

DISPERSIÓN DE INSECTOS BENTÓNICOS EN SISTEMAS LÓTICOS: ¿NUEVAS TENDENCIAS?

DISPERSAL OF BENTHIC INSECTS IN LOTIC SYSTEMS: ¿NEW TENDENCIES?

Maribet Gamboa

RESUMEN

La movilidad espacial entre fragmentos de hábitats puede presentar cambios significativos para los organismos asociados al sistema bentónico. Los insectos de agua dulce logran la dispersión usando una serie de mecanismos que presentan variación con respecto a las características propias del individuo o del ambiente; estos pueden categorizarse como activos o pasivos y tienen importantes consecuencias en los procesos de colonización, flujo genético y divergencia evolutiva. En esta revisión, se pretende explorar los estudios de dispersión de insectos bentónicos basados en estudios empíricos, acercamientos teóricos y ejemplos de dispersión tanto en zonas tropicales como templadas. Se discute como la dispersión puede ocurrir en insectos acuáticos, sus consecuencias y adaptaciones, al igual que las ventajas y desventajas de los métodos convencionales con respecto a técnicas moleculares recientes. Así mismo, se muestran algunos aspectos sobre cómo las actividades humanas pueden impedir o disminuir la dispersión entre diferentes sistemas lóticos mediante la fragmentación del hábitat. En general, se plantean nuevas preguntas acerca de los mecanismos y patrones de dispersión en invertebrados de agua dulce y como estos pueden ser extrapolables a otros taxones, puesto que las presiones selectivas dentro de los sistemas acuáticos como hábitats discretos, son similares.

PALABRAS CLAVE: Agua dulce, colonización, dispersión, flujo genético, insectos.

ABSTRACT

Spatial mobility between habitat fragments may present significant changes to the benthic organism system. Freshwater insects achieve dispersal using a manifold of mechanisms that may vary with respect to the characteristics of the individual or the environment; these can be categorized as passive or active and have important implications in the processes of colonization, gene flow and evolutionary divergence. This review aims to explore studies of benthic insect dispersal based on empirical, theoretical approaches and examples of the dispersion in tropical and temperate areas. We discuss how the spread can occur, its consequences and adaptations, as well as the advantages and disadvantages of conventional methods with respect to the molecular methods to study the dispersal of aquatic insects and when it is considered that human activities can prevent or reduce dispersion between different river systems, through the disruption and habitat fragmentation. In general, we looked for new questions to the mechanisms and patterns of dispersal in freshwater invertebrates and how they can be extrapolated to other taxa, since the selective pressures in aquatic systems as discrete habitats are similar.

KEY WORDS: Aquatic insects, colonization, dispersion, freshwater, gene flow.

Dirección de los autores:

Leibniz-Institut of Freshwater Ecology and Inland Fisheries (IGB). Department: Shallow Lakes and Lowland Rivers. Müggelseedamm 301, 12587 Berlin, Germany. gamboa@igb-berlin.de; maribetg@gmail.com. (M.G).



INTRODUCCIÓN

Actualmente el desarrollo de la biología de agua dulce ha puesto un énfasis en investigaciones a meso-escala (Holt, 1993) entre la ecología de comunidades y la biogeografía. Esta perspectiva es central en estudios de interacciones espaciales y temporales de comunidades y ecosistemas, ofreciendo una comprensión de la influencia de interfaces bióticas entre los sistemas terrestres y acuáticos (Naiman et al., 2005).

La ecología de comunidades se ha concentrado tradicionalmente en los procesos locales (e.g., depredación, competencia, factores abióticos, límites de tolerancia) como principales reguladores de la estructura de las comunidades (Bilton et al., 2001). Bohonak y Jenkin (2003) estudiaron la dispersión de las comunidades de zooplancton y establecieron que los procesos locales actúan como importantes reguladores de la estructura y función de la comunidad. Robinson y Dickerson (1987) mencionan que los estudios de regulación local (e.g., riqueza) ignoran el efecto que tienen en el aumento o disminución de los individuos debido a la emigración o la dispersión, por lo que este tipo de mecanismo debe ser tomado en cuenta como un regulador de comunidades y poblaciones.

El movimiento de los individuos entre las poblaciones puede tener efectos significativos (e.g., en la estructura genética de la población), de allí que es una dinámica importante de comprender debido a la pérdida actual de diversidad mundial y la persistencia de poblaciones en el hábitat (Schultheis, 1999).

La dispersión animal es uno de los aspectos más difíciles de estudiar en poblaciones naturales dulceacuícolas (Palmer et al., 1996). Las aguas corrientes, están comprendidas dentro de complejas redes de drenaje (Macneale et al., 2005) cuya extensión y posición depende de la topografía local, entre otros factores. Las líneas divisorias de las aguas se pueden ver como sistemas discretos que ocasionalmente están interconectados (Bishop, 1995), por lo que los hábitats de los invertebrados acuáticos tienen límites (Bohonak y Jenkin, 2003). Los tributarios de un río, separan las poblaciones

de los organismos acuáticos dependiendo de la estructura u organización del sistema acuático y del movimiento de los organismos (Hughes et al., 1998; Hughes y Bunn, 1999).

