

Modelos de nicho ecológico fundamental para especies del género *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae)

Model of fundamental ecological niche for species of the genus *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae)

Belkys Pérez-García[✉] y Jonathan Liria

Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología, Universidad de Carabobo, Valencia Edo. Carabobo, 2005, Venezuela.

✉ belperezster@gmail.com

Resumen. Los estudios sobre la biogeografía de los efemerópteros del continente americano han sido generalmente narrativos, proponiendo centros de origen, rutas de dispersión y con base en esto se han propuesto patrones de distribución para ciertos géneros. Pocos estudios han abordado la categoría de especie. Con el propósito de determinar patrones de distribución potencial para especies del género *Thraulodes* se utilizó el programa MaxEnt (Máxima Entropía), basado en el modelo de nicho ecológico fundamental. A partir de registros georreferenciados de 51 especies, se generaron patrones de distribución para 15 especies que presentaban 5 o más registros. Los valores del área bajo la curva (AUC) fueron cercanos a 1 para *T. brunneus*, *T. cochunaensis*, *T. consortis*, *T. eccentricus*, *T. gonzalesi*, *T. itatiajanus*, *T. lunatus*, *T. pacaya*, *T. packeri*, *T. paysandensis*, *T. speciosus*, *T. schlingeri*, *T. tenulineus* y *T. zonalis*, exceptuando a *T. grandis*. A escala del continente la variable determinante sobre la distribución fue la ecorregión y en menor medida las relacionadas con la temperatura y la precipitación. Las especies cuya distribución que va desde el dominio Mesoamericano (Centroamérica) de la subregión Caribeña del Neotrópico hasta el Neártico parecen presentar intervalos de distribución que tienden a sobreponerse y son menos restringidos que los de las especies del Neotrópico suramericano.

Palabras clave: MaxEnt, biogeografía, Neotrópico, Neártico, América, Ephemeroptera.

Abstract. Research on mayflies biogeography in the American continent have been generally narrative, proposing centers of origin and dispersal routes, suggesting distribution patterns for certain genera. Few researches have addressed the species level. In order to determine potential distribution patterns for species of *Thraulodes*, we used MaxEnt (Maximum Entropy), software based on the fundamental ecological niche model. From georeferenced records of 51 species we generated distribution patterns for 15 species that had 5 or more records. Area under Curve (AUC) data were close to 1 for *T. brunneus*, *T. cochunaensis*, *T. consorts*, *T. eccentricus*, *T. gonzalesi*, *T. itatiajanus*, *T. lunatus*, *T. pacaya*, *T. packeri*, *T. paysandensis*, *T. Speciosus*, *T. schlingeri*, *T. tenulineus* and *T. zonalis*, except for *T. grandis*. Across the continent, the variable determining the distributions was the ecoregion, and to a lesser extent those related to temperature and precipitation. Species with distributions ranges that go from the Mesoamerican domain (Caribbean subregion of the Neotropics) to the Nearctic appear to tend to overlapping and are less restricted than those species of South American Neotropics.

Key words: MaxEnt, biogeography, Neotropic, Neartic, America, Ephemeroptera.

Introducción

La dispersión de los efemerópteros a grandes distancias es muy limitada dada su corta vida adulta (entre pocas horas y no más de 15 días) y su restringida capacidad de vuelo (Brittain, 1982). Tales características lo han hecho un grupo interesante para el estudio de patrones

de distribución geográfica. En este sentido, a mediados y finales del siglo pasado se generó una importante literatura sobre la distribución del grupo en el continente americano. No obstante, las hipótesis para explicar tal distribución se sustentaron en métodos generalmente narrativos (Domínguez, 1999) basados en enfoques tanto dispersalistas como vicariantes (Edmunds, 1962, 1972a, 1972b; Allen y Brusca, 1973, 1990; McCafferty, 1998).

Dos principales obstáculos han afectado la continuidad de los estudios biogeográficos del grupo. El primero, la

ausencia de nuevos registros para las especies ya descritas y el segundo, la baja tasa de descripción de nuevas especies, principalmente en Sudamérica y en especial en la región Amazónica del Neotrópico (Domínguez et al., 2002).

Como una vía metodológica para superar el primer obstáculo, se dispone de programas computacionales (software libre) basados en inteligencia artificial y diseñados para obtener información biogeográfica confiable con un número de registros desde abundantes hasta limitados. Entre estos programas destaca MaxEnt (Máxima Entropía), el cual permite proyectar patrones de distribuciones geográficas mediante el empleo de modelos del nicho ecológico fundamental, construidos con base en registros puntuales de las localidades de recolecta (Phillips et al., 2004; Hernández et al., 2006; Phillips et al., 2006; Phillips y Dudík, 2008; Illoldi-Rangel y Escalante, 2008).

