, I. G. y M. J. Westfall. 1975. A manual of the dragon flies of North America (Anisoptera). Univ. California Press. Berkeley, Los Angeles, London. 803 p.
- Pérez, G. y G. Roldán. 1978. Niveles de contaminación por detergentes y su influencia en las comunidades bénticas del río Rionegro. Actual. Biol. 7 (24): 27-36.
- Roldán, G., J. Bulles, J. Trujillo y A. Suárez. 1973. Efectos de la contaminación industrial y doméstica sobre la fauna béntica del río Medellín. Actual. Biol. 2 (5): 54-59.
- Statzner, V. B. 1976. The emergence of the caddisflies (Trichoptera: Insecta) from the Central African mountain Stream Kalengo. Aus. Zool. Inst. Univ. Kied. 102-137 p.
- Tobias, W. 1967. Sur schlupfrhythmk von Kocheffliegen (Trichoptera). Oikos 18: 55-75.
- Usinger, R. 1956. Aquatic insects of California Univ. California Press. Berkeley and Los Angeles. 482 p.