La mayoría de las especies animales se mueven hasta su capacidad fisiológica máxima (Slatkin, 1994). La evasión de los depredadores, la búsqueda y localización del alimento, conseguir una pareja potencialmente reproductiva y hallar hábitats sustentables tomando en cuenta factores bióticos (viabilidad) y abióticos (topografía, altura y densidad de la vegetación, humedad, viento y disponibilidad de un hábitat), hace que la dispersión esté influenciada por una fuerte presión selectiva y refleja las estrategias específicas del individuo para lograr su permanencia en el nuevo hábitat (Stenseth y Lidicker, 1992).

La dispersión es el proceso clave para la persistencia a largo plazo de las poblaciones en ambientes heterogéneos y dinámicos (Hovestadt y Poethke, 2006), debido a que los individuos fuera de su hábitat natal o de cría son afectados por varias escalas espaciales y temporales (Gadgil, 1971; Pearman y Wilbur, 1990; Palmer et al., 1996; Hanski, 2001). Entre los parámetros afectados se incluye la demografía de las poblaciones natales, la dinámica poblacional en los hábitat vecinos (Hanski, 2001), los patrones de colonización de hábitats nuevos (Palmer et al., 1996) y las tasas en las que las poblaciones divergen genéticamente (Schmidt et al., 1995; Bunn y Hughes, 1997; Hughes et al., 1998; Whitlock y Mccauley, 1999; Petersen et al., 2004). Estos parámetros afectados dependerán de las características de los organismos y la distribución de sus hábitats (Bohonak, 1999a; Bohonak, 1999b; Peckarsky et al., 2000).

En insectos bentónicos, existen dos vías principales para la dispersión: 1) largo estadio inmaduro o dispersión larval (Merritt y Cummins, 1996), la cual es acuática y está relacionada con: natación y movimiento río abajo por efecto de la corriente (deriva), y 2) estadio corto de adulto volador o dispersión aérea (Schulthesis, 1999). Igualmente, existen otros mecanismos de dispersión, donde los individuos usan medios alternos como: vectores animales, el viento y la diapausa (Bilton et al., 2001).

Numerosos estudios muestran que un gran número de larvas de insectos acuáticos son transportadas aguas abajo por deriva (e. g., Waters, 1965; Townsend y Hildrew, 1976; Armitage, 1977; Allan, 1987). Pero se han generado ciertas discusiones acerca de cómo los insectos la incorporan a lo que se conoce como dispersión, ya sea activamente o pasivamente (Palmer et al., 1996).

En esta revisión se pretende explorar los estudios de dispersión de insectos bentónicos basados en el análisis de estudios empíricos, acercamientos teóricos y ejemplos de la dispersión de los insectos acuáticos que habitan sistemas lóticos, así como la influencia humana sobre tales mecanismos.

¿QUÉ ES LA DISPERSIÓN?

El término puede definirse como:

“Movimiento de organismos o de huevos en diapausa fuera de su punto de origen o punto de liberación; movimiento unidireccional de organismos de un sitio a otro” (Bilton, et al., 2001). Otros autores lo definen como “movimiento de los individuos a través de los límites de la población. Así, la dispersión, se restringe al intercambio entre poblaciones establecidas” (Bohonak y Jenkin, 2003).

Ambos conceptos podrían ser igualmente válidos, pero si son combinados, establecen un concepto más sólido de la dispersión. Si se enfatiza en las características de los individuos, así como en el movimiento que implica la dispersión y las diferencias con el concepto de colonización, evitaría futuras equivocaciones. Por lo que, integrando lo anterior, se puede afirmar que la dispersión es el movimiento de los organismos desde su punto de origen hasta los límites de la población, dependiendo de las características físicas del organismo y del ambiente.

¿CÓMO OCURRE?

La dispersión ocurre porque se asocia con la persistencia a largo plazo de un taxón (Hogg et al., 1998), por lo que puede ser un predictor

crítico de la capacidad de una especie para escapar de las presiones selectivas del hábitat (Hogg y Williams, 1996; Hogg et al., 1998).

Macneale et al. (2005), presentaron dos modelos conceptuales como hipótesis alternativas para predecir cómo la dispersión de los insectos adultos terrestres ocurre y afecta los límites de las poblaciones de larvas acuáticas: 1) si el movimiento de los adultos se limita a un estrecho canal o zona ribereña, su distribución se superpone con el canal (o arroyo) o la red de canales dependiendo del grado de dispersión, y 2) si la dispersión de adultos fuese aleatoria, su distribución no se corresponde con la estructura del canal (o arroyo) o la red de canales.

Estas hipótesis fueron probadas a partir de mediciones directas de distancia recorrida de plecópteros mediante la técnica de marcado y recaptura con isótopo estable ^{15}N . Macneale et al. (2005) concluyeron que los bosques adyacentes a los sistemas lóticos, no son una barrera para la dispersión entre las zonas de captura y la dispersión de adultos de poblaciones de plecópteros, por lo que ocurre entre arroyos a través del paisaje dentro de una generación. Los datos generados en este trabajo sobre el grado de dispersión de adultos sirven para entender como ocurre la dispersión de al menos un grupo de insectos bentónicos.

¿POR QUÉ OCURRE?

