

Artículo Original

Thraulodes marreroi Chacón, Segnini y Domínguez (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae): nuevos registros para Venezuela y un análisis sobre su distribución neotropical mediante el modelo de nicho ecológico

Thraulodes marreroi Chacón, Segnini & Domínguez (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae): new records for Venezuela and an analysis of their neotropical distribution based on ecological niche modeling

Belkys Pérez-García¹ , Jonathan Liria² , Robert Leal-Sánchez¹ , Liliana Nieto-Caicedo¹ y Edmundo Guerrero-Donoso³

¹Centro de Estudios en Zoología Aplicada (CEZA) - Museo de Zoología de la Universidad de Carabobo (MZUC), Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología, Carabobo, Venezuela. ✉ belperezster@gmail.com, Rels.130588@gmail.com, linieto78@gmail.com

²Grupo de Investigación en Población y Ambiente. Universidad Regional Amazónica Ikiam, Tena, Ecuador. E-mail: jonathan.liria@gmail.com

³Laboratorio de Biología de Vectores, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. E-mail: ecguerrori@gmail.com

ZooBank: urn:lsid:zoobank.org:pub:8820A24F-F83B-4074-BB3B-E5619D78CE3E
<https://doi.org/10.35249/rche.46.3.20.17>

Resumen. Se registran nuevas localidades para *Thraulodes marreroi* en Venezuela y se analiza su potencial distribución geográfica en el Neotrópico mediante el modelo de nicho ecológico, utilizando el algoritmo de Máxima Entropía (MaxEnt), con base en los reportes de Brasil, Panamá y Venezuela. Se incluyen descripciones sobre el hábitat lótico y las subregiones fitogeográficas o unidades de paisaje a través de las cuales discurren las quebradas donde se recolectaron los adultos: los Llanos Occidentales y la Cordillera de la Costa Central. *Thraulodes marreroi* parece ser una especie característica de ríos y quebradas que drenan a través de sistemas boscosos, desde bosques semi-decíduos y decíduos hasta tropicales lluviosos amazónicos, a altitudes que no sobrepasan los 300 msnm. Es la única especie del género, con posible especiación en el Neotrópico suramericano, que ha sido registrada en el Neotrópico mesoamericano (Panamá). Antes del registro en Panamá, solo el Neártico y el Neotrópico mesoamericano compartían especies de *Thraulodes*. Finalmente se consideró oportuno actualizar la lista de especies de *Thraulodes* para el continente americano.

Palabras clave: Biodiversidad, MaxEnt, Neotrópico, *Thraulodes*.

Abstract. New records for *Thraulodes marreroi* in Venezuela are reported and their potential geographical distribution in the Neotropics is analyzed using the ecological niche model, using the Maximum Entropy algorithm (MaxEnt), based on reports in Brazil, Panama and Venezuela. Descriptions are included about the lotic habitat and the phylogeographic subregions or landscape units through which the streams, where the adults collected, drain: the Llanos Occidentales and the Cordillera de la Costa Central. *Thraulodes marreroi* seems to be a characteristic species of rivers and streams that drain through tropical forest systems, from semi-deciduous, deciduous forests to Amazonia rainforests, at altitudes

Recibido 24 Junio 2020 / Aceptado 7 Septiembre 2020 / Publicado online 25 Septiembre 2020
Editor Responsable: José Mondaca E.

that do not exceed 300 masl; this species presents a potential neotropical geographic distribution, with occurrences in the Caribbean and Amazon subregions, particularly in the Caribbean subregion it is collected in the Mesoamerican and northwestern South American domains, but it is possibly absent in the Antillean domain. This is the only species of the genus, with possible speciation in the South American Neotropics, which has been recorded in the Mesoamerican Neotropics (Panama). Before the record of the species in Panama, only the Neo-Arctic and the Mesoamerican Neotropics shared *Thraulodes* species. Finally, we consider it appropriate to update the list of *Thraulodes* species from American continent.

Key words: Biodiversity, MaxEnt, Neotropic, *Thraulodes*.

