

**RITMO DIARIO DE ALIMENTACIÓN Y TAMAÑO DE PRESA
EN CUATRO ESPECIES SIMPÁTRICAS DE PLECOPTERA (INSECTA)
EN UN RÍO TROPICAL ANDINO**

**DAILY RHYTHM OF FEEDING AND PREY SIZE
IN FOUR SYMPATRIC SPECIES OF PLECOPTERA (INSECTA)
IN A TROPICAL ANDEAN STREAM**

Maribet Gamboa¹, Maria M. Chacón² y Samuel Segnini²

¹Universidad Simón Bolívar. Departamento de Estudios Ambientales. Laboratorio de genética de poblaciones. Apartado Postal 89000. Caracas, Venezuela. e-mail:maribetg@gmail.com.

²Universidad de Los Andes. Departamento de Biología. Laboratorio de Ecología de Insectos. Mérida, Venezuela.

RESUMEN

Se comparó la actividad diaria de alimentación y el tamaño de presas consumidas por las ninfas de Plecoptera de *Anacroneturia chorrera*, *A. cacute*, *A. paleta* y *A. tachira*, especies que viven en simpatria en el río La Picón en Mérida, Venezuela. Se tomaron muestras del fondo del río cada cuatro horas en tres ciclos de 24 horas. De cada muestra se seleccionaron las ninfas maduras de Plecoptera. A cada ninfa se le midió el ancho cefálico y se analizó su contenido estomacal para determinar la condición de llenura del estómago y estimar el tamaño promedio de las presas consumidas. Los resultados de llenura estomacal muestran que las cuatro especies se alimentaron constantemente durante 24 horas diarias, aunque dos de ellas, *A. tachira* y *A. paleta*, exhibieron cierto grado de periodicidad en el ritmo diario de alimentación. El tamaño de las presas ingeridas estuvo asociado al tamaño de las ninfas de las cuatro especies. Las ninfas de mayor tamaño (*A. chorrera*) consumieron las presas más grandes y las ninfas de menor tamaño (*A. paleta*) se alimentaron de las presas más pequeñas. Las especies *A. tachira* y *A. cacute*, con tamaños intermedios entre las dos especies anteriores, se alimentaron de presas con tallas también intermedias. Se concluye que tanto la actividad diaria de alimentación y el tamaño de las presas consumidas contribuyen a la separación del nicho trófico de las cuatro especies de Plecoptera presentes en el río La Picón.

Palabras clave: *Anacroneturia*, Andes, Plecoptera, relaciones tróficas, ríos, Venezuela

ABSTRACT

We compared the daily feeding activity and size of prey consumed by Plecoptera nymphs of *Anacroneturia chorrera*, *A. cacute*, *A. paleta* and *A. tachira*, species living in sympatry in the stream La Picón in Mérida, Venezuela. Samples were taken from the stream bottom every four hours in three 24-hour cycles. From each sample were selected Plecoptera mature nymphs. The head width of each nymph was measured and their stomach contents analyzed to determine the condition of fullness of the stomach and estimate the average size of prey consumed. Stomach fullness results show that the four species were fed continuously for 24 hours daily, although two of them, *A. tachira* and *A. paleta*, exhibited some degree of periodicity in the daily rhythm of feeding. The size of prey ingested was associated with the size of nymphs of the four species. The larger nymphs (*A. chorrera*) consumed the largest prey and smaller nymphs (*A. paleta*) fed on smaller prey. The species *A. tachira* and *A. cacute*, with intermediate sizes between the two preceding species fed on prey with intermediate sizes also. We concluded that daily feeding activity and size of consumed prey contribute to food niche separation of four Plecoptera species in the stream La Picón.

