

PLECOPTERA



CAPÍTULO 6

Plecoptera

Pablo E. Gutiérrez-Fonseca

Universidad de Costa Rica, Costa Rica. Dirección actual: Universidad de Puerto Rico, EEUU. gutifp@gmail.com

INTRODUCCIÓN

El orden Plecoptera (“*Plecos*”=“*Plegar*”, “*Pteros*”=“*Alas*”), también conocido como moscas de la piedra, es un grupo relativamente pequeño de insectos. Las ninfas de la región centroamericana se reconocen fácilmente por tener dos cercos terminales, branquias torácicas y un par de uñas en cada pata. Morfológicamente, tienden a ser confundidas con las efímeras (Ephemeroptera), pero se diferencian de éstas usando una combinación de las características mencionadas anteriormente.

El primer registro fósil de Plecoptera data del periodo Pérmico temprano, hace unos 263 a 258 millones de años (Shinitshenkova 1997). Las relaciones filogenéticas vinculan este orden con Neoptera (incluye los primeros insectos que pueden plegar las alas sobre el abdomen). Aunque no hay un consenso, sus posibles grupos hermanos son Embioptera y Zoraptera (Zwick 2000, Stewart & Stark 2008, Zwick 2009). Los plecópteros se encuentran en ríos con corriente fuerte, aunque algunas especies se adaptaron para vivir en ambientes léntricos oligotróficos, sistemas temporales (Yule 1985), o en lagos profundos, como por ejemplo *Capnia lacustra* (Capniidae) la cual se puede encontrar en profundidades de hasta 80m en el Lago Tahoe, Estados Unidos (Jewett 1963, Stewart & Stark 2008). La distribución local de los plecópteros en los ríos está influenciada por factores tales como la química del agua, altitud,

temperatura, tamaño del río, cobertura vegetal, microhábitat y tipo de sustrato (Macan 1962, Hynes 1976, González del Tánago 1984, Puig 1984, Wais 1984, Hassage & Stewart 1991).

HISTORIA NATURAL

Ciclo de vida: Los plecópteros son insectos con metamorfosis incompleta (hemimetábolos), pasan tan solo por tres estadios de desarrollo: huevo-ninfa-adulto. Antes de transformarse en adulto, las ninfas maduras se arrastran fuera del agua sobre rocas, troncos o cualquier otro sustrato; en algunos casos las ninfas escalan varios metros en lo alto de los árboles (Hynes 1976). En Costa Rica es común observar las exuvias de plecópteros adheridas principalmente a las rocas en los ríos y en general el paso de la ninfa al adulto sucede en la mañana.

Las hembras pueden ovipositar sus huevos de varias maneras; lo pueden hacer en un vuelo veloz sobre el agua dejando caer masas de huevos o dejando caer huevos individuales, aunque algunas especies los adhieren a algún sustrato sumergido. En Costa Rica, se ha observado a una hembra poniendo sus huevos en el envés de una hoja que se encontraba justamente sobre la superficie del agua (P. Gutiérrez-Fonseca, obs. pers.). Las masas de huevos pueden contener desde 25 hasta 3000 huevos (Tierno de Figueroa & Fochetti 2001). En condiciones de laboratorio, se ha encontrado que *Anacroneturia*

holzenthali puede ovipositar hasta 1057 huevos y *A. benedettoi* 441 huevos fértiles (Gutiérrez-Fonseca 2009).

El desarrollo de los huevos varía según la especie y la temperatura del agua. Algunas especies pueden completar su desarrollo en 3 a 4 semanas, en otros casos el desarrollo requiere de 10 a 11 meses y en casos extremos se da entre 2 y 3 años. Jackson & Sweeney (1995) estudiaron la eclosión de dos morfoespecies de plecópteros en Costa Rica y encontraron que el desarrollo de los huevos tardó 38 días para una morfoespecie y 26 días para la otra morfoespecie estudiada. Gutiérrez-Fonseca (2009) obtuvo ninfas de primer estadio en 28 días para *A. holzenthali* y 26 días para *A. benedettoi*. El número de mudas varía entre las especies, y entre individuos de la misma especie, de acuerdo con las condiciones ambientales. En términos generales, se estima que el número oscila entre 12 y 23 estadios ninfales. En zonas templadas, algunas especies de los géneros *Zealeuctra* e *Isogenoides* presentan una diapausa en el desarrollo embriogénico que puede ser desde uno hasta cuatro años (Snellen & Stewart 1971, Sandberg & Stewart 2004). En algunos casos la diapausa puede ocurrir en estadios ninfales muy tempranos (Harper & Hynes 1970).

