

ECOLOGIA, DISTRIBUCION Y CICLOS DE DESARROLLO DE EFEMEROPTEROS DE SIERRA NEVADA (GRANADA, ESPAÑA). II: BAETIDAE (INSECTA, EPHEMEROPTERA).

J. Alba-Tercedor

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias (Sección de Biología). Universidad de Granada

Palabras Clave: Mayflies autoecology, Ephemeroptera life cycles, Sierra Nevada (Spain).

ABSTRACT

ECOLOGY DISTRIBUTION AND LIFE CYCLES OF SIERRA NEVADA (SPAIN) MAYFLIES. II: BAETIDAE (INSECTA EPHEMEROPTERA).

After a monthly sampling during an annual cycle in streams from Sierra Nevada mountains (south of Spain), studies on the distribution, autoecology and life cycles of eight species of Ephemeroptera, Baetidae (*Baetis rhodani* (Pict.), *B. alpinus* (Pict.), *B. muticus intermedius* ALBA-TERCEDOR, *B. vernus* (Curt.), *B. scambus* ETN., *B. fuscatus* (L.), *Centroptilum luteolum* (Mull.) y *Cloeon cognatum* (Steph.) were performed.

INTRODUCCION

Continuando en la línea emprendida sobre el conocimiento de la ecología y ciclos-desarrollo de los efemerópteros de Sierra Nevada (Alba-Tercedor & Jimenez Millán, 1978 y Alba-Tercedor, 1981, 1983), publicamos ahora los resultados obtenidos sobre las especies de la familia Baetidae, exceptuando *Baetis maurus* Kimm. cuya ecología y ciclo publicamos anteriormente (Alba-Tercedor, 1983).

MATERIAL Y METODOS

Tal y como explicamos en detalle (Alba Tercedor, 1983), establecimos ocho estaciones de muestreo en cinco cursos de agua de Sierra Nevada (río Aguas Blancas: 1300 m., 1140 m., 800 m.; río Dúrcal: 760 m.; río Torrente: 840 m.; río Lanjarón: 640 m.; río Chico: 800 m. y río Poqueira: 1600 m), denominándolas respectivamente I, II, III, IV, V, VI, VII y VIII. Muestreando en ellas mensualmente a lo largo de un ciclo anual comprendido entre Abril de 1979 y Marzo de 1980, con una red tipo Surber con un tamaño de

malla de 0.36 mm.

Para el estudio de los ciclos biológicos de desarrollo se construyeron histogramas mensuales, para cada estación de muestreo, bien de fases de desarrollo (Figs.: I a 10) o de intervalos de longitud total (Fig. 10).

RESULTADOS Y DISCUSION

Baetis rhodani (Pictet, 1843-45).

La encontramos en todas las estaciones muestreadas (junto a *B. muticus intermedius*, es la especie de la que mayor número de ninfas se capturaron), tanto en zonas centrales como de orilla, a profundidades variables entre 2 y 50 cm., con velocidades de corriente en el fondo desde casi nulas hasta muy elevadas (150 ± 17 cm./seg.) Observaciones estas que concuerdan con las de Drier & Vaillant (1954) que en canales de experimentación, observaron que ninfas del "tipo" *rhodani* podían remontar corrientes de hasta 102 cm./seg. y resistían al menos 1 minuto velocidades máximas del orden de 177

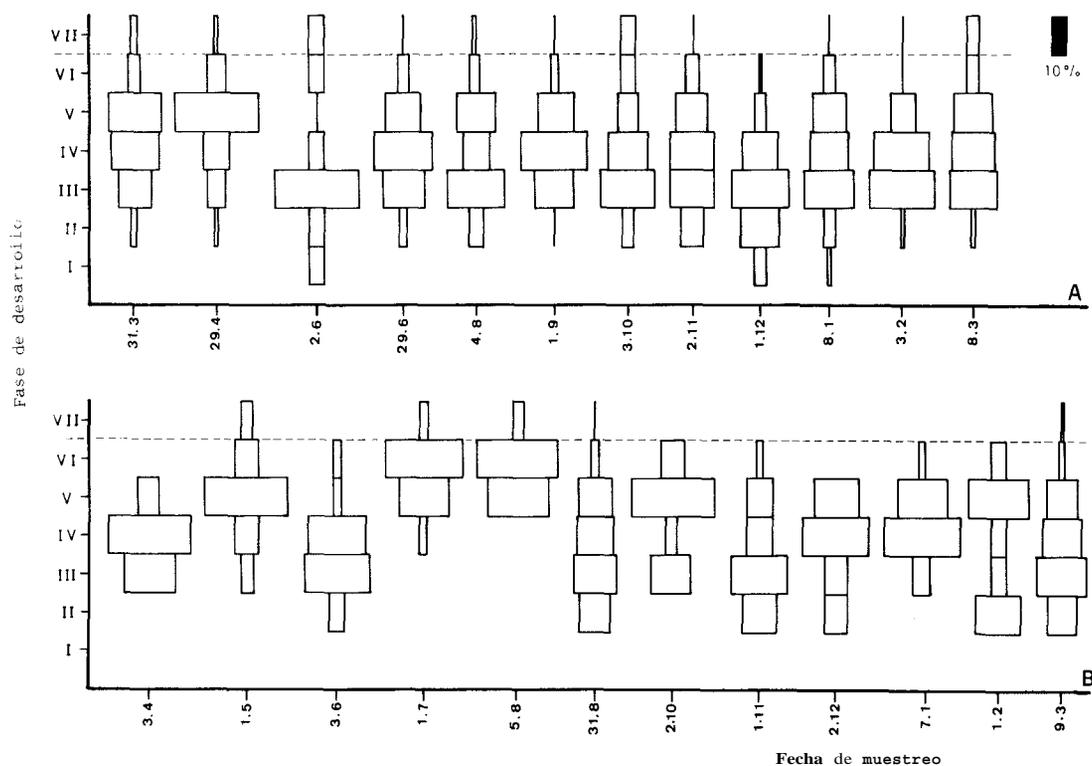


Figura 1 - Ciclo de desarrollo de *Baetis rhodani* (Pict) (A: río Aguas Blancas 800 m, B: río Dúrcal, 760 m.)
Life cycle of *Baetis rhodani* (Pict.) (A: Aguas Blancas river, 800 m.; B: Dúrcal river, 760 m)

cm./seg.

En cuanto al tipo de lecho, encontramos ninfas en lechos desde arenosos (a veces con lodo) hasta pedregosos, con todos los grados intermedios. Lo que está de acuerdo con las observaciones de otros autores (Zelinka & Marvan, 1961; Sander, 1981). Sin embargo, hemos observado cierta preferencia por zonas de guijarros, piedras pequeñas y vegetación (tanto plantas superiores como clorofitas filamentosas o musgos). Apreciándose un paralelismo entre la densidad de ninfas y las condiciones de las estaciones de muestreo. Así, por ejemplo, en el río Aguas Blancas el número medio de ninfas por metro cuadrado decrece con la altitud. Este paralelismo entre la naturaleza del lecho y la distribución altitudinal ya fué observado anteriormente por otros autores (Kamler, 1967; Benech, 1971).

Para estudiar el ciclo de desarrollo se construyeron histogramas del total de capturas en cada una de las

estaciones de muestreo, basados en el estudio de 352, 1174, 1451, 393, 1020, 560 y 314 ninfas, respectivamente para las estaciones de muestreo I, II, III, IV, VI, VII y VIII. De los cuales presentamos los correspondientes a las estaciones de muestreo III a VIII (Figs. 1 a 3).