Key words: *Anacroneturia*, Andes, stoneflies, stream, tropic relationships, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Los hábitos alimentarios de los plecópteros, han sido estudiados extensivamente en ríos de zonas templadas, especialmente las especies de las familias Perlidae y Perlodidae (Fuller y Stewart 1977; Malmqvist y Sjöström 1980 y 1984; Peckarsky 1980; Allan 1982 y 1983; Molles y Pietruszka 1983; Walde y Davies 1985; Allan *et al.* 1987a y 1987b; Allan y Flecker 1988; Kerans *et al.* 1995; Peckarsky *et al.* 1993; Peckarsky y Cowan 1995; Fenoglio *et al.* 2007). Para el Neotrópico la información existente sobre la dieta de las ninfas de Plecoptera, está restringida a algunos estudios sobre el género *Anacroneturia* (Fenoglio 2003; Fenoglio y Tierno De Figueroa 2003; Tamaris-Turizo *et al.* 2007; Gamboa *et al.* 2008).

Las ninfas de Plecoptera, son depredadores que se caracterizan por perseguir activamente a sus presas (Peckarsky 1984), seleccionarlas de acuerdo a su tamaño (Allan *et al.* 1987a y 1987b) y con tendencia a alimentarse durante la noche (Allan 1982; Peckarsky 1982; Tierno de Figueroa y Sánchez-Ortega 2000; Johnson 2006; Thorp *et al.* 2007).

En la Región Neotropical, el orden Plecoptera está representado mayormente por la familia Perlidae, siendo *Anacroneturia* el género predominante (Cressa y Stark 2003), tal y como ocurre en la cuenca alta del río Chama en la Cordillera de Mérida en Venezuela, donde se encontraron seis especies de Plecoptera, todas del género *Anacroneturia*: *A. chorrera*, *A. paleta*, *A. cacute*, *A. táchira*, *A. segnini* y *A. muesa* (Maldonado 2002). De estas especies, las cuatro primeras mostraron una amplia distribución en la cuenca, con requerimientos ambientales muy similares y tendencia a vivir conjuntamente en los sitios de torrentes de un mismo río (Maldonado 2002).

La presencia simultánea de estas cuatro especies de *Anacroneturia* en los mismos ríos y ocupando el mismo tipo de hábitat, permite presumir que ellas pueden estar usando de manera diferente los mismos recursos alimenticios, con la consecuente separación de sus nichos tróficos. Con el propósito de contribuir a esclarecer la premisa anterior, en esta investigación nos propusimos examinar dos dimensiones del nicho trófico de estas especies, como son: el ritmo diario de alimentación y el tamaño de presa consumida, en un río donde se encuentran viviendo en condición de simpatria.

MATERIALES Y METODOS

Uno de los ríos donde se encuentran conviviendo las cuatro especies de *Anacroneturia* mencionadas anteriormente es el río La Picón (8° 37' a 8° 39' N y 71° 1' a 71° 5' O), el cual forma parte de la cuenca alta del río Chama; uno de los principales ríos de la Cordillera de Mérida, en los andes venezolanos.

Como sitio de trabajo se seleccionó un tramo de cauce que fue dividido en seis secciones de 10 m. El muestreo de las ninfas se efectuó cada cuatro horas (6 am, 10 am, 2 pm, 6 pm, 10 pm, 2 am) una vez por mes durante tres meses consecutivos usando una red acuática de mano. El muestreo correspondiente a la primera hora del día se efectuó en la sección más baja del tramo de cauce seleccionado, y los correspondientes a las siguientes horas se tomaron en las secciones contiguas aguas arriba siguiendo el orden establecido. Esto evitó el efecto perturbador que sobre la colecta de ninfas pudieron tener los muestreos previos. En total se tomaron 24 muestras de ninfas en cada fecha de muestreo.