Este trabajo se enfocó en determinar si las áreas de distribución geográfica potenciales generadas mediante modelos de nicho ecológico fundamental para especies del género *Thraulodes* (Ephemeroptera, Leptophlebiidae, Atalophlebiinae) evidenciaban distribución restringida a los subcontinentes o amplia, abarcando desde Sudamérica hasta Norteamérica y viceversa.

Thraulodes es uno de los géneros más diverso a nivel mundial (Barber-James et al., 2008), más abundante en el continente americano (Domínguez, 1987), con una distribución estrictamente panamericana (Traver y Edmund, 1967; Allen y Brusca, 1978; Domínguez, 1987; Allen, 1992; McCafferty, 1998) y de origen suramericano austral (Allen y Murvosh, 1983; McCafferty, 1998), el cual adicionalmente cuenta con registros de recolecta desde limitados (Sudamérica) hasta amplios (Centro y Norteamérica) para sus especies. En este orden de ideas, el género contiene especies cuyos registros se restringen exclusivamente a Norteamérica y/o a Sudamérica. Sólo Norteamérica y Centroamérica comparten especies, mientras que esta última y Sudamérica no lo hacen (McCafferty, 1998), aun cuando ambas regiones pertenecen al Neotrópico (Morrone, 2004). McCafferty (1998) apuntó que la formación del istmo de Panamá generó una vía de dispersión que favoreció el movimiento de un mayor número de especies de efemerópteros de origen austral, en dirección sur-norte, mientras que factores bióticos, paleoecológicos y paleogeográficos limitaron la dispersión en dirección norte-sur. En tal sentido, se esperaría que las distribuciones potenciales de las especies neotropicales del género *Thraulodes* abarquen tanto el Neotrópico suramericano (Sudamérica) como el Neotrópico mesoamericano (Centroamérica), mientras que las especies restringidas al Neártico (Norteamérica), deberían evidenciar distribuciones muy limitadas.

De acuerdo con lo establecido por Savage (1987), *Thraulodes* muestra una mayor tendencia a recolectarse a elevaciones menores y en regiones cálidas. En tal sentido, se presume que las variables relacionadas a las precipitaciones más que a la temperatura, deberían ser determinantes en la adecuación del hábitat de sus estados ninfales, dado que las precipitaciones afectan directamente a la descarga y esta última variable es un factor estructurador de las comunidades lólicas neotropicales (Resh et al., 1988; Flecker y Feifarek, 1994).

Materiales y métodos

Fuentes de información. Se construyó una base de datos para todas las especies de *Thraulodes*, mediante la revisión de la bibliografía disponible en el portal: Ephemeroptera Galactica (<http://www.famu.org>). Para ello, se revisaron las descripciones originales de las especies, con sus localidades tipo y las posteriores publicaciones de nuevos registros para otras localidades. Los autores consultados fueron: Eaton (1892), Ulmer (1921), Navas (1924), Thew (1960), Edmunds (1962), Koss (1966), Traver y Edmunds (1967), Allen y Brusca (1978), Allen (1985), Allen y Murvosh (1987), Domínguez (1986, 1987), Hubbard et al. (1992), Lopes et al. (2003, 2007), Lugo-Ortiz y McCafferty (1995), Lugo-Ortiz y McCafferty (1996a, 1996b, 1997), Chacón et al. (1999), Nieto y Domínguez (2001), Da-Silva (2003), Nascimento et al. (2003), McCafferty et al. (2004), Giordano y Domínguez (2005), Flowers (2009), Medina y Pérez (2010).

Georreferenciación. Para la georreferenciación a escala continental se utilizó Google Earth versión 5 (<http://earth.google.es/>), dado que este programa ofrece imágenes satelitales con señalización de caminos, nombres de ríos, pueblos, ciudades y demás información que facilita la obtención del área donde pudo darse la recolecta. Esta información fue útil, cuando las publicaciones no ofrecían las coordenadas geográficas. Para Potere (2008), Google Earth es una valiosa fuente de datos de alta resolución, de rápida expansión y gratuita, poco explotada en la investigación científica.

Las localidades que no aportaban suficiente información se desechaban, particularmente en los casos en los que sólo se indicaba el país. Tal situación fue común para algunas localidades de Centroamérica (Honduras, Costa Rica y México) y de Sudamérica (Venezuela y Brasil).

Modelado de la distribución geográfica potencial. Con las localidades georreferenciadas se generaron las potenciales áreas de distribución geográfica en el continente Americano, para las especies de *Thraulodes* que contaban con al menos 5 registros de localidades de colecta. Este valor mínimo de registros se sustentó en los

resultados arrojados por el estudio de Hernández et al. (2006). El programa empleado fue MaxEnt o algoritmo de máxima entropía (Phillips et al., 2004), el cual estima la probabilidad de presencia de una especie buscando la distribución de máxima entropía (la más uniforme posible) en función de variables ambientales tanto cuantitativas como cualitativas (Phillips et al., 2006; Phillips y Dudík, 2008; Illoldi-Rangel y Escalante, 2008).