Introducción

El género *Thraulodes* fue establecido por primera vez por Ulmer (1920) a partir de un imago macho procedente de Colombia, nombrado *Thraulodes laetus* Eaton, 1883; presenta una distribución geográfica panamericana (Barber *et al.* 2008; Pérez y Liria 2013) y cuenta con 77 especies descritas, siendo uno de los géneros más diversos de Ephemeroptera (Kluge 2020). Chacón *et al.* (2009) citaron en la lista de efemerópteros de Venezuela cuatro especies: *Thraulodes venezuelana* Ulmer, 1943; *Thraulodes guanare* Chacón, Segnini y Domínguez, 1999, *Thraulodes marreroi* Chacón, Segnini y Domínguez, 1999 y *Thraulodes mucuy* Chacón, Segnini y Domínguez, 1999. Posteriormente, Medina y Pérez (2010) identificaron una nueva especie, *Thraulodes eduardorum* Medina y Pérez, 2010, para un total de cinco especies registradas en el país. *Thraulodes marreroi* es la única especie descrita y registrada en Venezuela, que actualmente cuenta con otros registros en el Neotrópico, tanto suramericano como mesoamericano, específicamente en Brasil (Gama Neto *et al.* 2018; Nascimento *et al.* 2020) y Panamá (Kluge 2020), lo cual ofrece la oportunidad de evaluar su potencial distribución geográfica a través de modelos de nichos (Pérez y Liria 2013). Kluge (2020) mediante un análisis sistemático propuso que *Thraulodes marreroi* y *Thraulodes schlingeri* Traver y Edmunds, 1967 conformaban un grupo natural al cual denominó Grupo *schlingeri*; por otro lado, Pérez y Liria (2013) aplicando el modelado de nicho ecológico con el algoritmo de Máxima Entropía [MaxEnt] (Phillips *et al.* 2006), evaluaron las potenciales distribuciones geográficas de varias especies de *Thraulodes* incluida *Thraulodes schlingeri*, y propusieron que esta especie presentaba una alta probabilidad de presencia en el Neotrópico mesoamericano; no obstante es *Thraulodes marreroi* la especie presente en dicho dominio. Los objetivos de esta investigación son, por un lado ampliar para Venezuela, el conocimiento de la distribución geográfica de *Thraulodes marreroi*, desde la subregión de los Llanos Occidentales a la subregión de la Cordillera de la Costa Central (Huber y Oliveira-Miranda 2010); por otro lado evaluar su potencial distribución geográfica con base en los registros de Brasil, Panamá y Venezuela, mediante el modelo de nicho ecológico y utilizando el algoritmo de Máxima Entropía (Phillips *et al.* 2006; Phillips y Dudík 2008; Illoldi-Rangel y Escalante 2008), comparar la distribución generada con la de *Thraulodes schlingeri* partiendo de que ambos forman un grupo natural según Kluge (2020); y por último, ante la presencia de *Thraulodes marreroi* en el Neotrópico mesoamericano y los registros de nuevas especies del género, posteriores a los catálogos disponibles, ofrecer un listado actualizado de las especies de *Thraulodes* en el continente americano según las regiones biogeográficas propuestas por Morrone (2004, 2006).

Materiales y Métodos

Los ejemplares fueron colectados mediante capturas nocturnas con trampas de luz, en las riberas de dos quebradas que discurren a través de bosques ribereños: 1) Quebrada

Guáquira, San Felipe, estado Yaracuy, coordenadas 10°16'58"N y 68°39'32"O; y 2) Quebrada Palambra del Doctor, municipio Ezequiel Zamora, estado Cojedes, coordenadas 9°43'36" N, 68°38'09" O. La primera se localiza en la subregión de la cordillera de la Costa Central – sector Serranía del Interior, específicamente en el piedemonte del cerro Zapatero, el cual conforma el sistema montañoso Macizo de Nirgüa; la segunda se localiza en los bosques deciduos de la subregión de los Llanos venezolanos – sector Llanos Centrales Altos, siendo un tributario del río Tirgüa, este último desemboca al río San Carlos, el cual discurre principalmente a través de las planicies de los Llanos Occidentales. Con la finalidad de describir los hábitats de las ninfas, en horas diurnas, en cada quebrada se midieron algunas variables morfométricas y fisicoquímicas y se identificó la morfología del tramo de acuerdo con la clasificación de Montgomery y Buffington (1997). Las variables medidas fueron el ancho (m) y profundidad (m) del río con ayuda de cintas métricas, la pendiente con un clinómetro Suunto, la conductividad (μs) mediante un conductímetro portátil Accument Basic AB30, el pH mediante un medidor de pH portátil Oakton y la concentración de oxígeno (mg/l) con un oxímetro portátil Oakton.

A partir de especímenes almacenados en fluido de Kahle (8 partes de etanol al 95%, 3 partes de formalina, 1 parte ácido acético y 16 partes de agua destilada), se disecaron las alas, las patas y la genitalia; las alas anteriores y posteriores se montaron en seco; mientras que las patas y genitalias fueron tratadas en una batería de deshidratación alcohólica (70%, 80% y 100% de concentración), para seguidamente montarlas en medio permanente de bálsamo de Canadá, finalmente se dejaron secar en una estufa marca Fisher a 50°C, por una semana aproximadamente. La especie fue identificada con ayuda de Domínguez *et al.* (2006), Kluge (2020) y la descripción original de Chacón *et al.* (1999). Para la identificación, se empleó un microscopio óptico Konus, un microscopio estereoscópico Leica con una cámara Nikon D8100 acoplada y un microscopio estereoscópico Optika. Las piezas fueron etiquetadas, fotografiadas e ilustradas, finalmente el material fue depositado en el Museo de Zoología de la Universidad de Carabobo (MZUC), FACyT, Campus Bárbula, Carabobo, Venezuela.

Con el propósito de analizar la distribución geográfica potencial de *Thraulodes marreroi* con base en los registros disponibles en Brasil, Panamá y Venezuela, se empleó el programa MaxEnt Versión 3.4.1 (Phillips *et al.* 2020), basado en el principio de máxima entropía; es uno de los más utilizados en el modelado del nicho ecológico fundamental y hace uso de las presencias o registros de las especies en conjunto con las variables ambientales que definen su entorno (Phillips *et al.* 2006; Mota-Vargas *et al.* 2019), para modelar las distribuciones geográficas potenciales. Los mapas generados contienen valores de idoneidad del hábitat que permiten inferir la potencial presencia de la especie evaluada a través de una escala de idoneidad del hábitat que va de 0 a 1, el extremo cero indica hábitat no idóneo, es decir la especie probablemente no está presente y 1 indica hábitat idóneo o la especie muy probablemente está presente (Phillips *et al.* 2006).