De cada muestra se escogieron las ninfas de mayor tamaño y con el cuerpo más oscuro, lo que facilitó su identificación hasta especie y garantizó que los individuos capturados fuesen depredadores obligados. Las ninfas seleccionadas fueron colocadas por 15 minutos en agua a la cual se le agregó una tableta de una pastilla efervescente de Alka-Seltzer®, con el fin de adormecerlas y evitar la regurgitación del alimento (Bello y Cabrera 1999). Las ninfas fueron preservadas en una solución de formaldehído al 4% y posteriormente identificadas usando las descripciones de Maldonado *et al.* (2002) y Maldonado (2002). Se usó el procedimiento descrito por Peckarsky (2007) para analizar el contenido estomacal de las ninfas de cada especie.

El estado de alimentación de las ninfas se estimó midiendo, con la ayuda de un microscopio estereoscópico, el área del bolo alimenticio presente en la porción anterior del tracto digestivo de las ninfas del último instar (Gamboa *et al.* 2008). La porción anterior del tracto digestivo se clasificó en dos niveles de llenura estomacal: a) Lleno, cuando el tracto digestivo anterior tenía más del 50% de su extensión ocupada por el alimento digerido, y b) No lleno cuando el contenido del tracto digestivo ocupaba menos

RITMO DIARIO Y TAMAÑO DE PRESA DE PLECOPTERA

del 50% de toda su extensión. Para cada fecha y cada hora de muestreo se contaron las ninfas pertenecientes a una de las dos condiciones de llenura. Debido a que en un 25 % de los muestreo no se registró ningún dato por la ausencia total de estómagos llenos y/o de estómagos no llenos, se decidió integrar para cada especie, los resultados de las tres fechas de muestreo en dos conjunto de datos, uno con los totales de estómagos llenos para cada hora de muestreo y el otro con el total de estómagos no llenos para cada hora de muestreo. A fin de determinar si la actividad de alimentación era independiente de la hora del día, se compararon las distribuciones de estómagos llenos y vacíos con una prueba de ji-cuadrado (Siegel y Castellan 1995).

El ancho cefálico de las ninfas de cada especie y de las presas ingeridas, se comparó mediante un análisis de Kruskal-Wallis (Siegel y Castellan 1995). La relación de tamaño entre la presa y el

depredador, se evaluó determinando el grado de asociación entre el ancho cefálico de las ninfas de cada especie con el ancho cefálico de las presas respectivas, usando el coeficiente de correlación de Spearman (Siegel y Castellan 1995). En ambos casos los datos se obtuvieron de aquellos individuos que presentaron más de un 50% de llenura estomacal.

RESULTADOS

Ritmo diario de alimentación de las ninfas de Plecoptera

En total se examinaron 366 estómagos: 132 de *Anacroneuria tachira* (36%); 98 de *A. cacute* (27%), 72 de *A. chorrera* (20%) y 64 de *A. paleta* (17%). Las ninfas de las cuatro especies se alimentan todo el tiempo, sin embargo en el caso de *A. tachira* y *A. paleta* se produce un incremento de la actividad de alimentación en

Tabla 1. Porcentajes de estómagos llenos y no llenos en cuatro especies de ninfas de *Anacroneuria* (Plecoptera) a distintas horas del día, en el río La Picón. Mérida. Venezuela.

Hora	<i>A. chorrera</i>		<i>A. táchira</i>		<i>A. cacute</i>		<i>A. paleta</i>	
	Llenos	No llenos	Llenos	No llenos	Llenos	No llenos	Llenos	No llenos
06:00	17,7	19,4	17,9	10,4	17,7	19,4	11,1	32,4
10:00	11,3	22,2	28,6	10,4	11,3	22,2	7,4	10,8
14:00	17,7	16,7	19,0	27,1	17,7	16,7	7,4	16,2
18:00	19,4	22,2	17,9	27,1	19,4	22,2	22,2	21,6
22:00	21,0	13,9	6,0	12,5	21,0	13,9	37,0	10,8
02:00	12,9	5,6	10,7	12,5	12,9	5,6	14,8	8,1
	$\chi^2 = 4,31; p = 0,505$		$\chi^2 = 9,48; p = 0,09$		$\chi^2 = 3,75; p = 0,59$		$\chi^2 = 9,74; p = 0,08$	

Tabla 2. Estadísticos descriptivos del ancho cefálico (mm) de ninfas maduras de cuatro especies del género *Anacroneuria* (Plecoptera) del río La Picón. Mérida. Venezuela.