El ciclo ha sido ampliamente estudiado por diversos autores en varios países extranjeros (Andersen *et al.*, 1978; Benech, 1971, 1972a, 1972b; Bengtsson, 1973; Bretscho, 1965; Elliot, 1967; Ghetti *et al.*, 1979; Harker, 1952; Humpesch, 1979a; Landa, 1968; Larsen, 1968; Macan, 1957, 1961, 1980; Pleskot, 1958, 1961; Sander, 1981; Sowa, 1979; Thibault, 1971; Trorup, 1963, 1973). En la mayoría de esos estudios se postulan dos generaciones anuales. Por el contrario Macan (1961) indicaba la posibilidad de una tercera generación; Bretscho (1965) sugirió la existencia de un polivoltinismo; Thibault (1971) separó tres periodos de emergencia de subimagos y Benech (1971,

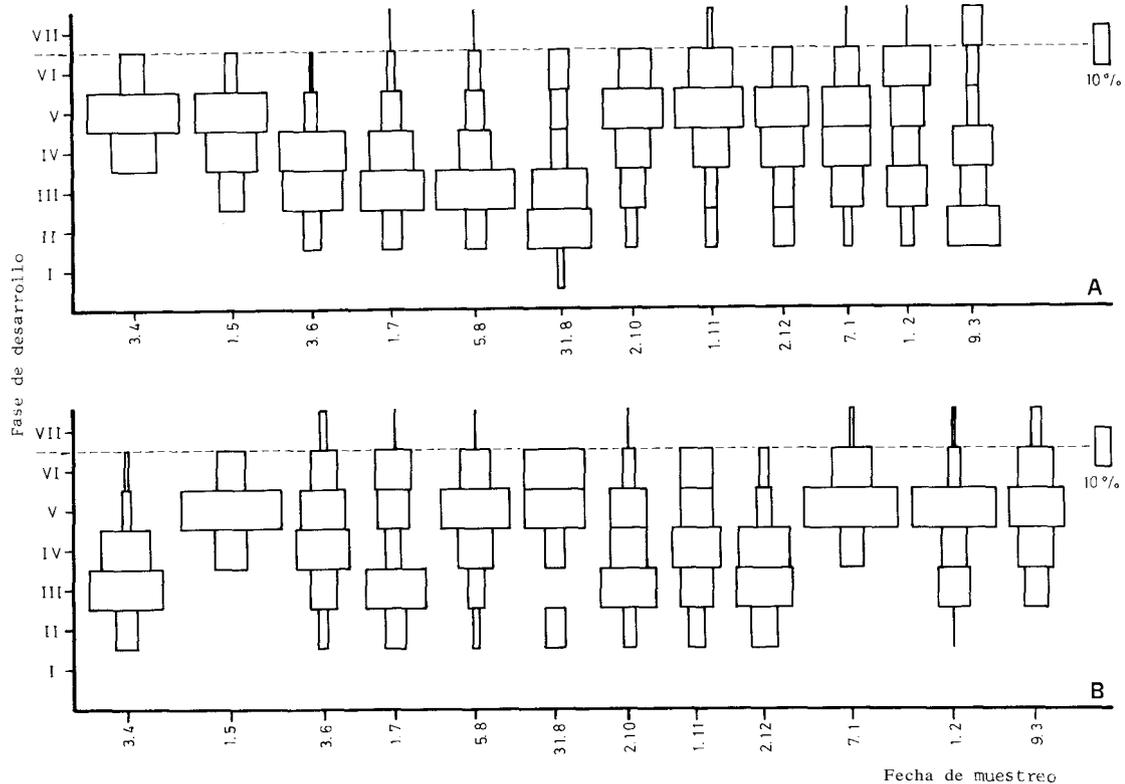


Figura 2.- Ciclo de desarrollo de *Baetis rhodani* (Pict) (A: río Lanjarón, 640 m.; B: río Chico, 800 m.)
Life cycle of *Baetis rhodani* (Pict.). (A: Lanjarón river, 640 m; B: Chico river, 800 m).

1972a) tras estudiar el material de Thibault, además del procedente de nuevas capturas realizadas en el sur de Francia, dedujo que esta especie desarrollaba tres generaciones anuales en la estación de muestreo de menor altitud sobre el nivel del mar; sin embargo en las situadas a mayor altura (115, 135 y 175 m.) llegó a la misma conclusión que Thibault, dos generaciones y una tercera parcial.

Por otro lado en estos trabajos anteriores se llega a la conclusión de que el desarrollo ninfal puede ser claramente diferente de un biotipo a otro e incluso varía en el mismo biotopo según el año y se sugiere que esto es debido al efecto que la temperatura ejerce, no sólo sobre el tiempo de incubación de los huevos (corroborado por las experiencias de Bohle, 1969; Benech, 1972b; Elliott, 1972) sino también sobre el grado de crecimiento de las ninfas (Humpesch, 1979). Lo cual estaría de acuerdo con los resultados obtenidos; ya que el periodo de emergencia de los subimago (deducido en función de la presencia de ninfas

maduras, con pterotecas negras) varía de unas estaciones de muestreo a otras.

En la estación I se observó un primer periodo de emergencia desde Marzo hasta principios de Julio y otro hacia el mes de Octubre. Con un mayor porcentaje de ninfas maduras en los meses de Marzo y Abril.

Por el contrario en la estación II encontramos ninfas maduras prácticamente todo el año. Observándose un periodo de mayor porcentaje de ninfas maduras que aumentó progresivamente desde Febrero hasta Abril. En el periodo de emergencia estival hubo un mayor porcentaje de ninfas maduras en dos periodos; uno a principios de Agosto y otro a comienzos de Noviembre. No habiéndose capturado ejemplares en fase I en el muestreo de Septiembre y si en los muestreos de Agosto y Octubre.

En la estación III (Fig. 1 A), salvo en el muestreo de Diciembre, en todos los meses del año encontramos ninfas maduras. Observándose claramente tres periodos de mayor porcentaje de emergencias en los

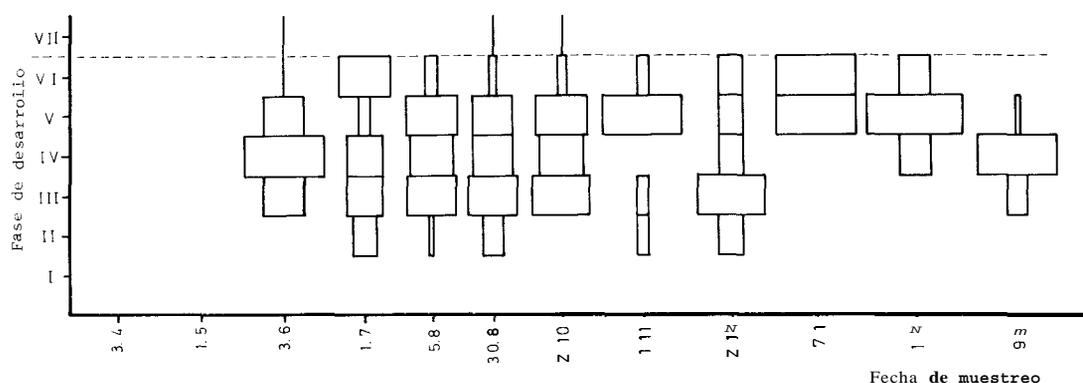


Figura 3.- Ciclo de desarrollo de *Baetis rhodani* (Pict) en río Poqueira (1600 m.)
Life cycle of *Baetis rhodani* (Pict.) in the Poqueira river (1.600 m).

meses de: Marzo, Junio y principios de Octubre que se corresponderían con un mayor porcentaje de ninfas muy jóvenes a principios de Noviembre-Diciembre, Junio y Agosto.

En la estación IV (Fig. 1 B) capturamos ninfas maduras solamente durante los muestreos de Marzo, Mayo y Agosto. Con dos máximos en Mayo y en Julio-Agosto.

En la estación VI (Fig. 2 A) se separan claramente tres periodos de mayor porcentaje de ninfas maduras: Enero-Marzo, Julio-Agosto y Noviembre. Con un porcentaje máximo de emergencia en Marzo. Una situación similar aparece en la estación VIII (Fig. 2 B) con tres periodos de mayor porcentaje de ninfas maduras en: Enero-Marzo, Junio-Agosto y Septiembre.

Por el contrario en la estación VIII (Fig. 3) capturamos ninfas maduras sólo en Junio y desde finales de Agosto hasta Octubre. Por tanto podríamos pensar en dos periodos de vuelo. Sin embargo la existencia de ninfas en fase VI de desarrollo desde Noviembre hasta Febrero, con una interrupción en Marzo, unido al escaso número de capturas en esos meses de muestreo, nos hace pensar que el resultado no corresponde a la realidad, sino al azar del muestreo.

En resumen, el largo periodo de existencia de ninfas maduras, así como la presencia de ninfas muy jóvenes a lo largo de todo el año, son factores que apuntan hacia la existencia de un polivoltinismo en la mayoría de las estaciones. La existencia de tres periodos de mayor porcentaje de ninfas maduras y sobretodo la existencia de tres periodos de mayor porcentaje de ninfas pequeñas, en algunas de las esta-

ciones muestreadas, nos indicaría la existencia de al menos tres generaciones anuales (posiblemente más). Lo que confirma el polivoltinismo observado por algunos autores.