Las variables ambientales utilizadas fueron: *a*), las variables bioclimáticas (Hijmans et al., 2005) tomadas del portal de Internet Global Climate Data-Worldclim (<http://www.worldclim.org/>), las cuales representan valores mensuales y anuales de temperatura y precipitación; *b*), los datos de altitud (USGS, 2001) y *c*), las ecorregiones terrestres (Dinerstein et al., 1995). Todas estas variables tenían una resolución espacial de 2.5×2.5 grados.

Se detallan a continuación las variables bioclimáticas utilizadas: Bio1= temperatura media anual, Bio2= intervalo del promedio de temperatura diurna (media mensual (temperatura máxima-temperatura mínima), Bio3= isoterma (*100), Bio4= estacionalidad de la temperatura (desviación standard*100), Bio5= temperatura máxima del mes más caliente, Bio6= temperatura mínima del mes más frío, Bio7= intervalo de temperatura anual, Bio8= temperatura promedio del trimestre más húmedo, Bio9= temperatura promedio del trimestre más seco, Bio10= temperatura promedio del trimestre más cálido, Bio11= temperatura promedio del trimestre más frío, Bio12= precipitación anual, Bio13= precipitación del mes más húmedo, Bio14= precipitación del mes más seco, Bio15= estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación), Bio16= precipitación del trimestre más húmedo, Bio17= precipitación del trimestre más seco, Bio18= precipitación del trimestre más cálido, Bio19= precipitación del trimestre más frío.

Resultados

La revisión de las descripciones taxonómicas incluye 51 especies de *Thraulodes* descritas a la fecha. Siguiendo el esquema de las regiones biogeográficas establecido por Morrone (2004) se tiene que 4 de estas especies están restringidas a la región Neártica (norte de México y Norteamérica); 8 a la Zona de Transición Mexicana y a la región Neotropical de Centroamérica (subregión Caribeña, dominio Mesoamericano), 10 especies son compartidas entre Norte y Centroamérica y por último, 29 especies están restringidas al Neotrópico Suramericano, Zona de Transición Suramericana y región Andina.

Se obtuvieron 276 localidades georeferenciadas. La mayoría de los registros se concentraron en Norte y Centroamérica, con 195 registros, en tanto que para

Sudamérica se obtuvieron 81 registros, a pesar de evidenciar una mayor riqueza de especies.

Se generaron patrones de distribución geográfica potenciales para 15 especies que contaban con 5 o más registros. De las 15 especies, sólo el modelo para *T. grandis* generó un valor de probabilidad del área bajo la curva (AUC) muy bajo, en tanto que para las restantes 14 especies, el modelo de prueba se ajustó al modelo de entrenamiento con AUC cercanos a 1, con lo cual sustentamos el poder predictivo de los patrones generados (Cuadro 1).

Las distribuciones geográficas potenciales parecen ajustarse en la mayoría de los casos, a los polígonos que definen a las provincias biogeográficas de las regiones biogeográficas de América Latina y del Caribe propuestas por Morrone (2004), en especial aquellas provincias caracterizadas por la vegetación abierta (Amorim, 2009), las cuales están bien definidas en las ecorregiones de Dinerstein (1995). Como soporte a esta afirmación, se evidenció que para 10 especies la variable nominal ecorregiones, según la prueba Jackknife, fue la única determinante de los patrones de distribución. Las 10 especies corresponden a *T. cochunaensis*, *T. consortis*, *T. lunatus*, *T. pacaya*, *T. packeri*, *T. speciosus*, *T. tenulineus*, *T. zonalis*, *T. itatiajanus* y *T. paysandensis* (Cuadro 2).

Otras 3 especies, *T. brunneus*, *T. eccentricus* y *T. gonzalesi* fueron afectadas tanto por las ecorregiones

Cuadro 1. Valores del área bajo la curva (AUC) obtenidos mediante MaxEnt para las especies de *Thraulodes* a las que se les generó un patrón de distribución geográfica potencial

Especie	Núm. de registros de recolecta	AUC
<i>Thraulodes brunneus</i>	40	0.905
<i>Thraulodes cochunaensis</i>	15	0.999
<i>Thraulodes consortis</i>	17	0.999
<i>Thraulodes eccentricus</i>	15	0.982
<i>Thraulodes gonzalesi</i>	41	0.968
<i>Thraulodes grandis</i>	6	0.319
<i>Thraulodes itatiajanus</i>	7	0.989
<i>Thraulodes lunatus</i>	10	0.88
<i>Thraulodes pacaya</i>	22	0.883
<i>Thraulodes packeri</i>	17	0.94
<i>Thraulodes paysandensis</i>	7	0.991
<i>Thraulodes speciosus</i>	36	0.937
<i>Thraulodes schlingeri</i>	5	0.94
<i>Thraulodes tenulineus</i>	21	0.992
<i>Thraulodes zonalis</i>	9	0.999