Desde el punto de vista de un individuo, existen ventajas y desventajas para dispersarse de un sitio a otro (Stenseth y Lidicker, 1992). Entre las ventajas, se incluyen avances en la hibridación, la posibilidad de ubicarse en un nuevo sitio con baja densidad ocupacional, pocos competidores y un potencial escape de condiciones desfavorables, tales como recursos limitados, depredadores, patógenos y parásitos. Entre las desventajas se incluyen: inhabilidad para ubicarse en un nuevo sitio sustentable, depredación, fracaso en la localización de la pareja y posterior apareamiento (Bilton et al., 2001).

Para que la dispersión sea seleccionada y heredable, los rasgos relacionados deben ser variables y hereditarios. Por ejemplo, la longitud

del ala es un rasgo que está presente en dos grupos de insectos de agua dulce, el escarabajo de agua *Helophorus granularis* Linnaeus 1761 y en ciertas especies de *Gerris* Fabricius 1794 (Angus, 1970). La herencia de los polimorfismos de este carácter parece ser poligénico, es decir que el polifenismo (varias formas) estacional actúa conjuntamente con el polimorfismo genético para determinar la longitud del ala y por lo tanto la capacidad de dispersión (Vepsäläinen, 1974; Bilton et al., 2001).

CONSECUENCIAS DE LA DISPERSIÓN

La dispersión puede afectar muchos aspectos de la evolución y de la genética poblacional de una especie, pero solamente si una colonización exitosa es seguida por el entrecruce de generaciones subsecuentes, dará lugar al flujo genético y la transferencia de genes de una población a otra (Bilton et al., 2001).

Los efectos de la dispersión y flujo genético son variados, ya que la dispersión puede promover el aumento del *fitness* (aptitud o adecuación) después de la colonización de sitios nuevos (Bilton et al., 2001); puede también alterar la probabilidad de extinción dentro de poblaciones locales por la introducción de nuevos colonizadores y aumentar la diversidad genética (Bilton et al., 2001). Además, puede reducir fuertemente la cantidad de diferenciación genética entre las poblaciones (Bohonak, 1999a) y en ausencia de niveles apreciables de flujo genético, la independencia evolutiva de las poblaciones puede conducir al aislamiento reproductivo y a la especiación (Howard y Berlocher, 1998).

MÉTODOS DE FIJACIÓN DE LA DISPERSIÓN

Existen dos tipos de métodos, el directo y el indirecto. El primero incluye el movimiento de los insectos y el segundo incluye estudios genéticos. La tabla 1 resume ambos métodos, así como costos, eficiencia y desventajas.

MECANISMOS DE DISPERSIÓN: ACTIVA Y PASIVA

Dispersión pasiva. Son los movimientos alcanzados por medio de un agente externo. En hábitats lóticos, la dispersión pasiva de los insectos es dada por la corriente o la deriva en sentido descendente, lo que puede desplazar del 1 al 2% de los organismos bentónicos (Gray, 2003) y puede dar lugar al movimiento de individuos entre poblaciones discretas espacialmente y conducir al reclutamiento (Bunn y Hughes, 1997).

El transporte pasivo de invertebrados bentónicos a nuevos cuerpos de agua dulce, se puede alcanzar usando vectores animales y/o el viento. Este tipo de movimiento puede ocurrir gracias al traslado de individuos en estadios de dormancia, que se unen a vectores animales móviles tales como aves acuáticas u otros vertebrados acuáticos; o por el transporte en el intestino de los mismos seguido de la defecación en estadios viables (Bilton et al., 2001). Un ejemplo de relación de mutualismo, es observado en el tricóptero *Ceraclea fulva* Cambur 1842 con la esponja *Ephydatia fluviatilis* Linnaeus 1758, donde la dispersión del tricóptero es beneficiada al construir su casa dentro de las espículas de la esponja (Corallini y Gaino, 2003).

Otro tipo de dispersión ocurre a través del viento, lo que da como resultado el transporte a corta distancia de los huevos (Bilton et al., 2001). La dispersión a larga distancia es más probable en individuos de menor tamaño (< 25mm) tales como plecópteros, efemerópteros, tricópteros (Kelly et al., 2001) y algunos miembros del orden Diptera (Delettre et al., 1992; Service, 1997; Finn et al., 2006).

Dispersión activa. Son movimientos generados propiamente por los organismos. En invertebrados de agua dulce, este mecanismo es dominado por el vuelo de insectos adultos que demuestran grados variables de dispersión según el grupo taxonómico, la fisiología del individuo y las condiciones ambientales (Malmqvist, 2000; Bilton et al., 2001; Vanschoenwinkel et al., 2009). Esta dispersión puede ocurrir tanto horizontal como lateralmente.

Tabla 1. Resumen de los métodos de fijación de la dispersión de insectos bentónicos.