Baetis alpinus (Pictet, 1843-45).

Capturamos ejemplares en todas las estaciones muestreadas, salvo en las situadas en el río Aguas Blancas, observándose una estrecha relación entre la dureza del agua y la densidad de las poblaciones ninfales. De tal modo que aquellas estaciones con una menor dureza total presentan poblaciones más numerosas. Siendo sustituida esta especie por *B. maurus* Kimm. en el río Aguas Blancas que es el que presenta mayores valores de dureza y conductividad (Alba-Tercedor, 1983).

Según Müller-Liebenau (1969) las ninfas se sitúan preferentemente en las partes altas y nacimientos de los cursos de agua, lo cual está totalmente en concordancia con nuestras observaciones; ya que las partes altas y los nacimientos son generalmente aguas muy blandas.

Capturamos ninfas en zonas de profundidad variable entre 2 y 37 cm., con velocidades de corriente en el fondo desde prácticamente nulas hasta de 129 ± 13 cm./seg.. Si bien al igual que observamos con *B. maurus* Kimm. (Alba-Tercedor, 1983), sus poblaciones son mucho más numerosas en zonas situadas en el centro del cauce, donde la profundidad y velocidad de corriente son mayores, coincidiendo con lechos pedregosos (lo que está de acuerdo con las observaciones de Sander, 1981).

La gran resistencia de esta especie a la corriente ya

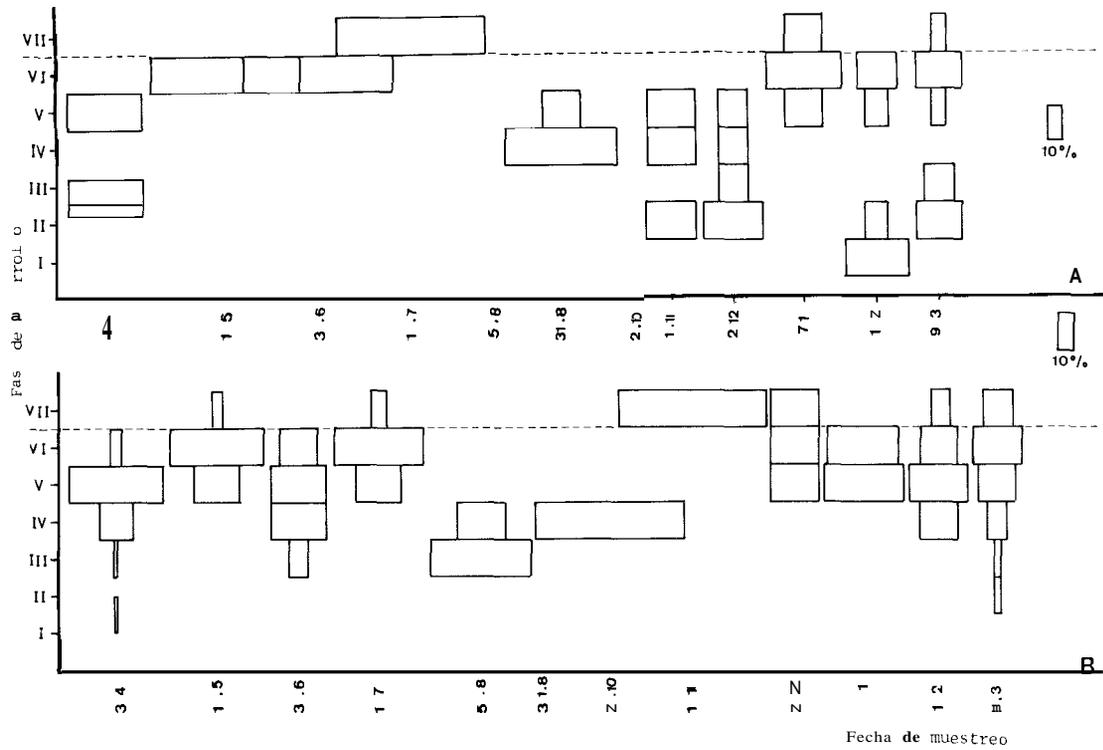


Figura 4.- Ciclo de desarrollo de *Buettia alpinus* (Pict.). (A: río Dúrcal 760 m.; B: río Lanjarón, 640 m)
 Life cycle *Buettia alpinus* (Pict.) (A: Dúrcal river, 760 m.; B: Lanjarón river, 640 m.).

fué puesta de manifiesto por Doriér & Vaillant (1954) (subnom. *B. t. gemellus* y *B. t. alpinus*), observando que pueden remontar corrientes de 187 cm./seg. y resistir una velocidad de corriente de 240 cm./seg. y Kamler (1960) encontró esta especie (subnom. *B. carpathica*) en unos márgenes de velocidad de corriente comprendidos entre 11 y 141 cm./seg.

El ciclo de desarrollo ha sido estudiado por varios investigadores. Así, Degrange (1957) en Francia (subnom. *B. doriéri sp. n.*) sugirió la existencia de dos generaciones anuales. Landa (1968) dijo que esta especie, en centroeuropa, puede presentar una o dos generaciones en función de la altitud (en el primer caso los subimagos emergen en Primavera-Verano y en el segundo caso se encuentran dos periodos de vuelo, uno desde Noviembre hasta principios de Junio y otro desde mediados de Julio hasta Septiembre). En Alemania Müller-Liebenau (1969) encontró un periodo de vuelo muy largo, siendo la emergencia más

temprana hacia final de Febrero y la más tardía a comienzos de Noviembre y Sander (1981) desde Mayo hasta Octubre. Humpesch (1979 b), en Austria, encontró ninfas maduras, dependiendo de los años, desde finales de Marzo hasta finales de Septiembre en 1965-66, de mediados de Marzo hasta Noviembre de 1966 y desde finales de Febrero en los meses que muestreó en 1967.

Para el estudio del ciclo de desarrollo construimos histogramas (Figs. 4 y 5), basados en el estudio de: 45, 317, 129 y 748 ninfas, respectivamente para las estaciones de muestreo: IV, VI, VII y VIII. Pudiéndose observar como en las estaciones de muestreo IV, VI y VII, aparecen unas discordancias desde principios de Agosto hasta Noviembre que corresponden a las máximas temperaturas registradas (alcanzándose e incluso sobrepasándose los 21 °C.).

Condiciones estas muy desfavorables si tenemos en cuenta que según Bogoescu & Tabacaru (1957) esta