Estadístico	<i>A. chorrera</i>	<i>A. cacute</i>	<i>A. tachira</i>	<i>A. paleta</i>
Media (*)	3,75 ^a	2,66 ^b	2,48 ^b	1,77 ^c
Desviación	1,19	0,47	0,35	0,84
%CV	31,8	17,8	14,1	47,2

(*): Los valores promedios con la misma letra superescrita no se diferencian estadísticamente (Anova Kruskal-Wallis; $p > 0,05$)

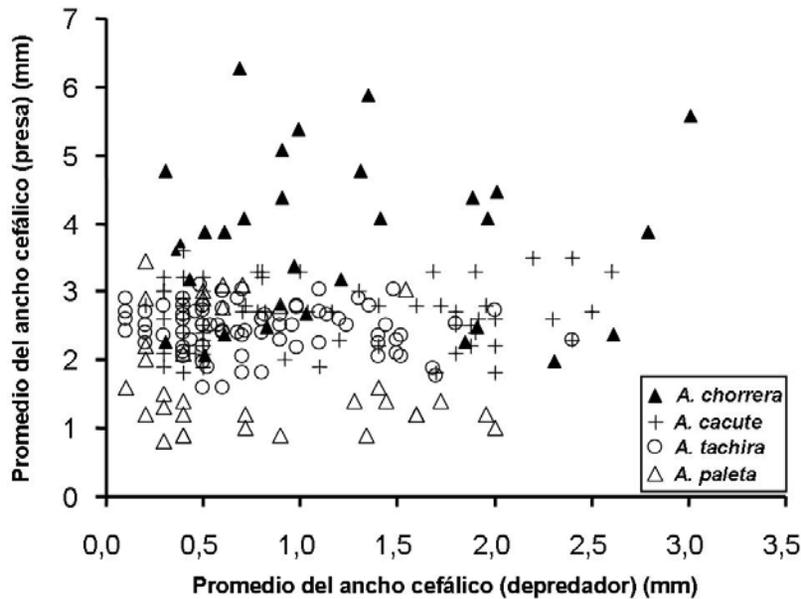


Figura 1. Promedio del ancho cefálico de las ninfas de *Anacroneuria* contra el promedio del ancho cefálico de las presas en el contenido estomacal de las ninfas de cada especie en el río La Picón, Mérida–Venezuela.

diferentes horas del día (Tabla 1). En *A. tachira* la actividad de alimentación fue significativamente mayor durante el día ($\chi^2 = 9,48$; $p < 0,10$), con un pico a las 10:00 horas (Tabla 1) y en *A. paleta* la alimentación se incrementó significativamente durante la noche ($\chi^2 = 9,74$; $p < 0,10$), con un máximo a las 22:00 horas (Tabla 1). En el caso de las otras dos especies (*A. chorrera* y *A. cacute*), la actividad de alimentación no mostró dependencia con la hora del día.

Relación entre el tamaño de las ninfas de *Anacroneuria* y sus presas

A. chorrera fue la ninfa con el mayor tamaño de ancho cefálico, seguido por *A. cacute* y *A. tachira* quienes no difirieron en su tamaño, siendo *A. paleta* la ninfa con el menor ancho cefálico (Tabla 2).

No se encontró correlación significativa entre el tamaño de las ninfas de las cuatro especies con el tamaño de las presas. Sin embargo, al observar la dispersión de valores del ancho cefálico de las presas que consume cada especie (Figura 1), se nota que las ninfas de *A. chorrera*, consumen presas de tamaño intermedio hasta grandes, presentando un solapamiento importante con el tamaño de presas consumidas por *A. cacute* y *A. tachira*, especies que depredan presas de tamaño intermedio. Este solapamiento es mucho más

fuerte con *A. cacute*. Contrariamente *A. paleta* muestra la mayor diferenciación en cuanto al tamaño de las presas, puesto que consumen las presas más pequeñas y sólo presenta un ligero solapamiento con *A. tachira*.