Métodos	Técnica	Equipo	Costo	Eficiencia	Problemas	Referencias
Directos	viabilidad	Trampas atrayentes (trampa de luz) y trampas no atrayentes (redes de deriva, trampas Malaise)	Medio	Baja	Origen geográfico desconocido, número y tamaño de individuos de acuerdo al equipo	Madsen y Butz, 1976; Bird y Hynes, 1981; Sode y Wiberg-Larsen; 1993
	Marcado-recaptura	Tintes aplicados al organismo entero o como puntos, en organismos acuáticos uso de aguja abrasiva fina. Actualmente, isótopos radiactivos y estables, etiquetas transportadoras miniaturizadas	Medio	Media	Marca directa que puede cambiar el comportamiento de los individuos, practicidad de marcar un suficiente número de individuos, limitan los movimientos de corto alcance y fallan en detectar la dispersión a larga distancia	Coutant, 1982; Hershey et al., 1993; Jackson et al., 1999; Conrad et al., 1999; Macneale et al., 2005
Indirectos	Genética	Aloenzimas, ADN mitocondrial y microsátélites	Alto	Alta	Tamaño constante de la población, número infinito de poblaciones e índice constante de migración son frecuentemente violadas en poblaciones en desequilibrio	Nürnberg y Harrison, 1995; Schmidt et al., 1995; Bunn y Hughes, 1997; Rannala y Mountain, 1997; Cornuet et al., 1999; Bohonak y Roderick, 2001; Zickovich y Bohonak, 2007.

La posibilidad de dispersión lateral puede conducir al flujo genético entre las poblaciones en diversos arroyos (Petersen et al., 2004), y la dispersión horizontal de los adultos aguas arriba del río basada en el ciclo de colonización de Müller (1982), compensa las pérdidas de individuos debido a la deriva (Madsen y Butz, 1976; Bird y Hynes, 1981; Fairbairn, 1985; Flecker y Allan, 1988; Hershey et al., 1993; Williams y Williams, 1993).

Las estimaciones directas de la dispersión lateral lejos de la corriente han sido obtenidas a través de trampas Malaise (Griffith et al., 1998; Petersen et al., 2004), trampas pegajosas (Jackson y Resh, 1992), trampas de luz (Kovats et al., 1996), o una combinación de observaciones (Collier y Smith, 1998). Estos estudios sugieren que la dispersión lateral es limitada en la mayoría de insectos que viven en la corriente, especialmente individuos de vuelo débil como tricópteros y plecópteros (Bilton et al., 2001), por lo que se espera que la estructura de la población siga el modelo de aislamiento por distancia (cada sub-población existe en un conjunto uni- o bidimensional e intercambia migrantes con sus vecinos más cercanos) (Slatkin, 1994). Sin embargo, los efectos potencialmente homogeneizadores de la

dispersión aguas arriba y la deriva en sentido descendente, probablemente darán lugar a un menor aislamiento por distancia dentro de la corriente, que entre arroyos.

Desafortunadamente, los estudios genéticos de los insectos bentónicos raramente han implicado un diseño de muestreo que permita poner a prueba la hipótesis antedicha con el análisis de la distribución espacial de la diversidad genética. Hasta la fecha, los estudios genéticos de las poblaciones de insectos bentónicos mediante aloenzimas, han mostrado que en diversos sistemas lóticos, estas poblaciones muestran niveles variables de diferenciación genética, incluyendo evidencia de especiación críptica (es decir, separación de dos (o más) especies que antes se consideraban mono-específicas) (Jackson y Resh, 1992; Preziosi y Fairburn, 1992; Hughes et al., 1999).

ADAPTACIONES APARENTES PARA LA DISPERSIÓN

La dispersión activa se puede accionar por el cambio de las condiciones ambientales locales

o las variaciones a largo plazo. Por ejemplo, el aumento de la temperatura y la disminución de la profundidad del agua, desempeñan una función esencial al accionar la dispersión de miembros acuáticos de los órdenes Heteroptera y Coleoptera (Velasco et al., 1998). En general, las señales que accionan a los insectos acuáticos para dispersarse han sido poco estudiadas (Bilton et al., 2001).

Los estudios de adaptación de los insectos bentónicos en zonas templadas, han sugerido que generalmente el vuelo del adulto no es un mecanismo eficaz de dispersión, porque poblaciones localizadas en el mismo arroyo tienden a tener niveles inferiores de diferenciación que los situados en arroyos separados (Sweeney et al., 1987; Schultheis 1999).

En ríos tropicales se ha observado lo contrario, existe un fuerte efecto de aislamiento (Hughes et al., 2000) y una limitación del movimiento larval (Bunn y Hughes, 1997), ocasionando niveles de diferenciación superiores a los encontrados en arroyos separados. Esto puede deberse a que, en primer lugar, la emergencia de los adultos ocurre a lo largo del año (Schultheis, 1999). Y en segundo lugar, los rangos de deriva larval son bajos (Kerby et al., 1995) debido a las características físicas que presentan los ríos (tales como: cascadas, altos gradientes topográficos y bajo flujo de agua), los que impiden el movimiento larval (Bunn y Hughes, 1997). Así mismo, las diferencias en clima y topografía pueden conducir a diversas predicciones sobre los efectos del aislamiento (Schultheis, 1999).

Una evidencia reciente de adaptación para algunos taxones de invertebrados acuáticos, es la dispersión temporal a través de la acumulación y subsecuente liberación de los huevos en diapausa. Tal dispersión será una función del período de dormancia (es decir, época de reposo caracterizada por la ausencia de crecimiento) de huevos viables y por tanto podría variar considerablemente entre los taxones, promoviendo la persistencia a largo plazo del genotipo y de poblaciones locales durante condiciones adversas (Zwick, 1996; Bond et al., 2000; Bilton et al., 2001; Matthiessen y Hillebrand, 2006).