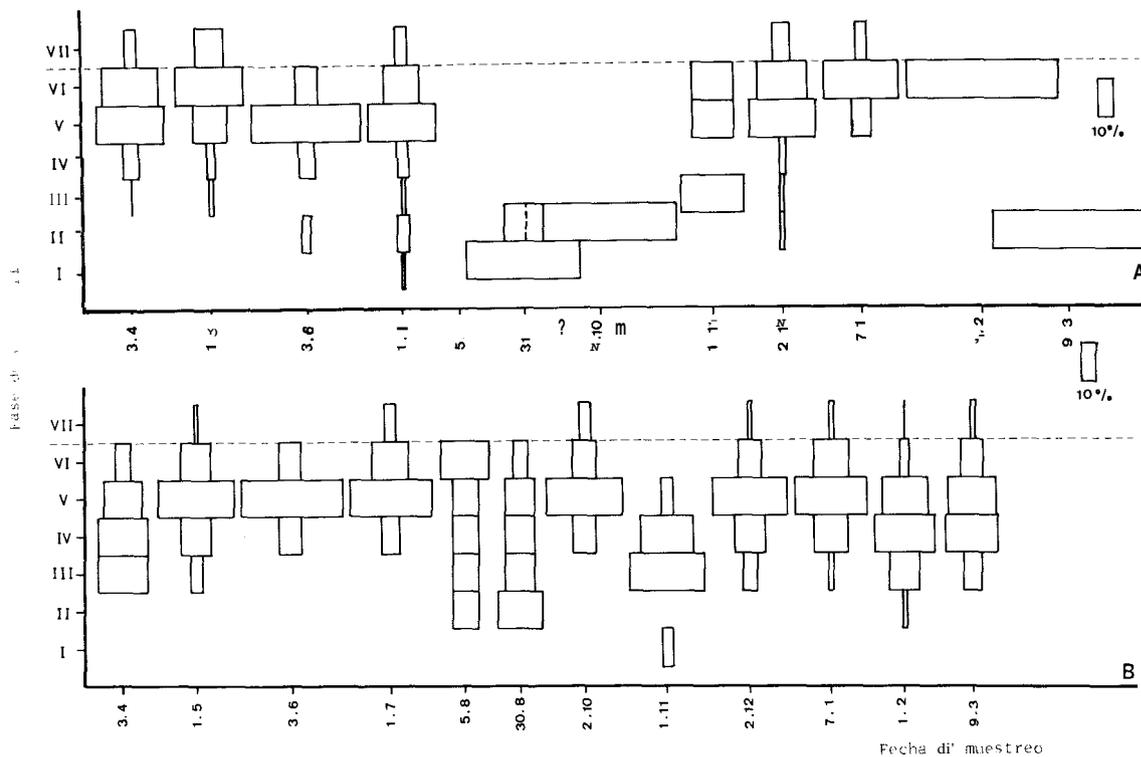


Figura 5 - Ciclo de desarrollo de *Baetis alpinus* (Pict.) (A: río Chicho, 800 m. B: río Poqueira, 1000 m.)
 Life cycle of *Baetis alpinus* (Pict.) (A: Chico river, 800 m.; B: Poqueira river, 1600 m.)

especie vive en aguas con temperaturas entre 5 y 13 °C., teniendo un desarrollo óptimo entre 8 y 11 °C.

En la estación de muestreo VII (Fig. 5 B) se observa también una discordancia en el mes de Agosto. Sin embargo esta no es tan marcada como en el resto de las estaciones; ya que en esta estación la temperatura no subió de 17 °C. Por otro lado en todas las estaciones hay una ausencia de ninfas maduras a comienzos de Junio.

A la vista de estos resultados podríamos pensar en la existencia de tres generaciones anuales que se desarrollarían del siguiente modo:

— Estación VI (Fig. 4 B): la primera generación G_1 nacería hacia el mes de Marzo (lo que está marcado por la abundancia de ninfas pequeñas), esta tendría un crecimiento rápido, emergiendo los subimagos en Abril y principios de Mayo. Las puestas de esta primera generación comenzarían a eclosionar a principios de Junio, originando la segunda generación que

tendría un rápido crecimiento, emergiendo los subimagos (G_2) en Julio. A comienzos de Agosto la temperatura fue muy elevada, no encontrándose ninguna ninfa. Es a final de Agosto cuando encontramos de nuevo ninfas en fase I que corresponderían al inicio de la 3ª generación (G_3), cuyo crecimiento es más lento, emergiendo los subimagos sobre el mes de Diciembre.

— En la estación VII (Fig. 5 A): ocurriría algo similar a lo que ocurre en la estación de muestreo anterior.

— Estación VIII (Fig. 5 B): se observan tres periodos de eclosión, observables por la aparición de ninfas pequeñas; uno a principios de Febrero, otro durante el mes de Agosto y un último a comienzos de Noviembre. Por lo que podríamos pensar en la existencia de tres generaciones anuales: La primera generación (G_1) eclosionaría en Febrero y los subimagos procedentes de esta emergerían a partir de Mayo; la puesta de la G_2 eclosionaría en Agosto, originando

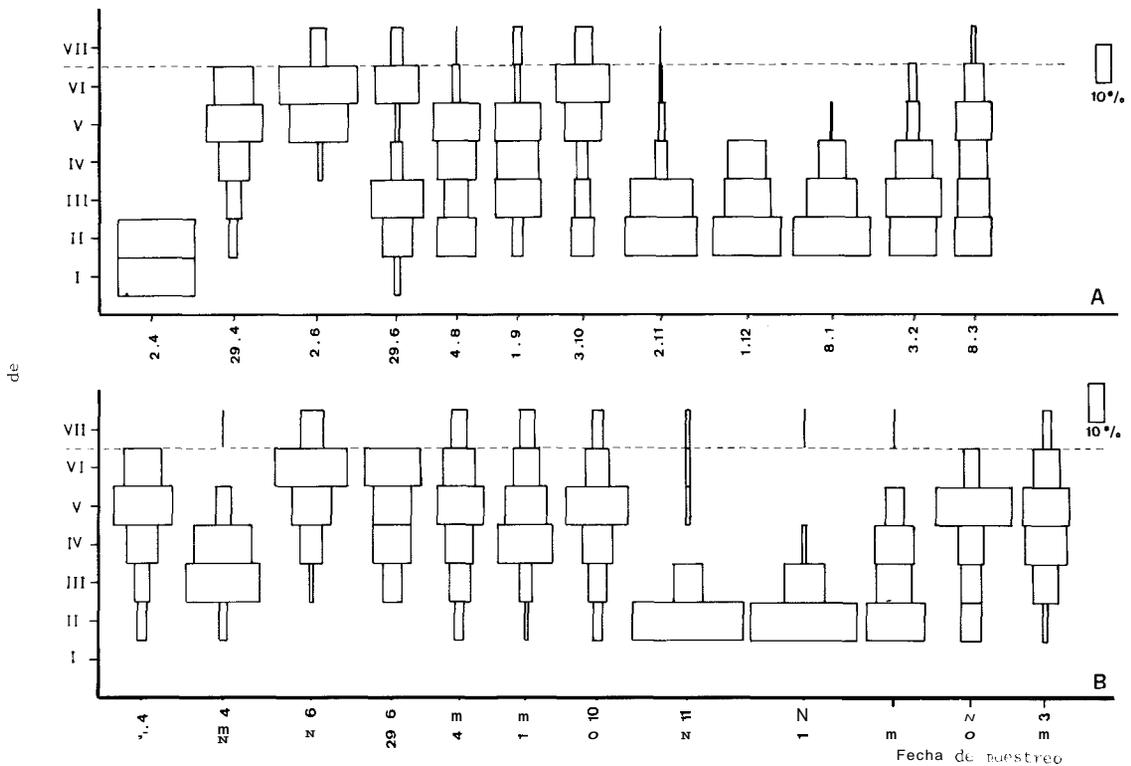


Figura 6.-Ciclo de desarrollo de *Baetis muticus intermedius* Alba-Tercedor en dos estaciones de muestreo del río Aguas Blancas (A: 1300 m B: 1140m).

Life cycle of *Baetis muticus intermedius* Alba-Tercedor in two sampling stations from the Aguas Blancas river (A: 1300 m.; B: 1140)

la segunda generación (G.) que tendría un crecimiento rápido, dando lugar a subimago en el mes de Octubre. En este mes la temperatura del agua fué elevada, lo que permitiría que los huevos eclosionaran rápidamente, apareciendo ninfas en fase I de desarrollo hacia el mes de Noviembre que corresponderían a la tercera generación (G.).

En la última estación de muestreo, es posible la generación de Agosto a Octubre gracias a que no se dan temperaturas tan elevadas en los meses estivales, como ocurre en las estaciones VI y VIII. Por lo que en Sierra Nevada, el ciclo de desarrollo podría presentar una generación más que las citadas hasta ahora en Europa.

Baetis muticus intermedius Alba-Tercedor, 1983.

La hemos encontrado en todas las estaciones muestreadas (excepto en el río Torrente). Siendo junto a *B. rhodani* y *Ephemerella ignita* la especie más am-

pliamente distribuida y es junto con *B. rhodani* la especie de la que hemos capturado mayor número de ninfas.

Se sitúa en zonas de profundidad variable de 2 a 250 cm., con velocidades de corriente en el fondo desde prácticamente nulas ($0,1 \pm 17$ cm./seg.) hasta de 115 ± 10 cm./seg., en lechos desde arenosos a pedregosos. Observándose una mayor abundancia de ninfas en zonas con vegetación en el lecho que generalmente corresponden a orillas con lechos finos. Lo que concuerda con observaciones anteriores (Alba-Tercedor & Jimenez Millán, 1978 -subnom. *B. cf. muticus*-) y con las observaciones de Müller-Liebenau (1969) y Sander (1981) para *B. muticus muticus* (L.).