Los adultos viven desde unos pocos días hasta algunas semanas, y suelen ubicarse en la vegetación ribereña. En condiciones de laboratorio varias especies de *Anacroneturia* vivieron en promedio 8 días (Gutiérrez-Fonseca 2009). En Costa Rica es común encontrar ninfas de plecópteros desde el nivel del mar hasta los 2700 m de altitud, en Colombia y Ecuador se han registrado en altitudes de hasta 3500 m (Stark 2001a, Gutiérrez-Fonseca 2009).

Alimentación: La alimentación de las ninfas depende de la especie, del estado de desarrollo y hasta de la hora del día. Algunas especies, por ejemplo, en estadios tempranos son detritívoras, luego al madurar pasan a una dieta carnívora (Hynes 1976), y se alimentan de casi de cualquier otro organismo acuático que puedan atrapar. En tres morfoespecies de *Anacroneturia*, Tamaris-Turizo *et al.* (2007)

encontraron que éstas se alimentaban principalmente de ninfas de Ephemeroptera y larvas de Diptera de las familias Chironomidae y Simuliidae. Algunas pocas especies pueden ser fragmentadoras, detritívoras y herbívoras en todos sus estadios.

Los adultos de la mayoría de especies no se alimentan, aunque algunos pueden beber sustancias azucaradas o comer alimentos sólidos como retoños de hojas, líquenes, hifas de hongos y polen (Hynes 1976, Tierno de Figueroa & Fochetti 2001, Winterbourn 2005).

Comportamiento: Los machos adultos del suborden Arctoperlaria, el cual está representado en Costa Rica por la familia Perlidae, producen vibraciones intersexuales. La mayoría de los machos poseen un lóbulo en el noveno esternito del abdomen, conocido como martillo, el cual utilizan para golpear el sustrato y así atraer a las hembras; los machos que no poseen esta estructura producen señales por percusión o tremulación, únicamente utilizando el ápice del abdomen. La comunicación se da cuando el macho emite señales con una frecuencia e intensidad específica de la especie y la hembra transmite su respuesta con una posición estacionaria de aceptación. Algunas hembras pueden transmitir una respuesta por percusión, más simple que la de los machos, posiblemente debido a que no necesitan conducir a los machos o para evitar atraer depredadores como por ejemplo arañas. Las vibraciones pueden producirse por tres métodos: a) golpeando el sustrato, b) frotando el abdomen contra el sustrato o c) una combinación entre golpear y frotar el sustrato con el abdomen. Los sonidos producidos están dentro de las comunicaciones más complejas entre los insectos (Sandberg & Stewart 2006, Stewart & Sandberg 2006, Sandberg 2009).

En condiciones de bajo oxígeno disuelto se ha observado que las ninfas de las familias Perlidae y Perlodidae muestran un comportamiento conocido como “push up.” Aparentemente, estos movimientos ayudan a aumentar el intercambio de gases. Los “push up” consisten en que las ninfas flexionan sus patas en un

movimiento similar al ejercicio de “lagartijas”. Mediante este movimiento las ninfas pasan más agua por sus branquias lo que ofrece mayor disposición de oxígeno. La frecuencia de los “push-up” puede variar, por ejemplo entre invierno y verano, en los mismos especímenes (Hynes 1976, Dudley & Feltmate 1992, Genkai Kato *et al.* 2000).

Adaptaciones a la vida acuática: Las ninfas de Plecoptera presentan una respiración tipo hidropneustica, obteniendo el oxígeno directamente del agua, lo que consiguen con numerosas branquias (con algunas excepciones), localizadas en diferentes partes del cuerpo. En los primeros estadios ninfales la respiración puede darse a través del tegumento.

Los plecópteros poseen un par de uñas bien desarrolladas en cada una de las patas, las que utilizan para aferrarse al sustrato. Algunos autores como Stewart & Stark (2008) sugieren que las ninfas del orden son muy poco susceptibles a la “deriva catastrófica” debido a que, además de ser habitantes comunes de la zona hiporeica, poseen estas fuertes uñas para evitar que se los lleve la corriente.