Se generó el mapa de distribución potencial de *Thraulodes schlingerii* con el propósito de compararlo con *Thraulodes marreroi*, dado que según Kluge (2020) forman un grupo natural y en este sentido verificar si ambos presentan similares distribuciones geográficas. Para ambas especies se disponían de los datos de 6 localidades. Según Hernández *et al.* (2006), MaxEnt genera resultados aceptables con por lo menos cinco registros geográficos. Para los registros que no aportaban datos de las coordenadas geográficas, por ejemplo, Chacón *et al.* (1999) y Kluge (2020), las mismas se obtuvieron mediante Google Earth Pro. Se emplearon un total de 21 variables entre: 1) 19 bioclimáticas (Hijmans *et al.* 2005) tomadas de Global Climate Data - Worldclim (<http://www.worldclim.org/>), las cuales representan valores mensuales y anuales de temperatura y precipitación; 2) los datos de altitud (USGS 2001) y 3) las ecorregiones terrestres (Dinerstein *et al.* 1995), todas a una resolución espacial de 0,04166 grados (tamaño del pixel). Previamente, las variables bioclimáticas fueron evaluadas con

un Análisis de Componentes Principales con el propósito de elegir las no redundantes (Mota-Vargas *et al.* 2019). Se aplicó la prueba de Jackknife para evaluar la importancia de las variables en la construcción de los modelos de distribución. Seguidamente, se evaluó el grado de superposición de las distribuciones geográficas potenciales generadas por MaxEnt, mediante la medida de similitud de nichos: D de Schoener's (1968), cuyos valores varían entre 0 (los nichos no se superponen) y 1 (máxima superposición o nichos idénticos); según Warren *et al.* (2010), es una métrica sencilla y permite la comparación directa de la similitud de los nichos. Los patrones de distribución generados por MaxEnt fueron interpretados en función de las categorías biogeográficas para América Latina y el Caribe propuestas por Morrone (2004, 2006). Finalmente, en QGIS (QGIS Development Team 2020) se prepararon mapas con los resultados de los modelos con la salida tipo logística, utilizando como un umbral de corte al 15% percentil; mediante este criterio se extrajo para cada registro por especie, su valor de probabilidad, y se determinó el valor correspondiente al 15% más bajo, con el fin de excluir aquellas áreas predichas que contemplen valores menores a este umbral.

Resultados y Discusión

Género *Thraulodes* Ulmer, 1920

Thraulodes marreroi Chacón, Segnini y Domínguez, 1999

Diagnosis. Los imagos macho de *Thraulodes marreroi* (Fig. 1) pueden diferenciarse de las restantes especies del género por la siguiente combinación de caracteres: Tórax: 1) patas: 1/5 apical del fémur anterior con una banda castaña clara en el extremo distal; 2) alas: anterior y posterior con membranas hialinas, ala anterior con una mancha castaña oscura en la base, sin venas transversales costales basales a la bulla. Abdomen: 3) tergos abdominales II-V translucidos, tergo abdominales V–X rojizos; margen anterior del dorso de los segmentos II–IV con manchas rojizas anteromediales; segmentos II–VIII con dos manchas negras anterolaterales, segmentos VI–VII y bordes posterolaterales del segmento VIII con áreas blancas. 4) Genitalia del macho; con placa estilígera blanquecina con márgenes castaño oscuro y su extremo apical de forma cónica; fórceps castaños brillantes; penes castaño oscuro, largos y gruesos, área apicolateral de sus lóbulos forman una oreja pequeña, espinas (telopenes) color naranja, largas, delgadas, curvas, dirigidas media-ventralmente y con una ranura lateral. Adaptado de Chacón *et al.* (1999) y Kluge (2020).

Distribución. Brasil (Gama Neto *et al.* 2018; Nascimento *et al.* 2020), Panamá (Kluge 2020), Venezuela (Chacón *et al.* 1999) (Fig. 2)

Comentarios taxonómicos. Nuestras observaciones de los adultos de *Th. marreroi* apoyan las descripciones de Kluge (2020) y Chacón *et al.* (1999), en cuanto a la morfología de la genitalia y especialmente de la pequeña proyección apicolateral (oreja) de los lóbulos de los penes, característica esta que no fue observada por Gama Neto *et al.* (2018) y Nascimento *et al.* (2020) para los adultos de *Th. marreroi* registrados en Brasil. Bajo el microscopio óptico la oreja es una muy pequeña expansión apicolateral de los lóbulos de los penes, pero bajo el microscopio estereoscópico se observa como la describió Kluge (2020): el extremo apical de los lóbulos se abulta ventralmente y se ensancha ampliamente hacia el ápice.