Estos resultados fueron confirmados mediante la comparación de los promedios del ancho cefálico de las presas mediante una prueba de Kruskal-Wallis. El tamaño de las presas consumidas por *A. chorrera* que es la especie más grande, se diferencia significativamente del tamaño de las presas consumidas por *A. paleta* que es la especie más pequeña ($P < 0,05$) (Tabla 3). Las otras dos especies, *A. tachira* y *A. cacute*, que tienen tamaños similares, se alimentan de presas cuya amplitud de tamaño se solapa tanto con el tamaño promedio de las presas que ingiere *A. chorrera* como con el tamaño promedio de las presas que consume *A. paleta* (Tabla 3).

DISCUSIÓN

Ritmo diario de alimentación de las ninfas de Plecoptera

Aunque no se ha podido establecer en forma definitiva que la depredación por parte de las ninfas de Plecoptera presenta un patrón de periodicidad diaria, un gran número de estudios realizados en zonas templadas han encontrado

RITMO DIARIO Y TAMAÑO DE PRESA DE PLECOPTERA

Tabla 3. Estadísticos descriptivos del ancho cefálico (mm) de presas consumidas por las ninfas maduras de cuatro especies del género *Anacroneuria* (Plecoptera) del río La Picón. Mérida. Venezuela.

Estadístico	A. chorrera	A. cacute	A. tachira	A. paleta
Media (*)	1,20 ^a	1,11 ^{ab}	0,80 ^{ab}	0,79 ^b
Desviación	0,77	0,73	0,91	0,99
%CV	64,2	65,3	61,0	74,0

(*): Los valores promedios con la misma letra superescrita no se diferencian estadísticamente (Anova Kruskal-Wallis; $p > 0,05$)

que las ninfas comen preferentemente en las horas nocturnas (Sjöstrom 1985; Walde y Davies 1985; Allan *et al.* 1987a y 1987b; Allan y Flecker 1988; Peckarsky y Cowan 1995; Kratz 1996; Thorp *et al.* 2007). Esta tendencia hacia la alimentación nocturna encontrado para plecópteros en zonas templadas ha sido interpretado como una respuesta adaptativa de evasión a la acción de los depredadores diurnos que detectan visualmente a sus presas (Allan y Castillo 2007).

Sin embargo, en este estudio, sólo la especie *A. paleta* mostró un incremento en la actividad de alimentación durante la noche. Por el contrario, la especie *A. Táchira* desarrolló una mayor actividad de alimentación en las horas diurnas. Las otras dos especies, *A. chorrera* y *A. cacute*, se alimentaron regularmente durante las 24 h del día.

La ausencia de un patrón definido de periodicidad en la alimentación diaria en las especies de Plecoptera estudiadas, puede estar relacionada con la ausencia de peces depredadores autóctonos en los ríos de montaña en los andes de Venezuela. Actualmente la trucha es el único y principal pez depredador de la fauna bentónica que existe en los ríos de montaña en Venezuela (Segnini y Bastardo 1995), sin embargo este depredador se comenzó a introducir en los ríos andinos desde 1938 (Gines *et al.* 1952), pero sus poblaciones no han podido establecerse en forma permanente (Péfaur y Sierra 1998) y continuamente se ha recurrido a la siembra periódica de alevines para poder mantener las poblaciones de trucha en los ríos y lagunas de los andes en Venezuela. Por consiguiente es muy probable que la depredación por parte de las truchas, en términos evolutivos, no haya tenido el tiempo ni la intensidad suficiente para establecerse como una fuerza selectiva para modificar el ritmo diario de alimentación de los plecópteros y/o que las ninfas no hayan podido

desarrollar mecanismos adaptativos para evadir la acción del depredador, como podría ser un cambio en la periodicidad de alimentación y, en consecuencia, todavía muestren el patrón ancestral de alimentación.