Cuadro 2. Contribución relativa de las variables altitud, bioclimáticas y ecorregiones en la generación de los patrones de distribución geográfica potenciales para las especies de *Thraulodes* seleccionadas (Alt: altitud, eco: ecorregiones, de Bio01 a Bio11: variables relacionadas a la temperatura, de Bio12 a Bio 19: variables relacionadas a la precipitación)

<i>Variable</i>	<i>T. brunneus</i>	<i>T. cochunaensis</i>	<i>T. consortis</i>	<i>T. eccentricus</i>	<i>T. gonzalesi</i>	<i>T. lunatus</i>	<i>T. pacaya</i>
Alt	6.20	1.50	0.00	0.00	1.70	0.00	2.80
Bio01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	10.70	7.40
Bio02	0.20	0.30	0.50	0.90	0.10	0.00	0.00
Bio03	3.00	0.10	0.20	0.00	0.00	7.10	4.50
Bio04	4.90	0.60	1.30	22.70	9.60	0.00	26.80
Bio05	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	1.70
Bio06	0.20	2.80	8.60	3.00	20.80**	0.00	0.00
Bio07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Bio08	0.40	0.70	0.00	0.00	4.30	0.00	0.00
Bio09	3.70	0.00	0.50	0.00	12.50	0.00	0.50
Bio10	0.00	0.00	0.00	0.00	24.80	0.00	0.00
Bio11	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	4.40	0.00
Bio12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00
Bio13	3.50	0.00	0.00	0.70	0.00	0.00	1.70
Bio14	1.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	1.50
Bio15	32.70**	0.00	0.00	31.90**	4.30	5.80	0.00
Bio16	0.00	0.00	0.00	0.00	1.80	0.00	0.00
Bio17	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Bio18	6.20	0.10	0.40	0.00	1.90	0.00	0.00
Bio19	7.50	1.10	3.90	1.30	2.90	18.70	3.40
eco	29.90*	92.70*,**	84.60*,**	38.80*	15.10*	53.20*,**	49.80*,**
Alt	2.50	9.10	0.00	0.00	0.00	22.30	0.00
Bio01	0.00	2.50	0.30	0.00	0.00	0.00	0.00
Bio02	0.00	24.30	0.10	6.40	0.00	1.70	0.00
Bio03	0.60	0.00	0.00	0.00	1.00	0.10	0.00
Bio04	29.20	3.70	9.40	19.70	4.90	2.70	26.20
Bio05	1.70	0.30	0.00	0.00	0.00	11.10	0.00
Bio06	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00
Bio07	0.00	0.00	3.70	5.10	0.00	0.00	2.10
Bio08	0.00	4.80	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Bio09	0.00	4.00	0.00	0.00	0.10	2.10	0.00
Bio10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00
Bio11	11.90	0.00	0.60	0.00	0.00	0.00	0.00
Bio12	0.00	0.80	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Bio13	0.00	0.20	6.50	0.00	0.00	0.00	0.00
Bio14	0.20	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Bio15	0.00	1.20	25.70	0.00	0.00	24.70	0.00
Bio16	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Bio17	0.00	0.10	0.50	2.80	0.00	0.00	0.00
Bio18	0.00	0.40	1.60	0.00	12.50	0.00	38.00*,**
Bio19	0.00	6.60	5.70	0.20	7.60	0.00	
eco	53.90*,**	40.70*,**	45.60*,**	68.80*,**	73.90*,**	35.10*,**	25.50

* Variable que disminuye la ganancia al máximo cuando es omitida, según la prueba Jackknife.

** Variable con la mayor ganancia cuando es usada sola, según la prueba Jackknife.

como por ciertas variables bioclimáticas. En tal sentido, las distribuciones de *T. brunneus* y *T. eccentricus* fueron afectadas por Bio15 (estacionalidad de la precipitación) y *T. gonzalesi* fue afectada por Bio06 (la temperatura mínima del mes más frío, relacionada con la temperatura) (Cuadro 2).

Por último, *T. schlingeri* fue la única especie cuya distribución no estuvo determinada por las ecorregiones, sino por la variable bioclimática Bio18 (precipitación del trimestre más caliente) (Cuadro 2).

Algunas variables bioclimáticas presentaron valores altos para determinadas especies (Cuadro 2), no obstante la prueba de Jackknife mostró que estas no tenían efecto alguno sobre sus distribuciones geográficas. Tal fue el caso de la altitud, Bio04 (estacionalidad de la temperatura), Bio15 (estacionalidad de la precipitación), entre otras.