IMPORTANCIA

Al igual que la mayoría de insectos acuáticos, los plecópteros juegan un papel fundamental en el flujo de energía y reciclaje de nutrimentos hacia el sistema terrestre y en las cadenas tróficas dentro del sistema acuático. Jop & Stewart (1987) estudiaron la producción anual de 13 especies de plecópteros en un río en Oklahoma (EEUU) y determinaron que fue de 6.1gm^{-2} . En este mismo estudio, las especies depredadoras aportaban un 83% de la biomasa y un 67% de la producción, representando un 22% de la densidad; mientras que los plecópteros omnívoros y fragmentadores que sumaron un 78% de la densidad, aportaron un 17% de la biomasa y un 33% de la producción. Dobrin & Giberson (2003) estudiaron la producción de cinco especies de plecópteros y determinaron un total de $0.19\text{gm}^{-2}\text{a}^{-1}$, el tercero más bajo de

los grupos estudiados (Ephemeroptera $2.2\text{gm}^{-2}\text{a}^{-1}$ y Trichoptera $0.41\text{gm}^{-2}\text{a}^{-1}$).

Algunos plecópteros, principalmente los más grandes, han sido utilizados por los pescadores profesionales, como modelos en la fabricación de anzuelos para pesca deportiva. También han sido sujeto de importantes estudios biogeográficos y evolutivos (Marden & Kramer 1994, 1995, Thomas *et al.* 2000, Stewart & Stark 2008, Zwick 2009).

Otra característica importante que poseen los plecópteros es su respuesta a cambios en el ambiente, ya que su sensibilidad generalmente los convierte en indicadores de excelente calidad del agua. Esta situación hace que se les incorpore en índices biológicos de calidad de aguas superficiales. En la mayoría de los índices, los plecópteros están dentro de los organismos más sensibles a los impactos negativos en el ambiente (Stewart & Stark 2008).

TAXONOMÍA

El orden Plecoptera es un grupo pequeño de insectos que posee 3 497 especies descritas en 16 familias y 286 géneros a nivel mundial (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008). Está compuesto por dos subórdenes principales: Antartoperlaria con 4 familias y 318 especies distribuidas principalmente en el Hemisferio Sur, y Arctoperlaria con 12 familias y 3 179 especies distribuidas en el Hemisferio Norte. Estos subórdenes derivaron del supercontinente Pangea seguido de procesos vicariantes; además, algunas familias han realizado migraciones secundarias (Zwick 1981, Zwick 2000). En Centroamérica se encuentra una sola familia, Perlidae (suborden Arctoperlaria) con dos géneros *Anacroneturia* Klapálek 1909 y *Perlesta* Banks (Gutiérrez-Fonseca 2009, Gutiérrez-Fonseca & Springer 2010).

En Costa Rica existen claves taxonómicas para la determinación de los machos adultos a nivel de especie en Stark (1998). Tres caracteres principales diferencian las especies: color de la cabeza y línea media del pronoto; forma, presencia o ausencia del “hammer” en la parte ventral del segmento nueve del abdomen; y

forma del aedeago o pene. Para la determinación de hembras a nivel de especie se utiliza además del color de la cabeza y la línea media del pronoto, la placa subgenital en el esternito ocho del abdomen. Las ninfas se diferencian a nivel de especie por una combinación de características, incluyendo los patrones de coloración de la cabeza y el tórax, la forma y tamaño del pronoto y los patrones de setas y espinas en el primer par de patas (Gutiérrez-Fonseca 2009). Para Costa Rica se han descrito las ninfas de diez especies (Stark 1998, Fenoglio 2007, Gutiérrez-Fonseca & Springer 2010), de las 27 reportadas por Stark (1998).

RECOLECCIÓN Y PRESERVACIÓN DE ESPECÍMENES

Para la recolecta de ninfas se pueden utilizar redes de mano comunes. Las ninfas se ubican principalmente en acumulaciones de hojarasca que están en la corriente, aunque también se pueden encontrar bajo rocas y a veces entre las raíces sumergidas. Los individuos recolectados deben ser preservados en etanol al 70-75%. Los plecópteros adultos pueden ser recolectados utilizando una trampa de luz, sobre todo cerca de las orillas de ríos y quebradas. Su preservación puede ser en seco, aunque con esta técnica el abdomen se contrae y se pierden características importantes para la identificación, por lo que se recomienda la preservación en etanol al 70-75%. También se puede explorar la vegetación ribereña utilizando una “red de golpe”.

Stark (1998) y Stark *et al.* (2009) presentaron una metodología detallada sobre la forma de procesar los machos adultos, utilizando una disolución de KOH. En Gutiérrez-Fonseca (2009) se separó el ápice del abdomen de los machos luego de sumergirlos en una disolución de KOH al 4% por 24 horas. Luego se extrajo el aedeago o pene, que se preservó en un microvial con glicerina y se mantuvo junto al resto del espécimen.