VARIACIÓN EN LA CAPACIDAD DE DISPERSIÓN

Las diferencias intraespecíficas en la capacidad de dispersión es observada en algunas especies de insectos que presentan dispersión activa, debido al dimorfismo del ala (Roff y Fairbairn, 1991). Estas diferencias se deben probablemente al resultado del *fitness* (aptitud o adecuación) bajo diferentes escenarios ambientales (Vepsäläinen, 1974; Roff y Fairbairn, 1991; Malmqvist, 2000).

Por ejemplo, una corta capacidad de vuelo es la estrategia óptima dentro sitios, para los patinadores del agua del género *Gerris* Fabricius 1794, debido a que le otorga una mayor eficacia reproductiva local (Vepsäläinen, 1974, 1978); una larga capacidad de vuelo es la estrategia óptima entre sitios, puesto que los individuos que se dispersan, establecen nuevas poblaciones cuando los sitios se desecan temporalmente.

El mantenimiento evolutivo de la capacidad del vuelo en insectos y las compensaciones entre la dispersión y otros parámetros de historias de vida, han sido revisados por Roff y Fairbairn (1991) y Chapman (1999), ya que el vuelo en insectos es energéticamente costoso y reduce la producción de huevos en algunos taxones.

En general, la variación de la capacidad de dispersión de los insectos acuáticos ha sido estudiada en estado adulto, donde este mecanismo depende del estado y las características del individuo. Estudios futuros en esta área, nos permitirán entender más acerca de la manera en que ocurre la dispersión de los insectos acuáticos

ACTIVIDADES HUMANAS

El hombre ha incrementado el índice de introducción de especies en sistemas dulceacuícolas gracias a, o debido a, modificaciones del hábitat (ej., presas, diques, acidificación de las aguas) (Englund y Malmqvist, 1996; Jansson et al., 2000; Masters et al., 2007), e introducciones deliberadas y/o accidentales (Bunn y Davies, 2000) de organismos a otros hábitats.

La introducción de organismos no autóctonos (exóticos), se ha alcanzado con los programas intencionales de las industrias pesqueras y el control biológico, liberación de organismos de acuario o comercio hortícola y el cebo de los pescadores, liberación por el agua del lastre, establecimiento deliberado de fuentes exóticas de alimento para el consumo humano y la creación de canales de agua realizados por humanos. Esto ha dado lugar a una post-invasión dramática y a impactos económicos y ecológicos severos (Claudi y Leach, 2000; Bilton et al., 2001).

CONCLUSIONES Y FUTURAS CONSIDERACIONES

La manera en que los insectos bentónicos se dispersan incluye: la deriva por las larvas y el vuelo por el adulto. Estas posibles dispersiones se pueden medir por métodos directos tales como marcado-recaptura, los cuales se dificultan debido al tamaño poblacional y la capacidad de dispersión de los individuos. Por lo que se ha planteado un acercamiento alternativo, el cual consiste en determinar la estructura genética de poblaciones mediante técnicas moleculares (métodos indirectos), para así resolver algunos problemas asociados con métodos convencionales de estimación directa. Actualmente, esta técnica ofrece resultados confiables y precisos, que ayudarán a resolver ciertas preguntas tales como si existe flujo genético entre poblaciones cercanas, dispersión lateral y horizontal y si la estructura poblacional de los organismo bentónicos en un mismo río se mantiene a través del tiempo, entre otras interrogantes.

Debido a que pocos estudios combinan técnicas directas e indirectas para estimar los niveles de dispersión en invertebrados de agua dulce, es necesaria la inclusión de información taxonómica, datos ecológicos y de historia de vida de las especies estudiadas. Tales estudios integrados se deben conducir a través de una gama de taxones filogenéticamente independientes, con la aplicación simultánea de varios marcadores

moleculares que utilizan regiones de ADN nuclear y/o mitocondrial. Igualmente, se debe incluir la dispersión lateral de los insectos bentónicos, particularmente con estadio adulto y la dispersión de corto alcance de los insectos con diferente movilidad.

Los otros métodos alternativos que utilizan los insectos bentónicos, como huevos en diapausa, tienen influencia en el flujo genético temporal de la población, conllevando a que desempeñen una función importante en la biología de las poblaciones de agua dulce. Por lo que, la realización de estudios más detallados, permitirán entender el grado a el cual la dispersión tanto espacial como temporal permitirá la persistencia a largo plazo de estas poblaciones y proporcionará señales importantes en el mantenimiento de la biodiversidad en sistemas de agua dulce.

Por otro lado, los mecanismos de supervivencia de los dispersores pasivos vía los vectores animales son pobremente entendidos, por lo que se requiere más estudios antes de poder determinar si la especie vector y los tipos de hábitats favorecen el transporte pasivo y contribuyen a la dispersión de los insectos de agua dulce.

Igualmente, se debe mejorar la comprensión de los patrones y procesos de la dispersión entre las poblaciones de agua dulce, para así entender si el cambio climático global y la degradación del hábitat, pueden aumentar o disminuir los eventos de dispersión de los insectos acuáticos.