Las distribuciones geográficas potenciales generadas por MaxEnt para las 14 especies se describen a continuación, agrupándolas según las similitudes evidenciadas y siguiendo la dirección Neártico-Neotrópico suramericana. Igualmente, se explican en función de los valores de probabilidad de presencia potencial superiores a 0.60 y en función de las regiones biogeográficas establecidas por Morrone (2004), las cuales son equivalentes a las ecorregiones de Dinerstein et al. (1995):

Las especies *T. gonzalesi*, *T. brunneus* y *T. speciosus* evidencian la mayor penetración en el Neártico y se distribuyen entre éste, la Zona de Transición Mexicana (ZTM) y la subregión Caribeña del Neotrópico, específicamente en el dominio Mesoamericano (Figs. 1a-c). Según MaxEnt, *T. brunneus* es la que parece ampliar su distribución en el Neotrópico mesoamericano y junto con *T. gonzalesi* muestra una posible distribución, entre la subregión Amazónica y la Zona de Transición Suramericana (ZTS).

Las especies *T. eccentricus*, *T. lunatus*, *T. pacaya* y *T. tenulineus* muestran muy poca penetración en el Neártico y parecen distribuirse entre la ZTM y el dominio Mesoamericano de la subregión Caribeña del Neotrópico (Figs. 2a-d). Todas estas especies muestran distribuciones potenciales en la subregión Amazónica, no obstante la de *T. tenulineus* parece ser muy restringida y la de *T. eccentricus* parece abarcar la ZTS.

T. packeri y *T. zonalis* (Figs. 3a, b) presentan una distribución netamente Neotropical, específicamente en el dominio Mesoamericano de la subregión Caribeña. La primera muestra distribuciones potenciales en el dominio del noreste suramericano de la región Neotropical y en los bosques atlánticos brasileños de la subregión Amazónica. En tanto que, la segunda parece restringirse exclusivamente al dominio Mesoamericano de la subregión Caribeña del Neotrópico, tal como expusieron Allen y Brusca (1978);

sin embargo, mostró una potencial presencia en las costa atlántica del dominio Antillano Neotropical (península de Yucatán).

Las restantes especies están restringidas al Neotrópico suramericano. En tal sentido, *T. cochunaensis* y *T. consortis* se restringen exclusivamente a la subregión Amazónica y al pie de monte de la ZTS (Figs. 3c, d); *T. schlingeri* se distribuye en la subregión Amazónica, cercana al piedemonte andino, caracterizadas por las yungas y también muestra distribuciones potenciales en la ZTS y en la costa pacífica de la subregión Caribeña (Fig. 4a); *T. itatiajanus* está restringida al bosque atlántico de la subregión Paranaense (Fig. 4b) y presenta una distribución potencial en la provincia del Cauca del dominio del noreste suramericano de la subregión Caribeña; por último, *T. paysandensis* muestra una distribución más amplia en las subregiones Caqueña y Paranaense del Neotrópico (Fig. 4c), cabe acotar que la subregión Caqueña se caracteriza por el predominio de vegetación abierta (pampas) y la Paranaense por el predominio de vegetación boscosa (Morrone, 2004).

Discusión

McCafferty (1998) en un estudio biogeográfico comparativo apuntó que existían 7 especies de *Thraulodes* restringidas a la región Neártica (norte de México y Norteamérica), 16 especies distribuidas en Centroamérica, con 3 especies compartidas entre ésta y Norteamérica y por último, 33 especies restringidas a Sudamérica. En tal sentido, entre esta investigación y la de McCafferty (1998) se evidencian cambios en el estatus de las especies. Por un lado, un aumento en el número de especies compartidas entre Norte y Centroamérica, debido probablemente a un mayor esfuerzo de muestreo y de identificación de especies; por otro lado, una reducción en el número de especies presentes en Sudamérica debido probablemente a los trabajos de revisión taxonómica.

Nuestros resultados se contraponen a las hipótesis planteadas inicialmente con respecto a esperar distribuciones potenciales más restringidas para las especies de *Thraulodes* con registros en el Neártico y la ZTM y distribuciones potenciales más amplias que abarquen desde el dominio Mesoamericano hasta la subregión Amazónica, para las especies del Neotrópico.

En tal sentido, las distribuciones potenciales de *T. gonzalesi*, *T. brunneus*, *T. speciosus*, *T. eccentricus*, *T. pacaya*, *T. tenulineus*, *T. packeri* y *T. zonalis* apoyan lo expuesto por Allen (1990) y McCafferty et al. (1992), sobre una distribución geográfica continua del género entre Centro y Norteamérica, con penetración reciente en la ZTM. Esta distribución abarca desde el sur de México

Figura 1. Distribución geográfica potencial de a), *Thraulodes gonzalesi*; b), *T. brunneus* y c), *T. speciosus*. La escala de grises representa la probabilidad de presencia de las especies.