Material examinado. 14 imagos machos, VENEZUELA, Quebrada Guáquira, Sector La Marroquina, Hacienda La Guáquira, San Felipe, estado Yaracuy, 10°16'58" N, 68°39'32" O, 140 msnm, 6-XII-2013, B. Pérez y L. Nieto, legs. 10 imagos machos, VENEZUELA, Quebrada

Palambra del Doctor, tributaria del Río Tirgüa, cerca del Parque Nacional Tirgüa, estado Cojedes, 9°43'36" N, 68°38'09" O, 220 msnm, 07-II-2014, B. Pérez, L. Nieto y J. Henríquez, legs.



Figura 1. *Thraulodes marreroi*, macho adulto, habito en vista lateral. Escala: 1 mm.

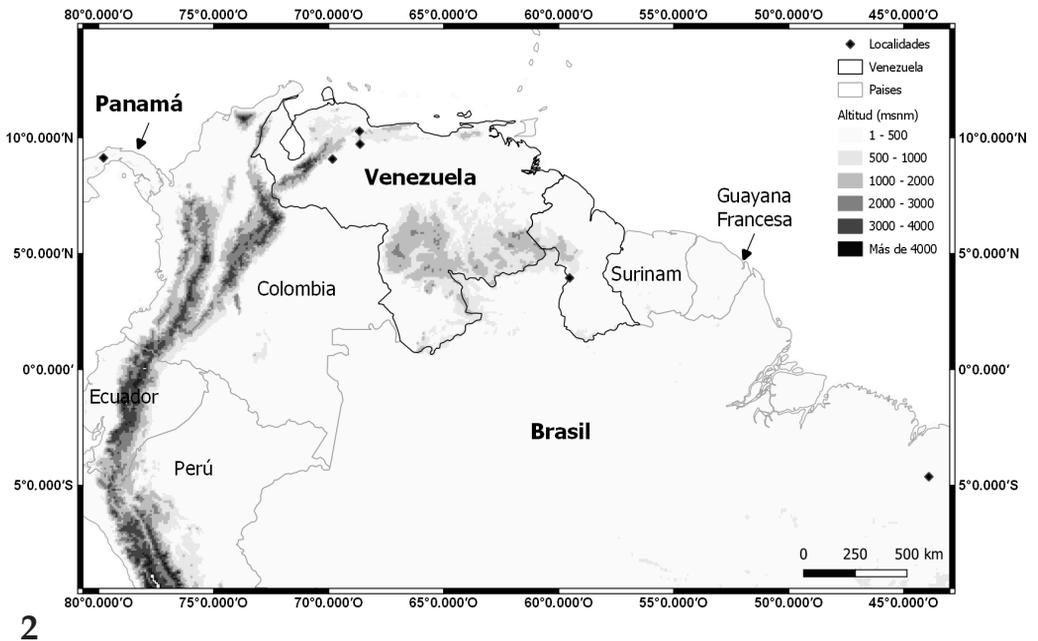


Figura 2. Registros de *Thraulodes marreroi* en el Neotrópico: Panamá, Venezuela y Brasil.

Hábitat. En la quebrada Guáquira (estado Yaracuy, Subregión Cordillera de la costa Central-sector Serranía del Interior), el tramo morfométricamente se caracterizó por ser del tipo Rápidos-Remansos (Montgomery y Buffington 1997), es decir, los rápidos eran áreas que generaban aguas turbulentas debido a la acumulación de guijarros y rocas de variados tamaños; estos eran seguidos por amplias áreas de pozos pocos profundos con un sustrato dominado por guijarros, grava, arena y hojarasca acumulada, y cuya longitud podía superar hasta ocho veces el ancho de las áreas de rápidos; en este caso, el tramo presentaba cierto confinamiento por discurrir a través del pie de monte del cerro Zapatero; la pendiente no superaba el 1%, presentaba un ancho promedio de 8,5 m, una profundidad media de 28 cm y una cobertura vegetal de un 30%. En cuanto a las variables químicas medidas, la concentración y el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto registraron 7,06 mg/L y 82,4%, respectivamente, el pH fue de 7,58 y la conductividad de 0,22 mS. En cuanto al tramo de la quebrada Palambra del doctor, tributario del río Tirgüa (estado Cojedes, subregión Llanos – sector Llanos Centrales Altos), este morfométricamente se caracterizó por ser del tipo Escalón-Remansos (Montgomery y Buffington 1997), es decir, pequeñas caídas de agua que generan turbulencia, seguidas de áreas de pozo cuya longitud es menos de cuatro veces el ancho de las áreas de escalones, en estos últimos predominaban guijarros junto a rocas de mayor tamaño, mientras que en las áreas de pozo predominaba guijarros, grava y arena; se observó cierto confinamiento debido a las riberas escarpadas que lo rodeaban, presentaba una 60% de cobertura boscosa, el ancho y la profundidad promedio fueron de 8,5 m y 31 cm, respectivamente y la pendiente de un 2%; en cuanto a las variables químicas medidas, la concentración y el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto registraron 6,6 mg/L y 83,1%, respectivamente, el pH fue de 7,86 y una conductividad de 0,34 mS.