MORFOLOGÍA EXTERNA DE LAS NINFAS MADURAS

Los individuos del orden Plecoptera poseen una morfología muy similar a la de un insecto primitivo (Stewart & Stark 2008). En las ninfas, el tórax es más o menos aplanado dorso-ventralmente, mientras que el abdomen es alargado y más o menos cilíndrico (Fig. 1). Las branquias pueden estar ausentes o presentes en el submentón, cuello (parte anterior del tórax), tórax, abdomen o en la región anal. La posición y forma de las branquias es una característica importante para la identificación de las familias. En algunas familias el remanente de las branquias puede quedar visible en los adultos. Los individuos de la familia Perlidae, al menos en Costa Rica, son de mediano a gran tamaño (1 a 3cm), el cuerpo es aplanado dorso-ventralmente, y poseen dos o tres ocelos dependiendo del género. Las branquias son ramificadas en forma de penachos y están presentes en todos los segmentos del tórax y en algunos géneros además en la región anal.

Cabeza: En general está bien desarrollada, es esclerotizada, más o menos aplanada y en forma de disco; la familia Perlidae posee una cabeza tipo prognata. Las piezas bucales de las ninfas están adaptadas a dos tipos básicos de hábitos: herbívoro-detritívoro o carnívoro; aunque algunas pocas especies pueden ser omnívoras y poseer piezas bucales intermedias entre los dos tipos (Stewart & Stark 2002, 2008). Los ojos compuestos están bien desarrollados, ocupando gran parte de la porción lateral de la cabeza; los ocelos en posición dorsal pueden ser dos o tres dependiendo de la familia y del género (Figs. 3 y 4). Las antenas son largas y multisegmentadas con 50 a 100 segmentos. La pigmentación dorsal de la cabeza varía en cuanto a forma e intensidad, es usual observar una línea poco pigmentada en forma de M en la parte anterior de la cabeza, cercana al clípeo