En la bibliografía encontramos diversos estudios del ciclo de desarrollo de *B. muticus muticus* (L.). Así, según Landa (1968), en centroeuropa, presenta dos generaciones anuales. Thibault (1971), en los Pirineos franceses capturó ninfas maduras y formas

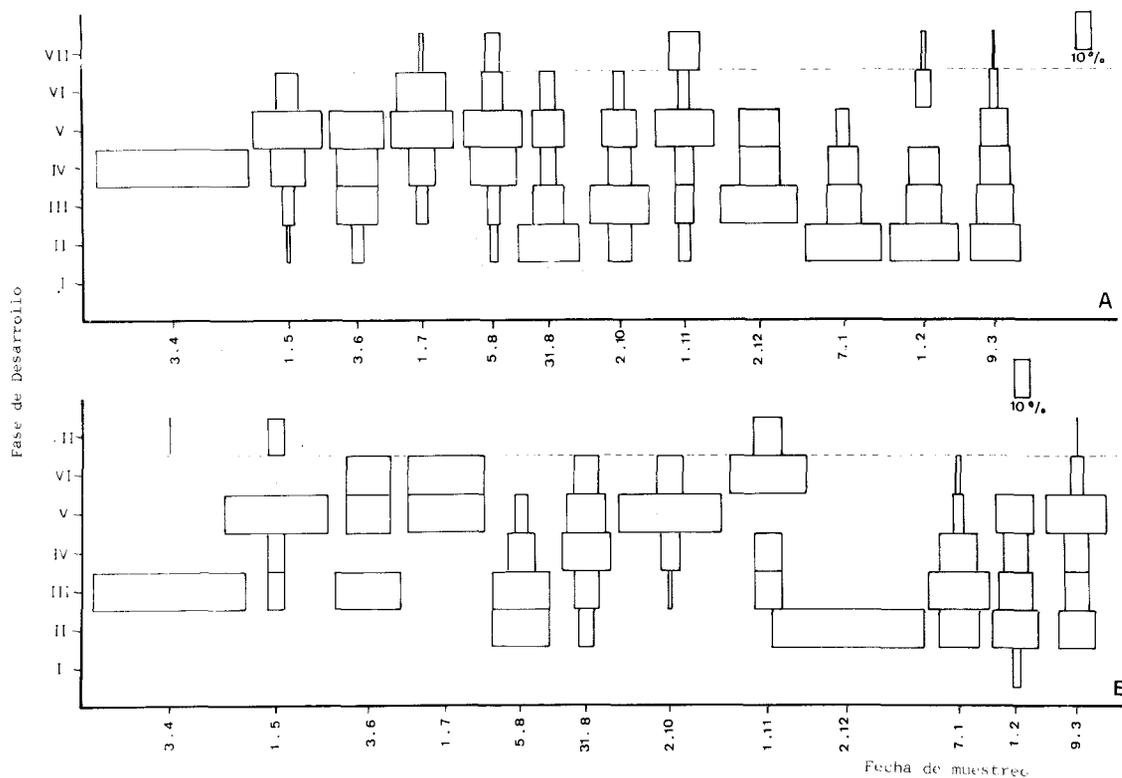


Figura 7 - Ciclo de desarrollo de *Baetis intermedius* Alba-Tercedor. (A: río Lanjarón, 640 m, B: río Chico, 800 m.)
 Life cycle of *Baetis muticus intermedius* Alba-Tercedor (A: Lanjarón river, 640 m.; B: Chico river 800 m.).

aladas desde Febrero hasta Diciembre y postuló la existencia de tres generaciones anuales que se superponían. Macan (1979), en Inglaterra, le atribuyó dos generaciones anuales; una invernal que emergía desde finales de Mayo hasta Julio y una rápida generación estival con dos cohortes que emergían en Agosto y Septiembre e hizo referencia a otros autores (Langford, 1971; Sowa, 1975 b) que también habían observado dos generaciones anuales. Ulfstrand (1968), en Laponia, donde el hielo cubre la superficie desde Noviembre hasta Mayo, encontró una única generación anual que emergía desde mediados de Julio hasta comienzos de Agosto y Sander (1981), en Alemania, encontró asimismo, un periodo muy corto de vuelo, entre Junio y Julio.

Para el estudio del ciclo de desarrollo construimos histogramas basados en el estudio de: 899, 1932, 11. 513, 420, 268 y 145 ninfas, respectivamente para las estaciones de muestreo: I, II, III, IV, VI, VII y VIII. La

mayoría de los cuales se acompañan (Figs. 6-8). En ellos podemos observar tres periodos de vuelo; bien en función de la presencia de ninfas (estaciones: IV, VI y VII) o bien en función de periodos de mayor abundancia de estas, en aquellas estaciones en que se encuentran casi todo el año. Un primer periodo se situaría alrededor de Marzo, otro alrededor de Junio y un tercero entre Agosto y Octubre-Noviembre, variando ligeramente de unas estaciones de muestreo a otras.

En todas las estaciones de muestreo se observa la aparición de una gran cantidad de ninfas pequeñas en los últimos meses del año. Esta eclosión constituiría la primera generación (G_1) cuya aparición coincide con los meses de Noviembre-Diciembre en todas las estaciones de muestreo (excepto en la VIII que comenzaría en Octubre). Subimagos procedentes de esta G_1 emergen en Febrero-Marzo. La puesta de la G_1 ecllosionaría rápidamente, originando la segunda

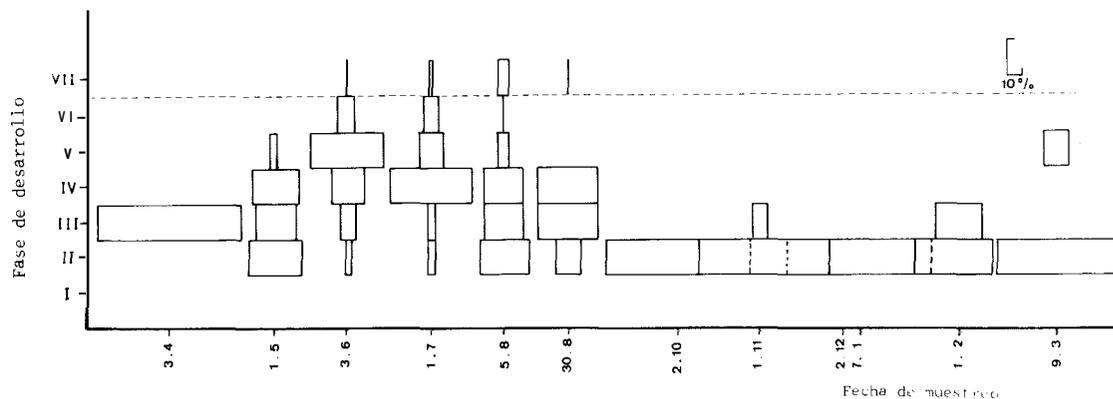


Figura 8.- Ciclo de desarrollo de *Baetis muticus intermedius* Alba-Tercedor en el río Poqueira (1600 m.)
Life cycle of *Baetis muticus intermediar* Alba-Tercedor in the Poqueira river. (1600 m.)

generación (G_2) a comienzos de Abril y Mayo, lo que está marcado por la gran cantidad de ninfas poco desarrolladas en esa época, la G_2 se desarrolla rápidamente emergiendo los subimagos (G_2) a comienzos de Junio (estaciones de muestreo: I, II y III) o principios de Mayo (estaciones de muestreo: IV y VII), la puesta de la G_2 ecllosionaria rápidamente, observándose de nuevo la presencia de ninfas poco desarrolladas ya a final de Junio en alguna estación de muestreo y a partir de Julio-Agosto en otras, las cuales constituirían la tercera generación (G_3).

Baetis vernus CURTIS, 1834.

A lo largo de todo el muestreo capturamos sólo una ninfa hembra en fase V de desarrollo (con pterotecas meostorácicas sobrepasando a las metatorácicas) a finales de Agosto, en la estación de muestreo VIII, en una zona central del cauce, de 13 cm. de profundidad, con una velocidad de corriente en el fondo de $121 + 11$ cm./seg. y lecho muy pedregoso con algunos musgos y filamentos de cianofitas. Lo que concuerda con observaciones como las de Müller-Liebenau (1969) y Sander (1981).

El ciclo de desarrollo ha sido estudiado por varios autores: Landa (1968), en controeuropa, sostiene que presenta dos generaciones anuales que se suceden rápidamente durante los meses estivales. Dos generaciones anuales citan también Müller-Liebenau (1969), en Alemania y Macan (1979), en Inglaterra.