Figura 2. Distribución geográfica potencial de a), *Thraulodes eccentricus*; b), *T. lunatus*; c), *T. pacaya* y d), *T. tenulineus*. La escala de grises representa la probabilidad de presencia de las especies.

Figura 3. Distribución geográfica potencial de a), *Thraulodes packeri*, b), *T. zonalis*; c), *T. cochunaensis* y d), *T. consortis*. La escala de grises representa la probabilidad de presencia de las especies.

Figura 4. Distribución geográfica potencial de a), *Thraulodes schlingieri*; b), *T. itatiajanus* y c), *T. paysandensis*. La escala de grises representa la probabilidad de presencia de las especies.

hasta el sur de Estados Unidos, específicamente, Texas, Arizona y Nuevo México, en conjunto con las costas atlántica y pacífica del dominio Mesoamericano de la subregión Caribeña del Neotrópico.

Con excepción de *T. zonales*, cuya distribución se restringió exclusivamente al dominio Mesoamericano de la subregión Caribeña del Neotrópico, las distribuciones generadas para la mayoría de las especies de *Thraulodes* mencionadas en el párrafo anterior, mostraron potenciales presencias en las áreas del Neotrópico suramericano caracterizadas por el predominio de la vegetación abierta, más que por áreas boscosas de acuerdo con la definición de Amorim (2009) para la vegetación del Neotrópico. Ejemplos de esta preferencia potencial por la vegetación abierta se observa para los cerrados (*T. brunneus*, *T. eccentricus*, *T. lunatus*, *T. tenulineus*), el pantanal (*T. brunneus*, *T. eccentricus*, *T. pacaya*, *T. tenulineus*), las sabanas (*T. pacaya*, *T. lunatus*), las estepas patagónicas (*T. eccentricus*), las caatingas (*T. tenulineus*), entre otros.

Las distribuciones potenciales de las especies del Neotrópico suramericano, evidencian distribuciones geográficas muy restringidas al compararlas con las especies registradas en el Neártico, la ZTM y en dominio Mesoamericano de la subregión Caribeña del Neotrópico (excepto *T. zonalis*). No obstante, *T. schlingeri* y *T. paysandensis* fueron la excepción, dado que el modelo generado asume una alta probabilidad de presencia en las costas atlántica y pacífica del dominio Mesoamericano y en la región Neártica (norte del golfo de México), respectivamente.

Cabe destacar que a la fecha no se han registrado especies de *Thraulodes* para la mayoría de las provincias de la subregión Amazónica del Neotrópico, en especial para aquellas provincias donde los hábitats parecen ser potencialmente adecuados para la existencia de al menos el género, según lo evidenciado en este estudio. El bajo esfuerzo de muestro y la baja producción de estudios taxonómicos para las especies de Ephemeroptera que se distribuyen en toda la subregión Amazónica, en especial para *Thraulodes*, impide afirmar en este momento que el género esté presente en toda la subregión (Domínguez et al., 2002). Es probable que *Thraulodes* o algún otro género muy relacionado filogenéticamente a éste, estén presentes en algunas provincias. Sin embargo, los patrones de distribución geográfica potencial generados para las 14 especies de *Thraulodes* parecen indicar una baja probabilidad de presencia del género en la mayoría de las provincias de esta subregión Neotropical. Sólo el pantanal y las yungas, provincias cercanas al piedemonte de la ZTS, tienen registros confirmados del género.

Lopes et al. (2007) realizaron una revisión de la familia Leptophlebiidae de la Amazonia brasileña, indicando la

ausencia del género en la misma. En este orden de ideas, Savage (1987) expresó que Leptophlebiidae contiene géneros que predominan en ríos de pequeño (tributarios) a mediano orden. Como evidencia, *Thraulodes*, es un género frecuentemente recolectado en pequeñas quebradas caracterizadas por fondos pedregosos, corrientes moderadas a rápidas, superficiales y transparentes (Domínguez, 1986; Chacón et al., 1999; Da Silva, 2003; Lopes et al., 2003; Flowers, 2009; Medina y Pérez, 2010). Precisamente es en los ríos de aguas claras de los andes peruanos, tributarios del Amazonas, en donde se ha logrado la recolecta del género (Edmunds y Traver, 1967). En este sentido, es probable que *Thraulodes* esté ausente de los grandes ríos de las tierras bajas de la cuenca Amazónica, caracterizados por amplias planicies inundables (McClain, 2001), sustratos franco-arcillosos que le dan aspecto fangoso, aguas no turbulentas o más bien profundas y laminares y con alto transporte de sedimentos (Lewis et al., 1995). Se sugiere, por lo tanto, que el género *Thraulodes* debe estar confinado a pequeñas quebradas y/o tributarios de la subregión Amazónica y su baja colecta debe estar relacionada al difícil acceso a los mismos, aunado al bajo esfuerzo de muestreo.