La dispersión real de los insectos bentónicos sigue bajo estudio, el conocer este importante mecanismo de movimiento podrá conllevar a comprender la estructura poblacional de los ríos y establecer planes de conservación y manejo tanto de la comunidad encontrada como de los sistemas de agua dulce. Igualmente, los patrones de dispersión en invertebrados de agua dulce aquí explicados se pueden extrapolar fácilmente (con las consideraciones respectivas) a otros taxones de agua dulce, puesto que los procesos en sistemas acuáticos son similares.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece los comentarios y sugerencias de los profesores Nereida Delgado, Solange Issa, Rubén Candida y Jazzmín Arrivillaga de la Universidad Simón Bolívar y Universidad Central de Venezuela, sobre el manuscrito. Así mismo, se agradecen los aportes y sugerencias por parte del comité editorial y los revisores anónimos.

BIBLIOGRAFÍA

- Allan, J.D. 1987. Macroinvertebrate drift in a rocky mountain stream. *Hydrobiol.* 144: 261-268.
- Angus, R.B. 1970. Genetic experiments on *Helophorus* F. (Coleoptera: Hydrophilidae). *Trans. R. Entomol. Soc. London.* 122: 257-276.
- Armitage, P.D. 1977. Invertebrate drift in a regulated river tees and an unregulated tributary, Maize Beck, below Cow Green dam. *Freshwater Biol.* 7: 167-184.
- Bird, G.A. y H.B.N. Hynes. 1981. Movements of adult aquatic insects near streams in southern Ontario. *Hydrobiol.* 77: 65-69.
- Bilton, D., J.R. Freeland y B. Okamura. 2001. Dispersal in freshwater invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32: 159-181.
- Bishop, P. 1995. Drainage rearrangement by river capture, beheading and diversion. *Prog. Phys. Geogr.* 19: 449-473.
- Bohonak, A.J. 1999a. Effect of insect-mediated dispersal of the genetic structure of postglacial water mite populations. *Heredity.* 82: 451-461.
- Bohonak, A.J. 1999b. Dispersal, gene flow, and population structure. *Quart. Rev. Biol.* 74: 21-45.
- Bohonak, A.J. y D.G. Jenkin. 2003. Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecol. Lett.* 6: 783-796.
- Bohonak, A.J. y G.K. Roderick. 2001. Dispersal of invertebrates among temporary ponds: are genetic estimates accurate? *Isr. J. Zool.* 47: 367-386.
- Bond, N.R., G.L.W. Perry y B.J. Downes. 2000. Dispersal of organisms in a patchy stream environment under different settlement scenarios. *J. Anim. Ecol.* 69: 608-619.
- Bunn, S. y P. Davies. 2000. Biological processes in running waters and their implications for the assessment of ecological integrity. *Hidrobiol.* 422/423: 61-70.
- Bunn, S.E. y J.M. Hughes. 1997. Dispersal and recruitment in streams: evidence from genetic studies. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 16: 338-346.
- Chapman, R.F. 1999. *The Insects: Structure and Function.* London: Chapman & Hall, 788 p.
- Claudi, R. y J.R. Leach. 2000. *Nonindigenous freshwater organisms. Vectors, biology, and impacts.* Boca Raton, FL.: Lewis, 464 p.
- Collier, K.J. y B.J. Smith. 1998. Dispersal of adult caddisflies (Trichoptera) into forests alongside three New Zealand streams. *Hydrobiol.* 361: 53-65.
- Conrad, K.F., K.H. Wilson, I.F. Harvey, C.J. Thomas y T.N. Sherratt. 1999. Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape. *Ecography.* 22: 524-31.
- Corallini, C. y E. Gaino. 2003. The caddisfly *Ceraclea fulva* and the freshwater sponge *Ephydatia fluviatilis*: a successful relationship. *Tissue Cell.* 35: 1-7.
- Cornuet, J.M., S. Piry, G. Luikart, A. Estoup y M. Solignac. 1999. New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics.* 153: 1989-2000.
- Coutant, C.C. 1982. Evidence for upstream dispersal of adult caddisflies (Trichoptera: Hydropsychidae) in the Colombia River. *Aquat. Insects.* 4: 61-66.
- Deletre, Y., P. Tréhen y P. Grootaert. 1992. Space heterogeneity, space use and short-range dispersal in Diptera: A case study. *Landscape Ecol.* 6(3): 175-181.
- Englund, G. y B. Malmqvist. 1996. Effects of flow regulation, habitat area and isolation on the macroinvertebrate fauna of rapids in north Swedish rivers. *Regul. Rivers Res. Manage.* 12: 433-445.
- Fairbairn, D.J. 1985. A test of the hypothesis of compensatory upstream dispersal using a stream-dwelling waterstrider, *Gerris remigis* Say. *Oecol.* 66(1): 147-153.
- Finn, D.S., D.M. Theobald, W.C. Black y N.L. Poff. 2006. Spatial population genetic structure and limited dispersal in a Rocky Mountain alpine stream insect. *Mol. Ecol.* 15: 3553-3566.
- Flecker, A.S. y J.D. Allan. 1988. Flight direction in some Rocky Mountain mayflies (Ephemeroptera), with observations of parasitism. *Aquat. Insects* 10: 33-42.
- Gadgil, M. 1971. Dispersal - population consequences and evolution. *Ecology.* 52: 253-261.
- Gray, M. 2003. Notes on invertebrate drift: A pilot study. Annual report. Oneonta State University, Biological Field Station at Cooperstown, 6 p.
- Griffith, M.B., E.M. Barrows y S.A. Perry. 1998. Lateral dispersal of adult insects (Plecoptera, Trichoptera) following emergence from headwater streams in forested Appalachian catchments. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 195-201.
- Hanski, I.A. 2001. Population dynamic consequences of dispersal in local populations and in metapopulations. pp. 283-298. En: Colbert, J., E. Danchin, A.A. Dhondt y J.D. Nichols (Eds). *Dispersal.* Oxford University Press Inc., New York, USA.
- Hershey, A.E., J. Pastor, B.J. Peterson y G.J. Kling. 1993. Stable isotopes resolve the drift paradox for *Baetis* mayflies in an arctic river. *Ecology.* 74: 2415-25.
- Hogg, I.D. y D.D. Williams. 1996. Response of stream invertebrates to a global-warming thermal regime: an ecosystem-level manipulation. *Ecology.* 77: 395-407.
- Hogg, I.D., J.M. Eadie y Y. De Lafontaine. 1998. Atmospheric change and the diversity of aquatic invertebrates: Are we missing the boat? *Environ. Mon. Assess.* 49: 291-301.
- Holt, R. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of the regional processes on local communities. pp. 77-88. En: Ricklefs, R. y D. Schluter (Eds). *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives.* University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Hovestadt, T. y H.J. Poethke. 2006. The control of emigration and its consequences for the survival of populations. *Ecol. Model.* 190: 443-453.