Distribución geográfica de *Thraulodes marreroi* en Venezuela. El único registro correspondía a la localidad tipo (río Guanare) en el estado Portuguesa (Chacón *et al.* 1999), ubicada en las planicies de la subregión de los Llanos – Sector Llanos Occidentales, en las cuales son comunes los bosques semidecuidos, los bosques ribereños o de galerías, además de las sabanas arbustivas y las periódicamente inundables. Con los nuevos registros, se amplía su distribución por un lado, al sector de los Llanos Centrales Altos ubicados por encima de los 100 msnm, donde predominan las sabanas arbustivas y los bosques deciduos (Huber y Oliveira-Miranda 2010); por otro lado, a la subregión de la Cordillera de la Costa Central – Sector Serranía del Interior, caracterizada por la presencia de bosques húmedos submontanos y montanos, en las mayores elevaciones, y por las grandes extensiones de bosques semidecuidos y bosques bajos deciduos en los piedemontes; estos últimos han sido transformados a matorrales deciduos densos, por la alteración del uso de la tierra (Huber y Oliveira-Miranda 2010). Los hábitats y el ambiente ribereño de los nuevos registros contrastaron con los de la localidad tipo (Chacón *et al.* 1999), específicamente en las características descriptivas del tramo. En los nuevos registros el ancho no superaba los 9 m, mientras que en la localidad tipo alcanzaba los 30 m; en cuanto al sustrato, en el cauce de la localidad tipo predominaron rocas de tamaño medio y en las márgenes predominó la arena.

Distribución geográfica potencial de *Thraulodes marreroi* en la región Neotropical. La propuesta de Kluge (2020) en cuanto a que *Th. marreroi* y *Th. schlingeri* forman un grupo natural (Grupo *schlingeri*), la presencia de *Th. marreroi* en Panamá (Kluge 2020) y los resultados de Pérez y Liria (2013) quienes predijeron la probabilidad de presencia *Th. schlingeri* en el Neotrópico mesoamericano usando MaxEnt, nos llevó a comparar la distribución geográfica potencial de ambas especies a fin de verificar sin con los registros disponibles se visualizaban distribuciones similares (Fig. 3). En este sentido, los patrones generados fueron principalmente neotropical con posibilidad de presencia en al menos dos de los tres dominios de la subregión Caribeña (Mesoamericano y noroeste de América del

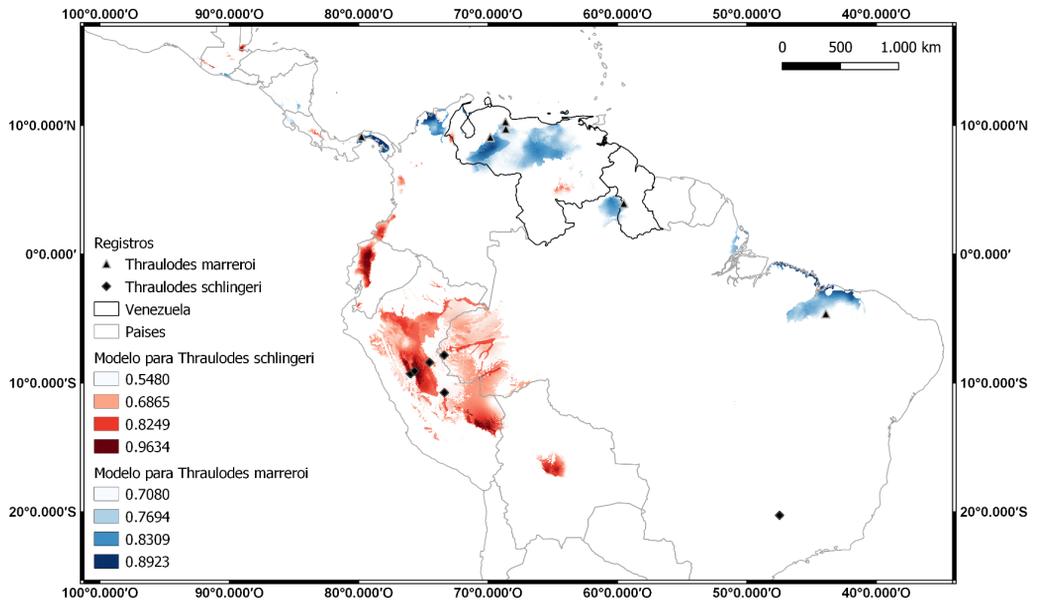
Sur) y en la subregión Amazónica, pero con distribuciones geográficas disimiles. La métrica de superposición de nichos, *D* de Schoener, arrojó un valor de 0,472, o dicho de otra manera un 47% de superposición, lo cual apoya la disimilitud en la distribución geográfica de ambas especies. No obstante, según los modelos obtenidos, se sugieren posibles coincidencias en sus distribuciones en el dominio Mesoamericano.

Tabla 1. Porcentaje de contribución relativa de las variables bioclimáticas y ecorregiones en la generación de las distribuciones geográfica potenciales para *Thraulodes marreroi* y *Thraulodes schlingeri* mediante MaxEnt (de bio01 a bio11: variables relacionadas a la temperatura, de bio12 a bio19: variables relacionadas a la precipitación y eco: ecorregiones). bio4 = Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar ×100), bio11 = Temperatura media del trimestre más frío, bio13 = Precipitación del mes más húmedo, bio17 = Precipitación del trimestre más seco, bio18 = Precipitación del trimestre más caliente, bio19 = Precipitación del trimestre más frío.