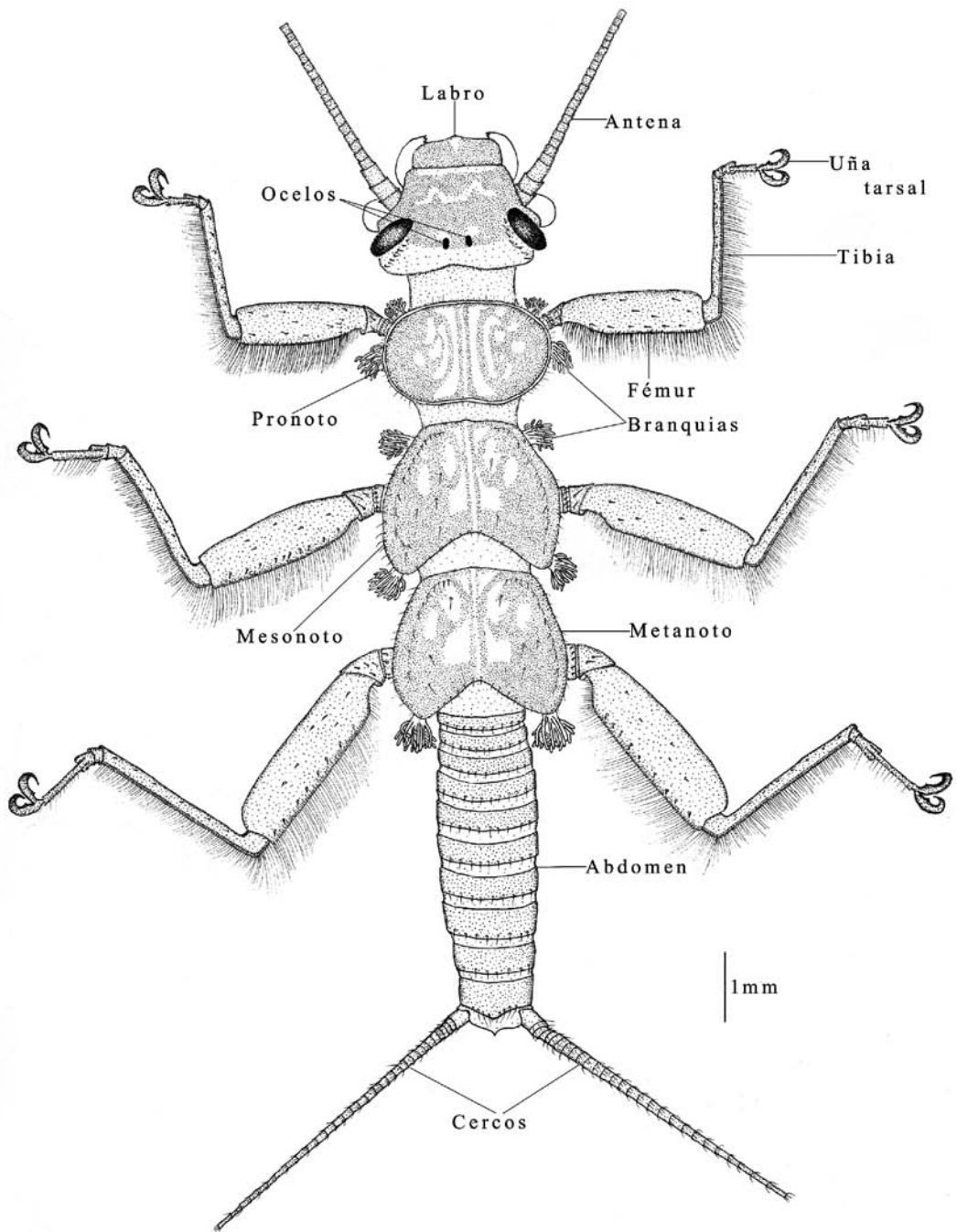


Fig. 1. Vista dorsal de la ninfa de *Anacroneuria marca*.

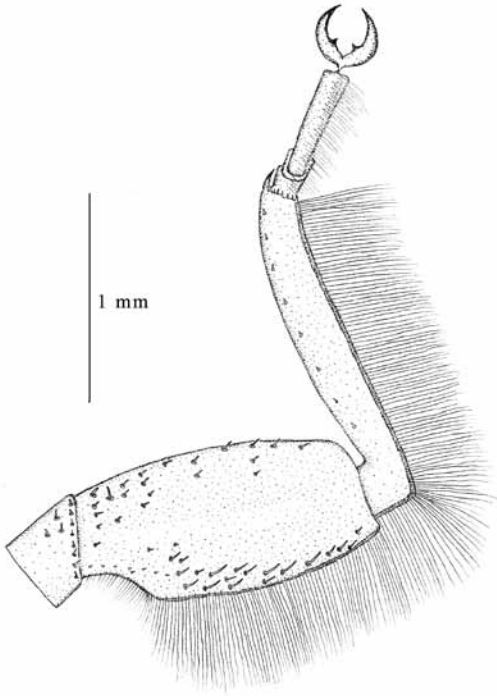


Fig. 2. Pata anterior de la ninfa de *Anacroneuria perplexa*.

(Fig. 1). Generalmente la cabeza es glabra con algunos pelos dispersos y muy pocas espinas.

Tórax: Está más o menos aplanado dorso-ventralmente y dividido en tres placas dorsales fuertemente esclerotizadas (Fig. 1). La pigmentación varía en cuanto a forma e intensidad entre especies y también entre individuos de la misma especie (Gutiérrez-Fonseca & Springer 2010). En ninfas maduras se puede observar en el meso- y metanoto los estuches alares bien desarrollados, excepto en especies braquiópteras y ápteras. Las depresiones en forma de Y en la parte ventral, al menos las del mesoesternito, pueden ser específicas para algunos géneros (Stewart & Stark 2002). Las patas están siempre bien desarrolladas. La coxa y el trocanter son cortos, al menos en *Anacroneuria*, el fémur y la tibia poseen una línea densa de pelos en la parte postero-lateral (Fig. 2). Poseen tres tarsómeros, la relación entre la longitud de los

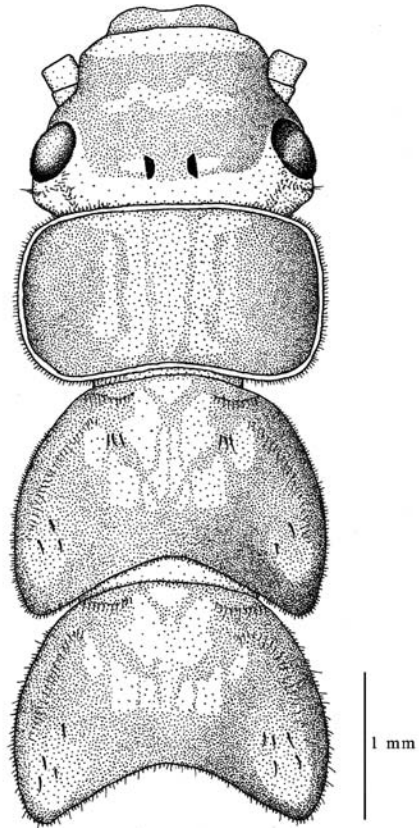


Fig. 3. Vista dorsal de la cabeza y pronoto de la ninfa de *Anacroneuria holzenthali*.

segmentos tarsales es importante para separar algunas familias. Poseen dos uñas bien desarrolladas. La coloración es más o menos similar entre las patas; sin embargo, la distribución de las setas y el tamaño de las espinas varían entre el primer par de patas y el segundo y tercer par de patas.