Tamaño depredador-presa

Por lo general los depredadores invertebrados de mayor tamaño consumen presas más grandes y con mayor amplitud de tamaño que los depredadores más pequeños (Siegfried y Knight 1976; Allan 1982; Peckarsky 1984; Hawkins 1985; Molles y Pietruzka 1987; Allan *et al.* 1987b; Allan y Flecker 1988). Sin embargo, los depredadores consumen presas dentro de cierto intervalo de tamaño, que depende fundamentalmente de la relación del tamaño entre el depredador y la presa, así como de factores como las tasas de encuentro, de ataque y éxito de captura (Allan *et al.* 1987b). Los resultados de nuestra investigación aunque están basados en el tamaño de las presas encontradas en el contenido estomacal, demuestran que el tamaño promedio de las presas aumentó con el tamaño del depredador y que para cada depredador existe un intervalo limitado de tamaños de presas.

Diferenciación del nicho trófico

Gamboa *et al.* (2008), encontraron que la composición de la dieta de las cuatro especies de *Anacroneuria* aquí estudiadas: *A. chorrera*, *A. tachira*, *A. cacute* y *A. paleta*, es muy parecida, sin embargo nuestros resultados muestran que el nicho trófico de dos de estas especies, *A. chorrera* y *A. paleta*, se diferencia fundamentalmente por el tamaño de las presas consumidas. La especie *A. chorrera* se diferencia de las otras especies por el consumo de presas de mayor tamaño, y *A. paleta* es la que presentan la mayor diferenciación del nicho trófico, al tener la mayor actividad de

alimentación en la noche y consumir las presas más pequeñas entre las cuatro especies estudiadas. Las especies *A. tachira* y *A. cacute*, no obstante que presentan un gran solapamiento en el tamaño de las presas consumidas, muestran cierta diferenciación en el patrón de actividad diaria de alimentación. En el caso de *A. tachira*, esta especie exhibe un mayor consumo de presas durante las horas del día con un máximo cerca de las 10 am, en tanto que *A. cacute* se alimenta regularmente durante el ciclo diario de 24 horas. En conclusión, el consumo promedio de presas de diferentes tamaños y la separación en el tiempo de los picos de actividad alimenticia en dos de las especies, son dos factores que contribuyen a la separación del nicho trófico de *Anacroneuria chorrera*, *A. paleta*, *A. cacute* y *A. tachira* en el río La Picón.

AGRADECIMIENTOS

Los autores extienden su agradecimiento al Consejo de Desarrollo Científico Humanístico y Tecnológico (CDCHT) de la Universidad de Los Andes por el financiamiento otorgado (Proyecto CDCHT-ULA C-960-99-01-C).