- Howard, D.J. y S. Berlocher. 1998. Endless forms: species and speciation. Oxford Univ. Press. Oxford, UK, 287 p.
- Hughes, J., S.E. Bunn, D.A. Hurwood y C. Cleary. 1998. Dispersal and recruitment of *Tasiagna ciliata* (Trichoptera: Tasiimiidae) in rainforest streams, southeastern Australia. *Freshwater Biol.* 39: 117-127.
- Hughes, J. y S. Bunn. 1999. If shrimps could fly – genetic flow and dispersal of aquatic insects in separated river systems. Cooperative research centre for Tropical rainforest ecology and management. Using rainforest research: 2 p.
- Hughes, J., S. Bunn, C. Cleary y D.A. Hurwood. 2000. A hierarchical analysis of the genetic structure of an aquatic insect *Bungona* (Baetidae:Ephemeroptera). *Heredity.* 85: 561-570.
- Hughes, J., P.B. Mather, A.L. Sheldon y F.W. Allendorf. 1999. Genetic structure of the stonefly, *Yoraperla brevis*, populations: the extent of gene flow among adjacent montane streams. *Freshwater Biol.* 41: 63-72.
- Jackson, J.K. y V.H. Resh. 1992. Variation in genetic structure among populations of the caddisfly *Helicopsyche borealis* from three streams in northern California, U.S.A. *Freshwater Biol.* 27: 29-43.
- Jackson, J.K., E.P. McElravy y V.H. Resh. 1999. Long-term movements of self-marked caddisfly larvae (Trichoptera: Sericostomatidae) in California coastal mountain stream. *Freshwater Biol.* 42: 525-536.
- Jansson, R., C. Nilson y B. Renofalt. 2000. Fragmentation of riparian floras in rivers with multiple dams. *Ecology.* 81: 899-903.
- Kelly, L.C., D.T. Bilton y S.D. Rundle. 2001. Populations structure and dispersal in the Canary Island caddisfly *Mesophylax asperses* (Trichoptera, Limmephilidae). *Heredity.* 86: 370-377.
- Kerby, B.M., S.E. Bunn y J.M. Hughes. 1995. Factors influencing invertebrate drift in rainforest streams in south-east Queensland. *Mar. Freshwater Res.* 46: 1101-8.
- Kovats, Z.E., J.J.H. Ciborowski y L.D. Corkum. 1996. Inland dispersal of adult aquatic insects. *Freshwater Biol.* 36: 265-76.
- Macneale, K.H., B.P. Peckarsky y G.E. Likens. 2005. Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly populations living along stream corridors. *Freshwater Biol.* 50: 1117-1130.
- Madsen, B.L. y I. Butz. 1976. Population movements of adult *Brachyptera risi* (Plecoptera). *Oikos.* 27: 273-80.
- Malmqvist, B. 2000. How does wing length relate to distribution patterns of stoneflies (Plecoptera) and mayflies (Ephemeroptera)?. *Biol. Conserv.* 93(2): 271-276.
- Masters, Z., I. Peteresen, A. G. Hildrew y S. J. Ormerod. 2007. Insect dispersal does not limit the biological recovery of streams from acidification. *Aquat. Conserv.* 17: 375-383.
- Matthiessen, B. y H. Hillebrand. 2006. Dispersal frequency affects local biomass production by controlling local diversity. *Ecol. Lett.* 9(6): 652-662.
- Merritt, R.M. y K.W. Cummins. 1996. *Aquatic insects of North America*. 3rd edition. Kendall- Hunt Publishing Co., Dubuque, Iowa, 862 p.
- Müller, K. 1982. The colonization cycle of freshwater insects. *Oecol.* 52: 202-7.
- Naiman, R. J., H. Décamps y M. E. McClain. 2005. Riparia: ecology, conservation, and management of streamside communities. Academic Press San Diego, California. 430 p.
- Nürnberg, B. y R.G. Harrison. 1995. Spatial population structure in the whirling beetle *Dineutus assimilis*: evolutionary influences based on mitochondrial DNA and field data. *Evolution.* 49: 266-275.
- Palmer, M.A., J.D. Allan y C.A. Butman. 1996. Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *Trends. Ecol. Evol.* 11(8): 322-326.
- Pearman, P.B. y H.M. Wilbur. 1990. Changes in population-dynamics resulting from oviposition in a subdivided habitat. *Am. Nat.* 135: 708-723.
- Peckarsky, B.L., B.W. Taylor y C.C. Caudill. 2000. Hydrologic and behavioral constraints on oviposition of stream insects: implications for adult dispersal. *Oecol.* 125: 186-200.
- Petersen, I., Z. Masters, A.G. Hildrew y S.J. Ormerod. 2004. Dispersal of adult aquatic insect in catchments of differing land use. *J. Appl. Ecol.* 41: 934-950.
- Preziosi, R.F. y D.J. Fairburn. 1992. Genetic population structure and levels of gene flow in the stream dwelling waterstrider, *Aquarius remigis* (Hemiptera: Gerridae). *Evolution.* 46(2): 430-44.
- Rannala, B. y J.L. Mountain. 1997. Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 94: 9197-9201.
- Robinson, J.V. y J.E. Dickerson. 1987. Does invasion sequence affect community structure?. *Ecology.* 68: 587-595.
- Roff, D.A. y D.J. Fairbairn. 1991. Wing dimorphisms and the evolution of migratory polymorphisms among the insects. *Am. Zool.* 31: 251.
- Schultheis, A. 1999. Gene flow and dispersal among populations of the stonefly *Peltoperla tarteri* (Plecoptera: Peltoperlidae) in the southern Appalachians. PhD thesis, Blacksburg, Virginia, Faculty of the Virginia Polytechnic Institute and State University, USA, 86 p.
- Schmidt, S.K., J.M. Hughes y S.E. Bunn. 1995. Gene flow among conspecific populations of *Baetis* sp. (Ephemeroptera): adult flight and larval drift. *J. North Am. Benthol. Soc.* 14: 147-157.
- Service, M.W. 1997. Mosquito (Diptera:Culicidae) dispersal – the long and short of it. *J. Med. Entomol.* 34(6): 579-578.
- Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure. pp. 3-17. En: Real, L. (Ed). *Ecological Genetics*, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Sode, A. y P. Wiberg-Larsen. 1993. Dispersal of adult Trichoptera at a Danish forest brook. *Freshwater Biol.* 30: 439-446.
- Stenseth, N.C. y W.C. Lidicker. 1992. The study of dispersal: a conceptual guide. pp. 5-20. En: Stenseth, N.C. y W.C. Lidicker (Eds). *Animal dispersal: small mammals as a model*. New York/London: Chapman & Hall.
- Sweeney, B.W., D.H. Funk y R.L. Vannote. 1987. Genetic variation in stream mayfly (Insecta: Ephemeroptera) populations of eastern North America. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 80: 600-12.
- Townsend, C.R. y A.G. Hildrew. 1976. Field experiments on the drifting, colonization, and continuous redistribution of stream benthos. *J. Anim. Ecol.* 45: 759-72.
- Vanschoenwinkel B., S. Gielen, M. Seaman y L. Brendonck. 2009. Wind mediated dispersal of freshwater invertebrates in a rock pool metacommunity: differences in dispersal capacities and modes. *Hydrobiol.* 635: 363-372.
- Velasco, J., M.L. Suárez y M.R. Vidal-Abarca. 1998. Factores que determinan la colonización de insectos acuáticos en pequeños estanques. *Oecol. Aquat.* 11: 87-99.