Abdomen: En las ninfas es cilíndrico o subcilíndrico, compuesto de 10 segmentos visibles, el segmento 11 está reducido. Generalmente está cubierto por setas y espinas dispersas en la superficie dorsal y en menor densidad en la superficie ventral. El abdomen termina en dos cercos compuestos por al menos 25-60 segmentos (Stewart & Stark 2002), cada uno de los

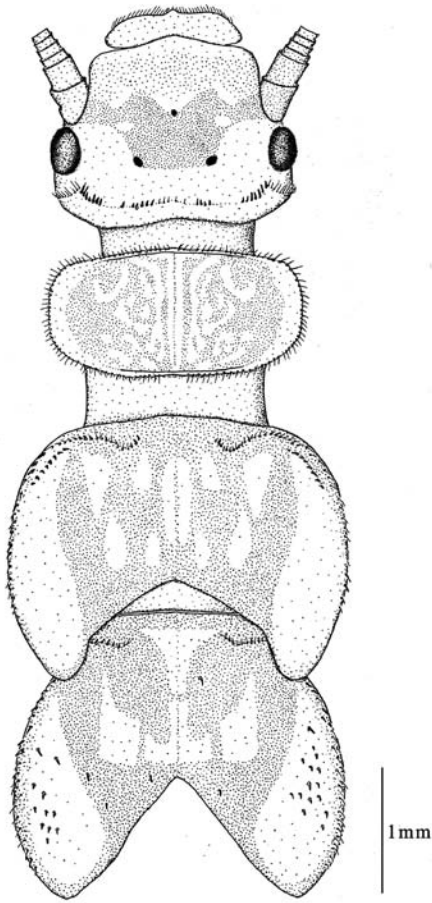


Fig. 4. Vista dorsal de la cabeza y pronoto de la ninfa de *Perlesta* sp.

segmentos de los cercos posee setas y espinas. En algunas familias, los cercos de los adultos de uno o ambos sexos, están reducidos a un solo segmento basal y en algunos casos, están modificados en una estructura accesoria en los órganos genitales de los machos. Las ninfas de la familia Pteronarcyidae poseen branquias en los primeros tres segmentos del abdomen.

Los adultos son muy similares a las ninfas, presentan dos pares de alas membranosas bien desarrolladas y con evidente venación algunas pocas especies pueden ser ápteras y otras braquípteras. Los adultos son generalmente amarillos o café, pero pueden ser desde verde brillante (*Chloroperlidae*), rojo (*Eustheniidae*), hasta morado. Generalmente las hembras carecen de ovipositor, aunque en *Notonemouridae* puede estar bien desarrollado.

FAMILIA PERLIDAE

La familia Perlidae está ampliamente distribuida en el Neártico, Paleártico, Neotrópico, Afrotropical y la región Oriental; con casi 800 especies descritas en el mundo, es una de las más diversas en cuanto a riqueza de géneros, con un total de 51 (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008, Stark *et al.* 2009). Es la única familia presente en Costa Rica. Las ninfas de Perlidae se caracterizan por tener piezas mandibulares de tipo carnívoro, la paraglosa es más larga que la glosa y todos los segmentos torácicos

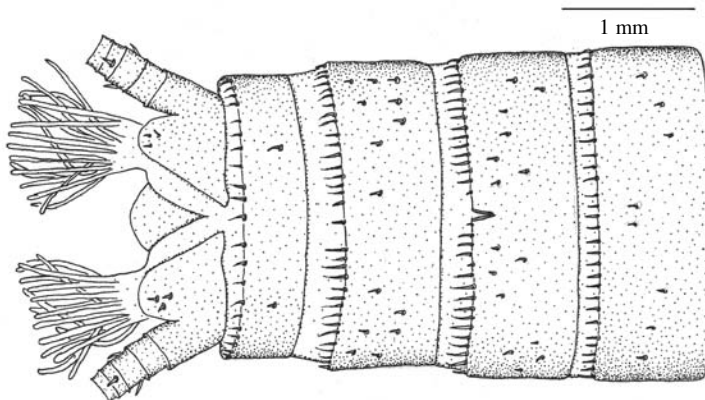


Fig. 5. Vista ventral del abdomen con branquias anales de la ninfa de *Perlesta* sp.

poseen branquias ramificadas en la coxa, algunos géneros poseen además branquias en la región anal. El género *Anacroneuria* es el más grande de la familia, con 332 especies descritas (Froehlich 2010), de las cuales 25 han sido reportadas para Costa Rica (Stark 1998). Este género se distribuye desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina,

Bolivia y Brasil, incluyendo dos especies en las islas de Trinidad y Tobago, una en cada isla (Stark 2001b, Stark *et al.* 2009). El género *Perlesta* posee 24 especies descritas distribuidas principalmente en Norteamérica (Stark *et al.* 2008), fue recientemente reportado para Costa Rica como primer registro para Centroamérica (Gutiérrez-Fonseca & Springer 2010).