Baetis scambus EATON, 1870.

Capturamos ninfas en tres estaciones de muestreo,

en dos de ellas con una densidad de población extraordinariamente baja; habiendo capturado sólo una ninfa en la estación IV y siete en la VI. La estación de muestreo VIII es la más rica en ninfas de esta especie, con una densidad de población concuerda con la observada por otros autores (Wise, 1976; Thibault, 1971).

Las capturas fueron en zonas de profundidad variable entre 3 y 30 cm. con velocidades de corriente en el fondo desde casi nulas (aunque moderadas en superficie: 33 f. 10 cm./seg.) hasta de 107 f. 8 cm./seg., generalmente en lechos pedregosos (aunque también la encontramos en lechos de arena), repitiéndose su presencia en zonas con musgo, algas y restos vegetales. Observaciones que concuerdan con las de Sander (1981) y Müller-Liebenau (1961).

Según Macan (1961; 1979) esta especie vive en aguas blandas, lo que explicaría el que nosotros no la hallamos capturado en el Río Aguas Blancas; así como su mayor abundancia en la estación VIII (Río Poqueira que es la que presenta valores más bajos de dureza y conductividad (Alba-Tercedor, 1983).

Para el estudio del ciclo biológico de desarrollo hemos construido histogramas de frecuencias (Fig. 9) basados en el estudio de 150 ninfas capturadas en la estación VIII. A la vista de los resultados obtenidos, pensamos que esta especie tiene una única generación anual, cuyos subimagos emergerían de Julio hasta finales de Agosto. Lo cual concuerda con las observaciones de Landa (1968) en centroeuropa, Macan (1979), en Inglaterra y Sander (1981) en Alemania. Por el contrario Elliott (1967) en

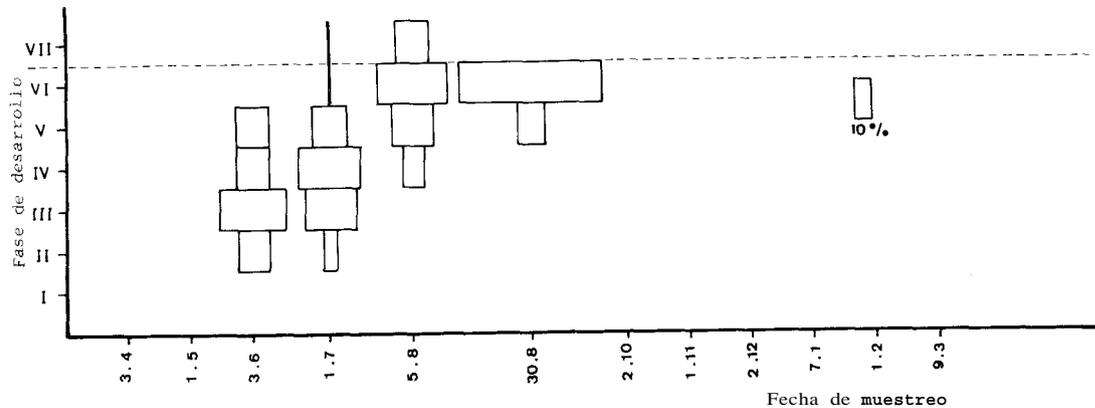


Figura 9.- Ciclo de desarrollo de *Baetis scambus* Etn. en el río Poqueira (1600 m.)
Life cycle of *Baetis scambur* Etn. en the Poqueira river (1600 m.)

Inglaterra y Thibault (1971) en Francia, postularon la existencia de dos generaciones anuales.

Baetis fuscatus Linneo, 1761.

Capturamos muy pocas ninfas y sólo en las estaciones de muestreo III (1-9-1979: 2 ninfas en fase IV de desarrollo y 1 en fase V; 3-10-1979: 2 ninfas en fase IV de desarrollo, 1 en fase VI y 1 en fase VII) y VIII (30-8-1979: 1 ninfa en fase III, 1 en fase IV y 5 en fase V). En zonas de profundidad variable entre 5 y 42 cm., correspondientes tanto a orillas como a las partes más centrales del cauce, con velocidades de corriente en el fondo comprendidas entre 33 ± 10 cm./seg. y 150 ± 17 cm./seg., con lechos desde arenosos (incluso con algo de lodo) hasta pedregosos. Anteriormente (Alba-Tercedor & Jiménez Millán, 1978, -subnom. *B. cf. bioculatus*-) habíamos observado una preferencia por aguas movidas en superficie, velocidades de corriente moderadas en el fondo y lechos pedregosos o con guijarros que les ofrezca refugio. Según Macan (1979), las ninfas viven en aguas de corriente rápida, con preferencia por aguas duras y según Müller-Liebenau (1969) viven bajo las piedras y entre la vegetación acuática.

Debido al escaso número de capturas, no hemos hecho ninguna representación gráfica del desarrollo. Sin embargo hay un hecho significativo: la presencia de ninfas sólo a comienzos del mes de Agosto y a comienzos de Octubre en la estación III, habiendo capturado una ninfa madura en este segundo periodo de existencia de ninfas; por el contrario en la estación IV capturamos ninfas tan solo a final de Agosto, justo

en el intervalo de tiempo existente entre los dos muestreos en que capturamos ninfas en la estación III.

En la bibliografía está ampliamente aceptada la existencia de dos generaciones anuales que se suceden rápidamente desde el final de la Primavera y durante el verano (Landa, 1968; Müller-Liebenau, 1969; Macan, 1979; Sowa, 1979). Si bien Macan (1979) cita a Pleskot (1958, 1961), según el cual todos los huevos tardan diez meses en eclosionar; de tal modo que huevos puestos en diferentes fechas del verano, originan al verano siguiente generaciones aparentemente diferentes.

Si nos atenemos a nuestros resultados, cabría pensar en la existencia de una única generación, de desarrollo estival, cuyos subimago emergen a comienzos de Octubre. Sin embargo y a la vista de los antecedentes bibliográficos, otra interpretación posible podría ser que los ejemplares capturados en Agosto en la estación III corresponden a la primera generación y los de Octubre a la segunda.

Centroptilum luteolum (Müller, 1776).

Capturamos ninfas sólo en las estaciones de muestreo: I, II y IV. Siendo la estación II la que presentó una mayor densidad de ninfas por metro cuadrado (386.8). Todas las capturas correspondieron bien a zonas de orilla o a partes centrales del cauce con pocos centímetros de profundidad, con velocidades de corriente en el fondo desde prácticamente nulas (el instrumento utilizado no las media) hasta valores de 72 ± 5 cm./seg.. Siendo la máxima velocidad a la que encontramos ninfas de 107 ± 9 cm./seg. que se