Vepsäläinen, K. 1974. Determination of wing length and diapause in water striders (Gerris Fabr, Heteroptera). *Hereditas*. 77: 163-76.

Vepsäläinen, K. 1978. Wing dimorphism and diapause in *Gerris*: determination and adaptive significance. En: Dingle, H. (Ed). *Evolution of Insect Migration and Diapause*. New York: Springer-Verlag: 284 p.

Waters, T.F. 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams. *Ecology*. 46: 327-34.

Whitlock, M.C. y D.E. Mccauley. 1999. Indirect measures of gene flow and migration: $F_{st} \neq 1/(4Nm+1)$. *Heredity*. 82: 117-25.

Williams, D.D. y N.E. Williams. 1993. The upstream/downstream movement paradox of lotic invertebrates: quantitative evidence from a Welsh mountain stream. *Freshwater Biol.* 30: 199-218.

Zickovich, J. y A. Bohonak. 2007. Dispersal ability and genetic structure in aquatic invertebrates: a comparative study in southern California streams and reservoirs. *Freshwater Biol.* 52: 1982-1996.

Zwick, P. 1996. Variable egg development of *Dinocras* spp. (Plecoptera, Perlidae) and the stonefly seed bank theory. *Freshwater Biol.* 35: 81-100.

Fecha de recepción: 15/02/2010
Fecha de aceptación: 29/05/2010