Clave taxonómica para ninfas maduras de los géneros de Perlidae de Costa Rica

1. Branquias anales ausentes. Dos ocelos. Línea occipital regular y sin espinas (Fig. 3) *Anacroneuria*
- 1'. Branquias anales presentes (Fig. 5). Tres ocelos. Línea occipital sinuosa y con espinas (Fig. 4) *Perlesta*

REFERENCIAS

Dobrin, M. & D.J. Giberson. 2003. Life history and production of mayflies, stoneflies, and caddisflies (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera) in a spring-fed stream in Prince Edward Island, Canada: evidence for population asynchrony in spring habitats? *Can. J. Zool.* 81: 1083-1095.

Dudley, D. & B.W. Feltmate. 1992. Aquatic insects. Redwood, Melksham, Reino Unido.

Fenoglio, S. 2007. Stoneflies (Plecoptera: Perlidae) of Nicaragua. *Caribb. J. Sci.* 43: 220-255.

Fochetti, R. & J.M. Tierno de Figueroa. 2008. Global diversity of stoneflies (Plecoptera: Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 365-377.

Froehlich, C.G. 2010. Catalogue of neotropical Plecoptera. *Illiesia* 6: 118-205.

Genkai-Kato, M., K. Nozaki, H. Mitsuhashi, Y. Kohmatsu, H. Miyasaka & M. Nakanishi. 2000. Push-up response of stonefly larvae in low-oxygen conditions. *Ecol. Res.* 15: 175-179.

Gonzalez del Tánago, M. 1984. Distribution of Plecoptera in Duero basin (Spain). *Annl. Limnol.* 20: 49-56.

Gutiérrez-Fonseca, P.E. 2009. Ecología, reproducción, taxonomía y distribución de *Anacroneuria* spp. Klapálek, 1909 (Insecta: Plecoptera: Perlidae) en Costa Rica. Tesis de Licenciatura, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

Gutiérrez-Fonseca, P.E. & M. Springer. 2010. Description of the final instar nymphs of seven species from *Anacroneuria* Klapálek, 1909 (Plecoptera: Perlidae) in Costa Rica, and first record for an additional genus in Central America. *Zootaxa*. En revisión.

Harper, P.P. & B.N. Hynes. 1970. Diapause in the nymphs of Canadian winter stoneflies. *Ecology* 51: 925-927.

Hassage, R.L. & K.W. Stewart. 1991. Use of substrate volume and void space to examine the presence of three stonefly species (Plecoptera) among stream habitats. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 84: 309-315.

Hynes, H.B. 1976. Biology of Plecoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 12: 135-153.

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

Jewett, S.G. 1963. A stonefly aquatic in the adult stage. *Science* 139: 484-485.

Jop, K.M. & K.W. Stewart. 1987. Annual stonefly (Plecoptera) production in a second order Oklahoma Ozark stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 6: 26-34.

Macan, T.T. 1962. Ecology of aquatic insects. *Ann. Rev. Entomol.* 7: 261-288.

Marden, J.H. & M.G. Kramer. 1994. Surface-Skimming stoneflies: A possible intermediate stage in insect flight evolution. *Science* 266: 427-430.