Variables	<i>Thraulodes marreroi</i>		<i>Thraulodes schlingeri</i>	
	Contribución (%)	Importancia de la permutación	Contribución (%)	Importancia de la permutación
bio04	38,1 ^{*,**}	69,9	41,3 ^{*,**}	86,0
bio11	18,6 ^{**}	0,0	0,0	0,0
bio14	5,8	0,0	0,0	0,0
bio17	6,7	17,5	0,0	0,0
bio18	0,0	0,0	22,7 ^{*,**}	6,9
bio19	0,2	0,3	7,3 [*]	1,4
eco	29,3 ^{*,**}	20,2	28,45 ^{*,**}	4,1

* 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.



3

Figura 3. Mapas de distribución geográfica potencial de *Thraulodes marreroi* y *Thraulodes schlingeri*, generados mediante el programa de Máxima Entropía (MaxEnt) para el modelado del nicho ecológico. Las escalas de color indican valores de idoneidad superiores al umbral del 15% para resultados del modelo logístico. Los valores de probabilidad del área bajo curva (AUC) del modelo de entrenamiento fueron de 0,990 para *Th. marreroi* y 0,984 en *Th. schlingeri*.

Tabla 2. Distribución de las especies de *Thraulodes* en las regiones biogeográficas (Morrone 2004, 2006) del Continente Americano.

Regiones Neotropical, Zona de Transición Sur Americana y Andina (Sur de América)	Regiones Neotropical (Dominio mesoamericano) y Zona de Transición Mexicana ZTM (Centro de América)	Región Neártica (Norte de América)
Especie compartida entre el Neotrópico suramericano y el mesoamericano. <i>Th. marreroi</i> Chacón, Segnini y Domínguez, 1999		<i>Th. ephippiatus</i> Traver y Edmunds, 1967
<p><i>Th. alapictus</i> Lima, Mariano y Pinheiro, 2013</p> <p><i>Th. alboniger</i> Kluge, 2020</p> <p><i>Th. amanda</i> Mariano y Froehlich, 2011</p> <p><i>Th. bolivianus</i> Domínguez, 1986</p> <p><i>Th. bomplandi</i> (Esben y Petersen, 1912)</p> <p><i>Th. bonito</i> Gonçalves, Da-Silva y Nessimian, 2013</p> <p><i>Th. borun</i> Francischetti, Raymundo y Salles, 2019</p> <p><i>Th. calori</i> Campos y Mariano, 2019</p> <p><i>Th. catoles</i> Campos y Mariano, 2019</p> <p><i>Th. cochumaensis</i> Domínguez, 1987</p> <p><i>Th. colombiae</i> (Walker, 1853)</p> <p><i>Th. consortis</i> Domínguez, 1987</p> <p><i>Th. daidaleus</i> Thew, 1960</p> <p><i>Th. eduardorum</i> Medina y Pérez, 2011</p> <p><i>Th. flinti</i> Domínguez, 1987</p> <p><i>Th. furficulus</i> Traver, 1946</p> <p><i>Th. luisae</i> Souto, Da-Silva y Nessimian, 2014</p> <p><i>Th. luizgonzagai</i> Lima, Mariano y Pinheiro, 2013</p> <p><i>Th. guanare</i> Chacón, Segnini y Domínguez, 1999</p> <p><i>Th. insular</i> Domínguez, Molineri y Zuñiga, 2015.</p> <p><i>Th. itatiajanus</i> Traver y Edmunds, 1967</p> <p><i>Th. jones</i> Gonçalves, Da-Silva y Nessimian, 2010</p> <p><i>Th. laetus</i> (Eaton, 1883)</p> <p><i>Th. limbatus</i> Navás, 1936</p> <p><i>Th. liminaris</i> Domínguez, 1987</p> <p><i>Th. mucuy</i> Chacón, Segnini y Domínguez, 1999</p> <p><i>Th. niger</i> Kluge, 2020</p> <p><i>Th. nigrabdominalis</i> Kluge, 2020</p> <p><i>Th. nigripes</i> Kluge, 2020</p> <p><i>Th. nigrotibialis</i> Kluge, 2020</p> <p><i>Th. osiris</i> Traver y Edmunds, 1967</p> <p><i>Th. papilionis</i> Traver y Edmunds, 1967</p> <p><i>Th. paysandensis</i> Traver, 1964</p> <p><i>Th. pelicanus</i> Mariano y Froehlich, 2011</p> <p><i>Th. pinga</i> Souto, Da-Silva y Nessimian, 2014</p>	<p><i>Th. centralis</i> Traver, 1946</p> <p><i>Th. fascipennis</i> Kluge, 2020</p> <p><i>Th. flavus</i> Kluge, 2020</p> <p><i>Th. grandis</i> Lugo-Ortiz y McCafferty, 1996</p> <p><i>Th. hilaroides</i> Traver, 1946</p> <p><i>Th. irretitus</i> Navas, 1924</p> <p><i>Th. ludmilae</i> Kluge, 2020</p> <p><i>Th. pacaya</i> McCafferty, Baumgardner y Guenther, 2004</p> <p><i>Th. panamensis</i> Kluge, 2020</p> <p><i>Th. prolongatus</i> Traver, 1946</p> <p><i>Th. sinuosus</i> Mariano y Froehlich, 2011</p> <p><i>Th. valens</i> (Eaton, 1892)</p> <p><i>Th. viviparus</i> Kluge, 2020</p>	<p><i>Th. lunatus</i> Traver y Edmunds, 1967</p> <p><i>Th. tenuilineus</i> Lugo-Ortiz y McCafferty, 1996</p>
Especies compartidas entre el Neotrópico mesoamericano, la ZTM y el Neártico.		<p><i>Th. brunneus</i> Koss, 1966</p> <p><i>Th. eccentricus</i> Lugo-Ortiz y McCafferty, 1996</p> <p><i>Th. gonzalesi</i> Traver y Edmunds, 1967</p> <p><i>Th. hilaris</i> (Eaton, 1892)</p> <p><i>Th. humeralis</i> Navás, 1935</p> <p><i>Th. lepidus</i> (Eaton, 1884)</p> <p><i>Th. mexicanus</i> (Eaton, 1884)</p> <p><i>Th. packeri</i> Traver y Edmunds, 1967</p> <p><i>Th. spangleri</i> Traver y Edmunds, 1967</p> <p><i>Th. speciosus</i> Traver, 1934</p> <p><i>Th. zonalis</i> Traver y Edmunds, 1967</p>