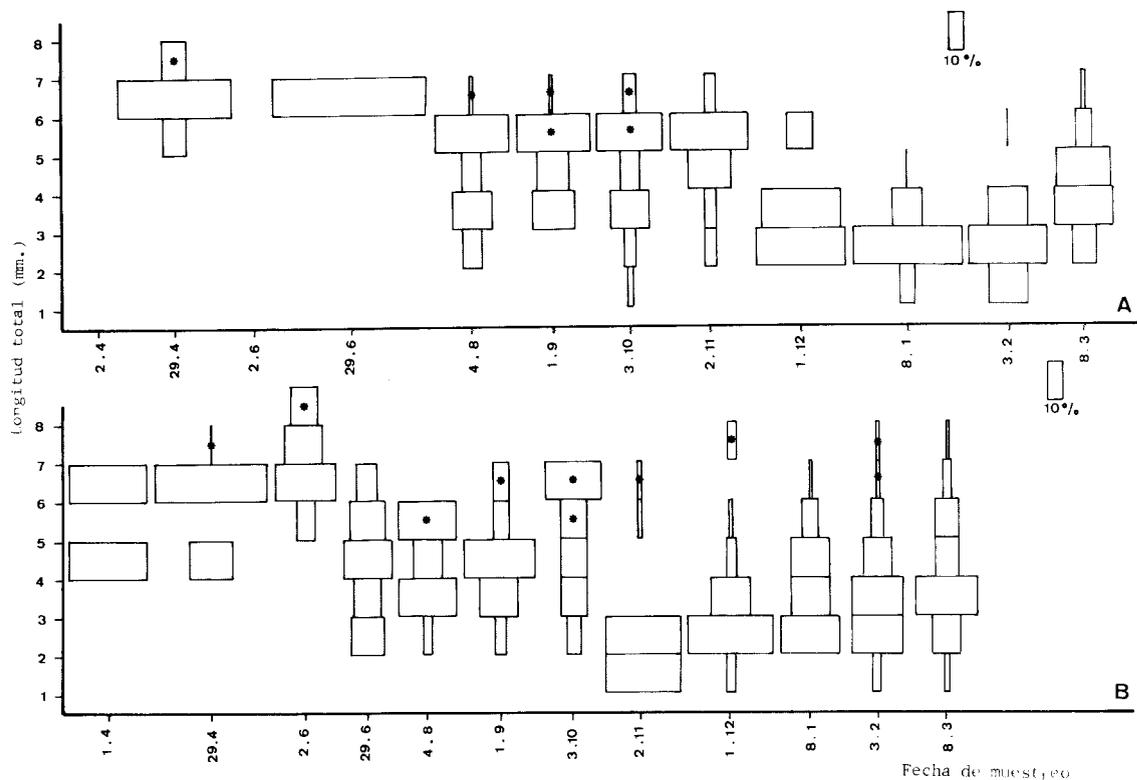


Figura 10 - Ciclo de desarrollo de *Centropilum luteolum* (Müll.) en dos estaciones de muestreo del río Aguas Blancas (A: 1300 m; B: 1140 m.) (Los asteriscos indican la presencia de ninfas maduras con pterotecas negras).
 Life cycle of *Centropilum luteolum* (Müll.) in two sampling stations from the Aguas Blancas river (A: 1300 m.; B: 1140 m.). (Asterisks indicate the presence of mature nymphs with black wing pads).

correspondía con una zona de lecho muy pedregoso, con gran cantidad de raicillas de la vegetación de los márgenes, musgos, *Cardamine.sp.*, *Batrachospermum sp.* y *Chara sp.*, lo que nos hace suponer que realmente las ninfas no estuvieron sometidas a esa velocidad de corriente. (Con anterioridad — Alba-Tercedor & Jimenez Millán, 1978 — encontramos ninfas de esta especie a una velocidad máxima de 28 cm./sg.).

Según nuestras observaciones esta especie coloniza lechos de materiales finos (arena y lodo), tapizados con abundante vegetación y ricos en restos vegetales. Lo que concuerda con las observaciones de otros autores (Grandi, 1960; Macan, 1979; Sander, 1981).

Se han publicado diversos trabajos haciendo referencia al ciclo de desarrollo de esta especie (Brestcho, 1965; Landa, 1968; Jazdzewska, 1971; Lavandier & Dumas, 1971; Brittain, 1974; Sowa, 1975; Macan, 1978; Macan & Maudsley, 1968; Sander,

1981), la mayoría de los cuales apuntan hacia la existencia de dos generaciones anuales. Si bien Lavandier & Dumas (1961) sugirieron la posibilidad de una única generación y Brittain (1974), Macan (1978) y Macan & Maudsley (1968) sugirieron la posibilidad de un polivoltinismo.

Para el estudio del ciclo biológico de desarrollo hemos construido histogramas (Fig. 10) basados en las medidas de un total de 360 y 1142 ninfas respectivamente para las estaciones de muestreo I y II. (No se representó en la IV ya que capturamos solo 2 ninfas).

A la vista de nuestros resultados descartamos la posibilidad de que esta especie desarrolle en el Río Aguas Blancas solo una generación; ya que tanto en la estación I como en la II aparecen dos periodos discontinuos: uno en Noviembre o Diciembre (con una gran abundancia de ninfas pequeñas) y otro en

Julio (A finales de Julio en la estación I y a comienzos de ese mes en la estación II) con gran abundancia de ninfas crecidas, (todas sobrepasaban los 5mm. de longitud) coincidiendo con una brusca aparición de ninfas pequeñas en el muestreo siguiente (en Agosto en la estación I y a finales de junio en la estación II). Resultados que nos harían pensar en dos generaciones anuales.

En la estación I los resultados se ajustan bien a la hipótesis de bivoltinismo. Habría una generación invernal procedente de huevos puestos en Otoño (algunos de los cuales eclosionan ya en Otoño y otros a lo largo del Invierno). Esta generación originaría adultos a partir del mes de Abril hasta Junio (posiblemente incluso julio). La puesta de estos comenzaría a eclosionar hacia el mes de Julio, dando lugar a adultos durante Agosto hasta Noviembre. Es decir que la generación estival se desarrolla en un tiempo mucho más corto que la invernal, de ahí el menor tamaño de las ninfas maduras de la generación estival.

En la estación de muestreo II, encontramos dos diferencias fundamentales respecto de la estación I: encontramos ninfas muy pequeñas correspondientes a la generación estival un mes antes; así como ninfas maduras en gran cantidad de muestreos. Encontramos ninfas durante un largo periodo en los meses del Verano y Otoño que podrían corresponder a una sucesión de generaciones rápidas en esta época que se solaparían, lo cual estaría a favor de la hipótesis de un polivoltinismo.

Cloeon cognatum Stephens, 1835.

Capturamos muy pocas ninfas: 2 en la estación de muestreo II (1-9-1979: 1 ninfa en fase VI de desarrollo y 3-11-1980: 1 ninfa en fase IV) y 4 ninfas en la estación de muestreo VI (2-10-1979: 1 ninfa en fase IV, 2 en fase V y 1 en fase VI)

Las capturas correspondieron siempre a zonas de orillas poco profundas (5-9 cm.), con velocidades de corriente en el fondo lentas (desde $0,1 \pm 17$ cm./seg. hasta 25 ± 11 cm./seg.), lechos muy finos, formados por arena fina y lodo, ricos en vegetación y con abundantes restos vegetales.

Hasta la aparición del trabajo de Sowa (1975 a) se consideraba a esta especie sinónima de *C. dipterum* L., de tal modo que los antecedentes sobre ecología y ciclo aparecen referidos a esta especie. Coincidiendo nuestras observaciones al respecto de las características de las zonas que coloniza con las que

otros autores (Lestage, 1971; Grandi, 1960; Macan, 1979; Puthz, 1978; etc...) asignan a *C. dipterum* L.

Los estudios previos referidos al ciclo de *C. dipterum* L. Bretschko, 1965; Brown, 1961; Brittain, 1974; Brooker & Edwards, 1974; Kjellberg, 1973; Landa, 1968; Learner & Potter, 1974; Macan, 1961, 1979) muestran que es predominantemente univoltina. Si bien algunos años más templados pueden dar dos generaciones anuales que se suceden rápidamente durante el verano.

A la vista de las escasas capturas no podemos inclinarnos por una u otra posibilidad.

BIBLIOGRAFIA

- Alba-Tercedor, J. 1981. Efemerópteros de Sierra Nevada: Ciclos de Desarrollo, Taxonomía y Ecología de las Ninfas Tesis doctoral (inérita) Universidad de Granada. 475 pág
- Alba-Tercedor, J. 1983. Ecología, Distribución y ciclos de desarrollo de Efemerópteros de Sierra Nevada. I: *Baetis maurus* Kimmins, 1983 (Ephemeroptera: Baetidae) Actas del I Congreso Español de Limnología, 2. 169-182
- Alba-Tercedor, J. & Jimenez Millán, F. 1978. Larvas de Efemerópteros de las estribaciones de Sierra Nevada. Factores que intervienen en su distribución. Bol. Asoc. esp. Enrom., 2: 91-107.
- Andersen, T.; Fjellheim, A.; Larsen R. & Otto, Ch. 1978. Relative abundance and flight periods of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera in a regulated West Norwegian river. Norw. J. Ent., 25 119-144.
- Benech, V. 1971. Les variations saisonnières chez un Ephéméroptère polyvoltin (*Baetis rhodani* PICTET) d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques. Le Lissuraga Thèse doctoral 3e cycle, Fac. Sc. Université d'Orléans
- Benech, V. 1972a. Le polyvoltinisme chez *Baetis rhodani* Pictet (Insecta Ephemeroptera) dans un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques. Le Lissuraga. Ann Hydrobiol., 3: 141-171
- Benech, V. 1972b. Etude expérimentale de l'incubation des œufs de *Baetis rhodani* Pictet Freshwat Biol., 2: 243-252.
- Bengtsson, J. 1973. Vækst og livscyklus hos *Baetis rhodani* (Pict.) (Ephemeroptera). Flora og Fauna, 79,2: 32-34.
- Bogoescu, C. & Tabacaru, I. 1957. Etude comparée des nymphes d'*Acentrella* et de *Pseudocloeon*. Considerations phylogénétiques concernant la famille Baetidae. Reitr. Ent., 7: 483-492.
- Bohle, H.W. 1969. Untersuchungen über die Embryonalentwicklung und die embryonale Diapause bei *Baetis vernalis* Curtis und *Baetis rhodani* (Pictet) (Baetidae, Ephemeroptera). Zool. Jb. Anat., 86: 493-575
- Brestschko, G. 1975. Zur larvenentwicklung von *Cloeon dipterum*, *Cloeon simile*, *Centroptilum luteolum* und *Baetis rhodani*. Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz., 172 17-16.
- Brittain, J.E. 1974. Studies on the lentic Ephemeroptera and Plecoptera of Southern Norway Norsk. ent Tidsskr 21:135-154
- Brooker, M.P. & Edwards, R.W. 1974. Effects of the herbicide paraquat on the ecology of a reservoir. 3 Fauna and general discussion. Freshwat. Biol., 4: 111-335.
- Brown, D.S. 1961. The life-cycle of *Cloeon dipterum* L.