- Marden, J.H. & M.G. Kramer. 1995. Plecopteran surface-skimming and insect flight evolution-reply. *Science* 270: 1684-1685.
- Puig, M.A. 1984. Distribution and ecology of the stoneflies (Plecoptera) in Catalanian rivers (NE-Spain). *Annl. Limnol.* 20: 75-80.
- Sandberg, J.H. 2009. Vibrational communication (drumming) of the western nearctic stonefly genus *Hesperoperla* (Plecoptera: Perlidae). *Illiesia* 5: 146-155.
- Sandberg, J. & K.W. Stewart. 2004. Capacity for extended egg diapause in six *Isozenoides* Klapálek species. *Trans. Am. Entomol. Soc.* 130: 411-423.
- Sandberg, J. & K.W. Stewart. 2006. Continued studies of vibrational communication (drumming) of North American Plecoptera. *Illiesia* 2: 1-14.
- Shinitshenkova, N.D. 1997. Paleontology of stoneflies. p. 561-565. *In* P. Landolt & M. Sartori (eds.). *Ephemeroptera and Plecoptera, Biology-Ecology-Systematics*. MTL Friburgo, Alemania.
- Snellen, R.K. & K.W. Stewart. 1971. The life cycle and drumming behavior of *Zealeuctra claasseni* (Frison) and *Zealeuctra hitei* Ricker and Ross (Plecoptera: Leuctridae) in Texas, USA. *Aquat. Insect.* 1: 65-89.
- Stark, B.P. 1998. The *Anacroneturia* of Costa Rica and Panama (Insecta: Plecoptera: Perlidae). *Proc. Biol. S. Wash.* 111: 551-603.
- Stark, B.P. 2001a. Records and descriptions of *Anacroneturia* from Ecuador (Plecoptera: Perlidae). *Scopelia* 46: 1-42.
- Stark, B.P. 2001b. A synopsis of neotropical Perlidae (Plecoptera), p. 405-422. *In* E. Domínguez (ed.). *Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera*. Kluwer Academic/Plenum, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Stark, B.P., R.W. Baumann & R.E. DeWalt. 2008. Valid stonefly names for North America. (Consultado: 28 enero 2008, <http://ppls.inhs.uiuc.edu/plecoptera/validnames.aspx>).
- Stark, B.P., C. Froehlich & M.C. Zuñiga. 2009. South American Stoneflies (Plecoptera), p. 45. *In* J. Adis, J.R. Arias, S. Golovatch, K.M. Wantzen & G. Rueda Delgado (eds.). *Aquatic Biodiversity of Latin America (ABLA)*. Vol. 5. Pensoft, Sofia, Moscú, Rusia.
- Stewart, K.W. & J.B. Sandberg 2006. Vibrational communication and mate searching behaviour in stoneflies, p 174-186. *In* S. Drosopoulos & M.F. Claridge (eds.). *Insects sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution*. Taylor & Francis Group, Florida, EEUU.
- Stewart, K.W. & B.P. Stark. 2002. *Nymphs of North American stonefly genera*. 2 ed. The Caddis, Columbus, Ohio, EEUU.
- Stewart, K.W. & B.P. Stark. 2008. Plecoptera, p. 311-384. *In* R.W. Merritt, K.W. Cummins & M.B. Berg (eds.). *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa, EEUU.
- Tamaris Turizo, C.E., R.R. Turizo Correa & M.C. Zuñiga. 2007. Distribución espacio-temporal y hábitos alimentarios de ninfas de *Anacroneturia* (Insecta: Plecoptera: Perlidae) en el río Gaira (Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia). *Caldasia* 29: 375-385.
- Tierno de Figueroa, J.M. & R. Fochetti. 2001. On the adult feeding of several European stoneflies (Plecoptera). *Entomol. New.* 112: 130-134.
- Thomas, M.A., K.A. Walsh, M.R. Wolf, B.A. McPheron & J.H. Marden. 2001. Molecular phylogenetic analysis of evolutionary trends in stonefly wing structure and locomotor behavior. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 97: 13178-13183.
- Wais, L.R. 1984. Two Patagonian basins Negro (Argentina) and Valdivia (Chile) as habitats for Plecoptera. *Ann. Limnol.* 20: 115-122.
- Winterbourn, M.J. 2005. Dispersal, feeding and parasitism of adult stoneflies (Plecoptera) at a New Zealand forest stream. *Aquatic Insects* 27: 155-166.
- Yule, C. 1985. Comparison of the dietary habitat of six species of *Dinotoperla* (Plecoptera: Gripopterygidae) in Victoria. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 37: 121-127.
- Zwick, P. 1981. Plecoptera, p. 1171-1182. *In* A. Keast (ed.). *Ecological Biogeography of Australia*, Vol. 2. Junk, la Haya, Holanda.
- Zwick, P. 2000. Phylogenetic system and zoogeographic of the Plecoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 45: 709-746.
- Zwick, P. 2009. The Plecoptera - who are they? The problematic placement of stoneflies in the phylogenetic system of insects. *Aquat. Insect.* 31: 181-194.

ANEXO



Figs. 6-13. Orden Plecoptera (Fam. Perlidae). 6-8. Ninfas de *Anacroneria*. 9. Cabeza y tórax de *Perlesta*. 10. Branquias anales de *Perlesta*. 11. Abdomen de macho adulto con martillo de *Anacroneria*. 12. Macho y hembra de *Anacroneria* tomando agua. 13. Huevos y ninfa recién eclosionada de *Anacroneria*. (Fotos: P. Gutiérrez).