<p><i>Th. pinhoi</i> Lima, Mariano y Pinhero, 2013</p> <p><i>Th. quevedoensis</i> Flowers, 2009</p> <p><i>Th. regulus</i> Traver y Edmunds, 1967</p> <p><i>Th. rodrigoii</i> Boldrini, Dantas y Lima, 2018</p> <p><i>Th. schlingeri</i> Traver y Edmunds, 1967</p> <p><i>Th. sternimaculatus</i> Lima, Mariano y Pinheiro, 2013</p> <p><i>Th. subfasciatus</i> Navás, 1924</p> <p><i>Th. telegraphicus</i> Needham y Murphy, 1924</p> <p><i>Th. traverae</i> Thew, 1960</p> <p><i>Th. trijunctus</i> (Banks, 1918)</p> <p><i>Th. ulmeri</i> Edmunds, 1950</p> <p><i>Th. venezolana</i> Ulmer, 1943</p> <p><i>Th. vitripennis</i> (Blanchard in Gay, 1851)</p> <p><i>Th. xavantinensis</i> Mariano y Froehlich, 2011</p>	
---	--

Las variables determinantes y coincidentes en la generación de los modelos de distribución de *Th. marreroi* y *Th. schlingeri* fueron, según el análisis de Jackknife: bio04 (estacionalidad de la temperatura: desviación standard*100) y las ecorregiones; en tanto que, para la distribución particular de cada especie, otras variables también contribuyeron: bio11 (temperatura promedio del trimestre más frío) para *Th. marreroi*; bio19 (precipitación del trimestre más frío) y bio18 (precipitación del trimestre más cálido) para *Th. schlingeri* (Tabla 1). A diferencia de los resultados Pérez y Liria (2013), en este estudio la variable ecorregiones sí pareció contribuir a la generación del modelo de distribución de *Th. schlingeri*.

Para *Th. marreroi* por un lado, el modelo predijo una distribución potencial más uniforme tanto en la subregión Caribeña como en la subregión Amazónica; por otro lado, en comparación con la distribución de *Th. schlingeri*, muestra una mayor probabilidad de presencia en el dominio Mesoamericano; en tanto que, en el Noroeste de Sur América, muestra su mayor potencial de distribución especialmente en los llanos y costas venezolanos.

Para *Th. schlingeri* el modelo predijo una distribución potencial principalmente en las provincias biogeográficas de las costas pacíficas del dominio del Noroeste de América del Sur; con menor probabilidad en el dominio Mesoamericano; por último, prácticamente ausente en la provincia de los llanos venezolanos del dominio del noroeste de América de Sur (donde se registró *Th. marreroi*) y en ciertas provincias biogeográficas de la subregión Amazónica tales como Tapajos-xingu (donde también hay un registro para *Th. marreroi*), Pará, Amapá y Guyana húmeda. A diferencia de *Th. marreroi*, el modelado de la distribución geográfica muestra la presencia potencial de *Th. schlingeri* en la región de la Zona de Transición Sur Americana.

Sí bien los análisis en MaxEnt fueron realizados con los registros disponibles de ambas especies, distintos estudios siguieron un deterioro en el poder predictivo de estos modelos con la disminución del número de presencias (Pearson *et al.* 2007; Papeş y Gaubert 2007). Por otro lado, otras investigaciones muestran que modelos correctos fueron determinados a partir de pocos registros debido a especies muy especializadas y de distribuciones restringidas (Hernández *et al.* 2006). Sin embargo, consideramos que los modelos presentados en este estudio permitirían identificar áreas geográficas para muestreos futuros y a la par dejan abiertas interrogantes sobre los posibles aislamientos geográficos que pudieron experimentar estas especies partiendo de la propuesta de Kluge (2020) según la cual forman un grupo natural.