LITERATURA CITADA

- AFALLAN, J. D. 1982. Feeding habits and prey consumption of three setipalpiian stoneflies (Plecoptera) in a Mountain stream. *Ecology* 63(1): 26-34.
- ALLAN, J. D. 1983. Predator-prey relationships. Pp: 191-229. In: Barnes, J. R. y G. W. Misnhall (eds.) *Stream Ecology*. Plenum Press. New York.
- ALLAN, J. D. y M.M. CASTILLO 2007. *Stream Ecology. Structure and Function of running waters*. Springer 2a Ed. . 436 pp.
- ALLAN, J. D. y A. S. FLECKER. 1988. Prey preferences in stoneflies: a comparative analysis of prey vulnerability. *Oecologia* 76:496-503.
- ALLAN, J. D., A. S. FLECKER y N. L. MCCLINTOCK. 1987a. Prey size selection by carnivorous stoneflies. *Limnology and Oceanography* 32: 864-872.
- ALLAN, J. D., A. S. FLECKER y N. L. MCCLINTOCK. 1987b. Prey preference of stoneflies: sedentary vs mobile prey. *Oikos* 49: 323-331.
- BELLO, C. L. y M. I. CABRERA. 1999. Uso de la técnica microhistológica de Cavender y Hansen en la identificación de insectos acuáticos. *Boletín Entomológico Venezolano* 14(1):77-79.
- CRESSA, C. y B. STARK. 2003. Plecoptera. Pp: 478-488. In: Aguilera, M. I., A. Azocar y E. Gonzáles (eds.). *Biodiversidad en Venezuela*. Ministerio de ciencias y tecnología. Fundación polar. Tomo I. Caracas, Venezuela.
- FENOGLIO, S. 2003. Feeding habits of *Anacroneuria* nymphs (Plecoptera Perlidae). *Boll. Soc. Entom. It.* 135: 15-17.
- FENOGLIO S. y TIERNO DE FIGUEROA J. M. 2003. Observations on the feeding of adults of some *Neoperla* and *Anacroneuria* species (Plecoptera: Perlidae) *African entomology* 11(1): 138-139
- FENOGLIO S., BO T., PESSINO M. y G. MALACARNE. 2007. Feeding of *Perla grandis* nymphs (Plecoptera: Perlidae) in an Apennine first order stream (Rio Berga, NW Italy). *Ann. soc. entomol. Fr. (n.s.)* 43 (2) : 221-224
- FULLER, R. L. y K. W. STEWART. 1977. The food habits of stoneflies (Plecoptera) in the Upper Gunnison River, Colorado. *Environmental Entomology* 6(2): 293-302.
- GAMBOA M., M. M. CHACÓN, S. SEGNINI. 2008. Diet composition of four *Anacroneuria* species (Plecoptera:Perlidae) from the Venezuelan Andes. Submitted to proceedings of International Symposium of Plecoptera in Journal of Aquatic Insects. Germany. In press
- GINES, H., MARCUZZI, G. y F. MARTIN. 1952. Observaciones sobre las condiciones de vida de la trucha de los andes de Mérida. II Congreso de Ciencias Naturales y afines. Cuaderno N° 3. Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle (Caracas) 12: 152 – 200.
- HAWKINS, C. P. 1985. Food habits of species of Ephemerellid Mayflies (Ephemeroptera:Insecta) in streams on Oregon. *American Midland Naturalist* 113(2): 343-352.
- JOHNSON J. H. 2006. Diel food habits of two species of Setipalpiian stoneflies (Plecoptera) in tributaries of the Clearwater River, Idaho. *Freshwater Biology* 13(2):105-111.
- KERANS, B. L., B. C. PECKARSKY y C. ANDERSON. 1995. Estimates of mayfly mortality: is stonefly predations a significant source?. *Oikos* 74: 315-323.
- KRATZ, K. W. 1996. Effects of stoneflies on local prey populations: mechanisms of impact across prey density. *Ecology* 77(5):1573-1585.
- MALDONADO, V. 2002. Biodiversidad de Plecópteros (Insecta: Plecoptera: Perlidae) en Venezuela. Trabajo de grado para optar a Doctor en Ciencias, Mención Ecología de la Universidad Central de Venezuela para optar por el título de. Caracas, Venezuela. 157pp.