(Ephemeroptera:Baetidae). Entomologist, 94: 114-120.

Degrangue, Ch. 1975. Description de l'adulte et de la nymphe de *Baetis doriei* sp. n. Trav. Lab. Hydrob. Pisc. Univ. Grenoble, 48, 49: 17-31.

Dories, A. & Vaillant, F. 1954. Observations et esperiencias relatives a la resistance au courant de divers Invertébrés aquatiques. Trav. Lab. Hydrobiol. Pisc. Univ. Grenoble, 45, 46: 9-31.

Elliott, J.M. 1967. The life-histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Datmoor stream. J. Anim. Ecol., 36: 343-362.

Elliott, J.M. 1972. Effect of temperature on the time of hatching in *Baetis rhodani* (Ephemeroptera: Baetidae). Oecologia (Berl.) 9: 47-51

Ghetti, P.F.; Bonazzi, G.; Musi, G. & Ravanetti, U. 1979. Cicli vitali di efemerotteri e plecoterri di un torrente sperimentales. Ateneo Parmense, Acta Nat., 15: 149-157.

Grandi, M. 1960. Fauna d'Italia: Ephemeroidea. Calderini. Bologna.

Harker, J.E. 1952. A study of the life cycles and growth rates of four species of mayflies. Proc. R. Ent. Soc. Lond., (A), 27: 77-85.

Humpesch, U.H. 1979 a. Life cycles and growth rate of *Baetis* spp. (Ephemeroptera: Baetidae) in the laboratory and in two stony streams in Austria. Freshwat. Biol., 9: 467-479.

Humpesch, U.H. 1979 b. Autoekologische untersuchungen zum entwicklungs-zyklus von *Baetis alpinus* (Pict.) Proc. 2nd Int. Conf. Ephemeroptera: 159-173.

Jazdewska, T. 1971. Jetki (Ephemeroptera) rzebi Grabi Pol. Pismo ent., 41: 243-304.

Kamler, E. 1960. Notes on the Ephemeroptera Fauna of Tatra streams. Pol. Arch. Hydrobiol., 8: 107-127.

Kjellberg, G. 1973. Growth of *Leoptopplebia vespertina* L., *Cloeon dipterum* L. and *Ephemerula vulgata* L. (Ephemeroptera) in a small Woodland Lake. Ent. Tidsskr., 94: 8-14.

Landa, V. 1968. Developmental cycles of central European Ephemeroptera and their interrelations Acta ent. Bohemoslovaca, 65: 276-284.

Langford, T.E. 1971. The distribution, abundance and life-histories of stoneflies (Plecoptera) and mayflies (Ephemeroptera) in a British river, warmer by cooling water from a power station. Hydrobiologia, 38: 339-377.

Larsen, R. 1968. The life cycle of Ephemeroptera in the lower part of Aurland River in song and Fjordane, Western Norway. Norsk ent. Tidsskr., 15: 49-59.

Lavandier, P. & Dumas, J. 1971. Cycles de développement de quelques Invertébrés benthiques dans des ruisseaux des Pyrénées centrales. Anns, de Limnol., 7, 2: 157-172.

Learner, M.A. & Potter, D.W.B. 1974. The seasonal periodicity of emergence of insects from two ponds in Hertfordshire, England, with special reference to the Chironomidae (Diptera: Nematocera) Hydrobiologia, 44: 495-510.

Lestage, J.A. 1917. Contribution a l'etude des larves des Ephémères Paléartiques. Ann. Biol. Lac., 8: 213-419.

Macan, T.T. 1957. The life histories and migrations of the Ephemeroptera in a stony stream. Trans. Soc. Br. Ent., 12: 129-156.

Macan, T.T. 1961. A key to the Nymphs of the British species of Ephemeroptera. Freshwat. Biol. Ass. Ass. Scient. publ., 20: 1-64

Macan T.T. 1978. Life histories of four species of Ephemeroptera. Verh. int. Verein. Theor. angew. Limnol., 20: 2594-2598.

Macan, T.T. 1979. A key to the nymphs of British Ephemeroptera. Freshwat. Biol. Ass. Scient. publi., 20: 1-80.

Macan T.T. 1980. The occurrence of *Baetis rhodani* (Ephemeroptera) in the River Lune. Aquat. Ins., 2: 171-175

Macan, T.T. & Maudsley, R. 1968. The insects of the stony substratum of Windermere. Trans Soc. Br. Ent., 18: 1-18.

Müller-Liebenau, I. 1969. Revision der eropaishen Arten der Gattung *Baetis* Leach, 1815 (Insecta, Ephemeroptera) Gewasser und Abwasser, 48, 49: 1-124.

Pleskot, G. 1958. Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat. Gewasser und Abwasser, 1958: 1-32

Pleskot, G. 1961. Die Periodizität der Ephemeropteren Fauna einiger osterreichischer Fließgewässer. Verh. int. Ver. Limnol., 14: 410-416

Puthz, V. 1978. Ephemeroptera. En: Limnofauna Europaea (Illies, ed.): 256-263. Fisher. Stuttgart.

Sander, U. 1981. Faunistic-ecological studies on the Ephemeroptera in the south of the Black Forest, especially in the headwaters of the Danube, Brey and Brigach, and in the upper Danube down to the oozing away near Immendingen. Arch. Hydrobiol. Suppl., 52: 409-461.

Sowa, R. 1975 a. What is *Cloeon dipterum* (Linnaeus, 1761) ? The Nomenclatural and Morphological Analysis of a Group of European Species of *Cloeon* Leach (Ephemeroptera: Baetidae). Ent. Scand., 6: 215-223.

Sowa, R. 1975b. Ecology and biogeography of mayflies (Ephemeroptera) of running waters in Polish part of the Carpathians. 2 Life cycles. Acta hydrobiol., Kdraków, 17: 319-353

Sowa, R. 1979. Le développement des Ephemeropteres de la riviere *Dunajec* aus environs de Piening. Proc 2 nd. int. Conf. Ephemeroptera: 125-131.

Thibault, M. 1971. Le développement des Ephéméropteres d'un ruisseau a truites des Pyrénées atlantiques. Le Lissuraga Anns. Limnol., 7, 1: 53-120.

Thorup, J. 1963. Growth and Life cycle of Invertebrates from Danish Springs. Hydrobiologia, 22: 55-84.

Thorup, J. 1973. Interpretation of growth-curves for animals from running waters. Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 18: 1512-1520

Ulfstrand, S. 1968. Life cycles of benthic insects in Lapland streams (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera, Simuliidae). Oikos, 19: 167-190

Wise, E.J. 1976. Studies on the Ephemeroptera of a Northumbrian river system, I. Serial distribution and relative abundance. Freshwat Biol., 6: 363-372.

Zelinka, M. & Marvan, P. 1961. Zur Prazierung der biologischen klassifikation der Reinheit fließender Gewässer. Arch. Hydrobiol., 57 (3): 389-407.

(1) Este trabajo se ha beneficiado de la CAICYT, proyecto 3243/83.