En conclusión, los resultados muestran que las especies de *Thraulodes* de distribución neotropical parecen caracterizarse por distribuciones restringidas a regiones y provincias específicas del Neotrópico, sustentando así el alto endemismo de las mismas. Mientras que entre el Neártico, la ZTM y el dominio Mesoamericano del Neotrópico, las distribuciones de 2 o más especies de *Thraulodes* tienden a sobreponerse y tienden a ser más amplias y pueden abarcar provincias del Neotrópico suramericano. Estas distribuciones parecen estar determinada principalmente por las ecorregiones más que por las variables climáticas, no obstante las ecorregiones integran información de la vegetación y del clima.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad de Carabobo (CDCH-UC), oficio núm. CDCH-AM-0444-10, del 8 de octubre de 2010 por el apoyo económico. Especialmente al Dr. Juan Carlos Navarro por sus comentarios pertinentes.

Literatura citada

- Allen, R. 1985. Mexican mayflies: new species, descriptions and records (Ephemeroptera). *Pan-Pacific Entomologist* 6:332-333.
- Allen, R. 1990. The distribution of southwest North American mayfly genera (Ephemeroptera) in the Mexican Transition Zone. In *Mayflies and stoneflies*, I. C. Campbell (ed.). Kluwer Academic Publisher. p. 169-180.

- Allen, R. y R. Brusca. 1973. The known geographic distribution of the Mexican mayfly genera in North America (Insecta: Ephemeroptera). *In* Proceedings of the First International Conference on Ephemeroptera, W. L. Peters and J. G. Peters (eds.). Brill Archive. p. 49-63.
- Allen, R. y R. Brusca. 1978. Generic revision of mayfly nymphs II. *Thraulodes* in North and Central America (Leptophlebiidae). *The Canadian Entomologist* 110:413-433.
- Allen, R. K. y C. M. Murvosh. 1983. Taxonomy and zoogeography of the mayflies (Ephemeroptera: Insecta) of Baja California. *Annals of the Entomological Society of America* 76:425-433.
- Allen, R. y C. M. Murvosh. 1987. Leptophlebiidae of the southwestern United States and northwestern Mexico (Insecta: Ephemeroptera). *Great Basin Naturalist* 47:283-286.
- Amorim, D. S. 2009. Neotropical Diptera diversity: richness, patterns, and perspectives. *In* Diptera diversity: status, challenges and tools, T. Pape, D. Bickel y R. Meier (eds.). Brill Leiden. p. 71-97.
- Barber-James, H. M., J. Gattolliat, M. Sartori y M. D. Hubbard. 2008. Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:339-350.
- Brittain, J. E. 1982. Biology of mayflies. *American Reviews of Entomology* 27:119-147.
- Chacón, M., S. Segnini y E. Domínguez 1999. Three new species of *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae) from Venezuela. *Aquatic Insects* 21:249-257
- Da-Silva, E. R. 2003. Ninfas de *Thraulodes* Ulmer, 1920 (Insecta: Ephemeroptera: Leptophlebiidae) ocorrentes no Estado do Rio De Janeiro, Brasil. *Biota Neotropica* 3:1-7.
- Dinerstein, E., D. M. Olson, D. J. Graham, A. L. Webster, S. A. Primm, M. P. Bookbinder y G. Ledec. 1995. Ecoregions of Latin America and the Caribbean (inset map). *In* A Conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean, The World Bank, Washington, D. C.
- Domínguez, E. 1986. *Thraulodes bolivianus*, una nueva especie de la familia Leptophlebiidae, Insecta: Ephemeroptera) de Bolivia. *Acta Zoológica Lilloana* 38:149-153.
- Domínguez, E. 1987. El género *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) en la República de Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 39:47-65.
- Domínguez, E., M. C. Zuñiga, y C. Molineri. 2002. El estado actual del conocimiento y distribución del Orden Ephemeroptera en la región amazónica. *Caldasia* 24:459-469.
- Eaton, A. E. 1892. Fam. Ephemeridae. *Biologia Centrali-Americana* 38:1-16.
- Edmunds, G. F. Jr. 1972a. Biogeography and evolution of Ephemeroptera. *Annuals Reviews of Entomology* 17:21-42.
- Edmunds, G. F. Jr. 1972b. Historical and life history factors in the biogeography of mayflies. *American Zoologist* 22:371-374.
- Edmunds, G. F. Jr. 1962. The type localities of Ephemeroptera of North America North of Mexico. *University of Utah Biological Series* 12:1-39.
- Flecker, A. S. y B. Feifárek. 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology* 31:131-142.
- Flowers, W. R. 2009. A new species of *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae, Atalophlebiinae) from a highly altered river in western Ecuador. *Zootaxa* 2052:55-61.
- Giordano, J. A. y E. Domínguez. 2005. *Thraulodes basimaculatus* a new species of mayfly from Bolivia: (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). *Zootaxa* 1040:45-48.
- Hernández, P. A., C. H. Graham, L. L. Master y D. L. Albert. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29:773-785.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hubbard, M. D., E. Domínguez y M. L. Pescador. 1992. Los Ephemeroptera de la República de Argentina: un catálogo. *Revista de la Sociedad Entomológica de Argentina* 50:201-240.
- Illoldi-Rangel, P. y T. Escalante. 2008. De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. *Biogeografía* 3:7-12.
- Koss, R. W. 1966. A new species of *Thraulodes* from New Mexico (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *The Michigan Entomologist* 1:91-94.
- Lopes, M. J., C. G. Froehlich y E. Domínguez. 2003. Description of the larva of *Thraulodes schlingeri* (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). *Iheringia, Série Zoologia* 93:197-207.
- Lopes, M. J., J. M. Ribeiro y D. F. Peiró. 2007. Leptophlebiidae (Ephemeroptera) da Amazonia Brasileira. *Acta Amazonica* 37:139- 146.
- Lewis, W., S. Hamilton y J. Saunders. 1995. Rivers of northern South America. *In* River and stream ecosystems. Ecosystems of the world, C. Cushing and K. Cummins (eds.). Elsevier, New York. p. 219-256.
- Lugo-Ortiz, C. R. y W. P. McCafferty. 1995. Annotated inventory of the mayflies (Ephemeroptera) of Arizona. *Entomological News* 106:131-141.
- Lugo-Ortiz, C. R. y W. P. McCafferty. 1996a. New species of Leptophlebiidae from (Ephemeroptera) from Mexico and Central America. *Annals of Limnology* 32:3-18.
- Lugo-Ortiz, C. R. y W. P. McCafferty. 1996b. New Central and Mexican records of Ephemeroptera species. *Entomological News* 107:303-310.
- McCafferty, W. P. 1998. Ephemeroptera and the great American interchange. *Journal of North American Benthological Society* 17:1-20.
- McCafferty, W. P., R. W. Flowers y R. D. Waltz. 1992. The biogeography of Mesoamerican mayflies. *In* Insects of Panama and Mesoamerica, D. Quintero y A. Aiello (eds.). Oxford University Press, Oxford. p. 173-193.
- Medina, B. y B. Pérez. 2010. *Thraulodes eduardorum* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) nueva especie para Venezuela. *Entomotropica* 25:49-62.
- Morrone, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos

- y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48:149-162.
- Navas, L. 1924. *Insectos de la America Central*. Brotéria: Série Zoológica 2:55-86.
- Nieto, C y E. Domínguez. 2001. A new species of *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from Mexico. *Aquatic Insects* 23:63-66.
- Pérez, B. y S. Segnini. 2005. Variación espacial de la composición y diversidad de géneros de Ephemeroptera (Insecta) en un río tropical altandino. *Entomotropica* 20:49-57.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190:231-259.
- Phillips, S. J., M. Dudík y R. E. Schapire. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, Banff, Canadá. p. 655-662.
- Phillips S. J. y M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161-175.
- Potere, D. 2008. Horizontal positional accuracy of Google Earth's High-Resolution Imagery Archive. *Sensors* 8:7973-7981.
- Resh, V. H., A. V. Brown, A. P. Covich, M. E. Gurtz, H.W. Li, G. W. Minshall, S. R. Reice, A. L. Sheldon, B. J. Wallace y R. C. Wissmar. 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of North America Benthological Society* 7:433-455.
- Savage, H. M. 1987. Biogeographic classification of the neotropical Leptophlebiidae (Ephemeroptera) based upon geological centres of ancestral origin and ecology. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 22:199-222.
- Thew, T. 1960. Taxonomic studies of some neotropical Leptophlebiidae mayflies. *The Pan-Pacific Entomologist* 36:119-132.
- Traver, J. R. y G. F. Jr. Edmunds. 1967. A revision of Genus *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Entomological Society of America* 5:351-386.
- Ulmer, G. 1921. Über einige Ephemeropteren-Typen älterer Autoren. *Archives für Naturgeschichte* 87:229-267.
- USGS (United States Geological Survey) 2001. HYDRO 1k, elevation derivative database., Sioux Falls, South Dakota. Disponible en URL: <http://www.edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro>; última consulta: 30.IX.2010.