RITMO DIARIO Y TAMAÑO DE PRESA DE PLECOPTERA

- MALDONADO, V., B. STARK, C. CRESSA. 2002. Descriptions and records of *Anacroneria* from Venezuela (Plecoptera: Perlidae). *Aquatic Insects* 24(3):219-236.
- MALMQVIST, B. y P. SJÖSTRÖM. 1980. Prey size and feeding patterns in *Dinocras cephalotes* (Plecoptera). *Oikos* 35:311-316.
- MALMQVIST, B. y P. SJÖSTRÖM. 1984. The microdistribution of some lotic insect predators in relation to their prey and to abiotic factors. *Freshwater Biology* 14:649-656.
- MOLLES, M. C. y R. D. PIETRUSZKA. 1983. Mechanisms of prey selection by predaceous stoneflies: roles of prey morphology, behavior and predator hunger. *Oecología* 57:25-31.
- MOLLES, M. C. y R. D. PIETRUSZKA. 1987. Prey selection by a stonefly: the influence of hunger and prey size. *Oecología* 72:473-478.
- PECKARSKY, B. L. 1980. Predator-prey interactions between stoneflies and mayflies: behavioral observations. *Ecology* 61: 932-934.
- PECKARSKY, B. L. 1982. Aquatic insect predator-prey relations. *BioScience* 61:932-943.
- PECKARSKY, B. L. 1984. Predator-prey interactions among aquatic insects. pp. 196-254 In Resh, V. H. and D. M. Rosenberg (eds.), *Ecology of aquatic insects*. Praeger Press, NY.
- PECKARSKY, B. L. 2007. Predator-prey interactions. Pp:561-583. In: Hauer, F. R. and G. A. Lamberti (eds.). *Methods in stream ecology*. 2a Ed. Academic Press, USA.
- PECKARSKY, B. L. y C. A. COWAN. 1995. Microhabitat and periodicity of predatory stoneflies and their mayfly prey in a western Colorado stream. *Oikos* 74: 513-521.
- PECKARSKY, B. L., C. A. COWAN, M. A. PENTON y C. R. ANDERSON. 1993. Sublethal consequences of stream-dwelling predatory stoneflies on mayfly growth and fecundity. *Ecology* 74:1836-1846.
- PEFAUR, J.E. y SIERRA, N.M. (1998). Distribución y densidad de la trucha *Oncorhynchus mykiss* (Salmoniformes: Salmonidae) en los Andes Venezolanos. *Rev. Biol. Trop.*, 46(3), 1-8.
- SEGNINI, S y H. BASTARDO. 1995. Cambios Ontogenéticos en la Dieta de la Trucha Arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) en un Río Andino Neotropical. *Biotropica* 27(4): 495-508.
- SIEGEL S. y N.J. CASTELLAN. 1995 *Estadística no paramétrica: aplicada a las ciencias de la conducta*. 4ª ed. México.Trillas. 437 p.
- SIEGFRIED, C. A. y A. W. KNIGHT. 1976. Prey selection by a setipalpiian stonefly nymph, *Acroneuria* (*calineuria*) *californica* Bank (Plecoptera: Perlidae) *Ecology* 57:603-608.
- SJÖSTRÖM, P. 1985. Territoriality in nymphs of *Dinocras cephalotes* (Plecoptera). *Oikos* 45: 353-357.
- TAMARIS-TURIZO, C., TURIZO-CORREA R. y M. C. ZÚÑIGA. 2007. Distribución espacio-temporal y hábitos alimentarios de ninfas de *Anacroneria* (Insecta: Plecoptera: Perlidae) en el río Gaira (Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia). *Caldasia* 29(2):375-385.
- THORP R. A.; MONROE J.B.; THORP E. C.; WELLNITZ T y N. LEROY POFF. 2007. Food and habitat relationships of *Claassenia Sabulosa* (Plecoptera: Perlidae) in the upper Colorado River, Colorado. *Western North American Naturalist* 67(1):57-62.
- TIERNO DE FIGUEROA J. M. y A. SÁNCHEZ-ORTEGA. 2000. La luz y la emergencia de *Capnionera mitis* y otras especies de plecópteros (Insecta. Plercoptera). *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 24(1-2):19-24.
- WALDE S.J. Y R. W. DAVIES. 1985. Diel feeding periodicity of two predatory stoneflies (Plecoptera). *Canadian Journal of Zoology* 63(4): 883-887.

Recibido 17 de diciembre de 2008; revisado 24 de mayo de 2009; aceptado 18 de junio de 2009