En función de los resultados arrojados en el modelado de la distribución geográfica neotropical de *Th. marreroi*, a continuación, se analizan las características locales del ambiente ribereño en relación con las unidades fitogeográficas del paisaje circundante para las localidades en las cuales fue registrada la especie. Como los registros de Brasil y Panamá, no ofrecían descripciones del hábitat lotico, del ambiente ribereño y de las unidades fitogeográficas a través de las cuales drenaban los cursos de agua, se recurrió a imágenes satelitales obtenidas a través de Google Earth Pro y a la revisión de referencias como FRA2010 para la descripción de la vegetación del Parque Nacional Soberanía en Panamá; Castello y Macedo (2016) y Feio *et al.* (2018) para la Amazonía brasileña. En este sentido, los registros en los tres países apoyan la tendencia observada en cuanto a colectar el género *Thraulodes* a bajas altitudes (Flowers 2009). Particularmente, en Venezuela, *Th. marreroi* parece habitar desde quebradas a ríos de tamaño medio que drenan a través de sistemas boscosos, como los bosques deciduos o ribereños, que se localizan en las tierras bajas y en los pie de monte de sistemas cordilleranos, entre los 100 a 300 m de altitud. En Panamá, específicamente en el Parque Nacional Soberanía, el río Frijoles discurre a través de bosques tropicales lluviosos, clasificados en sistemas boscosos secundarios (FRA 2010), y en esta localidad en particular a una altitud que no supera los 100 msnm. En Brasil los registros se ubican en el bosque tropical lluvioso amazónico a altitudes de, 60 msnm para el río Saco en Maranhão y 100 msnm para el río Maú en Roraima, en este último los bosques amazónicos han sido devastados por la intensa actividad minera y/o maderera (Castello y Macedo 2016; Feio *et al.* 2018).

Actualización de la diversidad y distribución del género *Thraulodes* en el continente americano. Para Allen y Brusca (1973), *Thraulodes* junto a *Baetodes* Needham y Murphy, 1924, *Campsurus* Eaton, 1868 y *Leptohyphes* Eaton, 1882 son los géneros de efemerópteros de distribución panamericana con una posible dirección de dispersión desde el sur (austral) hasta el norte templado por debajo del paralelo 40°, a través el corredor del istmo de Panamá (McCafferty 1998). Antes de Kluge (2020), los dominios de la subregión Caribeña neotropical no compartían especies de *Thraulodes*. En tal sentido, los reportes de Kluge (2020) evidenciaron para el Neotrópico mesoamericano, la presencia de especies del género previamente registrada en el Neotrópico suramericano, según McCafferty (1998), condición solo observada para especies de otros géneros: *Mayobaetis ellenae* (Mayo, 1973), *Cloeodes redactus* Waltz y McCafferty, 1987, *Guajjirolus ektrapeloglossa* Flowers, 1985, *Tortopus unguiculatus* (Ulmer, 1920) y *Campylocia anceps* (Eaton, 1883), más aquellas especies que lograron dispersarse hasta el Neártico: *Hexagenia albivitta* (Walker, 1853), *Hexagenia americana* Eaton, 1883 y *Euthyplocia hecuba* (Hagen, 1861). En la tabla 2 se actualizan las especies de *Thraulodes* presentes en las diferentes regiones biogeográficas del continente americano, según las categorías propuestas por Morrone (2004, 2006). En este orden de ideas, actualmente se registran 14 especies en el Neártico (Norte de América), 11 de estas compartidas con el Neotrópico mesoamericano (América Central) y la Zona de Transición Mexicana (ZTM); estas dos últimas regiones registran 12 especies exclusivas y se comparte una con el Neotrópico Suramericano (Sur de América); por lo tanto el dominio Mesoamericano de la región Neotropical registra, en total, 25 especies de *Thraulodes*; en tanto que, en las regiones biogeográficas del Sur de América (Neotropical, Andina y Zona de Transición Suramericana) se han registrado 50 especies, una de ellas, como ya se mencionó, compartida con el dominio mesoamericano del Neotrópico: *Thraulodes marreroi*. Esta actualización del listado de las especies de *Thraulodes* del continente americano; incluyó el registro de nuevas especies en el Neotrópico tanto suramericano como mesoamericano, cuyas publicaciones son posteriores al catálogo de efemerópteros del mundo de Barber-James *et al.* (2013) y a las últimas actualizaciones, de los catálogos de efemerópteros de Norte América, Centro América y Sur América accesibles a través de Ephemeroptera Galáctica

(www.ephemeroptera-galactica.com). El género *Thraulodes* sigue siendo altamente diverso en el Neotrópico y en especial en las subregiones y dominios del Neotrópico suramericano.

Literatura Citada

- Allen, R. y Brusca, R. (1973)** The know geographic distribution of the Mexican mayfly genera in North America (Insecta: Ephemeroptera). Pp. 49-63. *En:* Peters, W.L. y Peters, J.G. (Eds.) *Proceedings of the First International Conference on Ephemeroptera*. Brill Archive.
- Barber, H., Gattolliat, J., Sartori, M. y Hubbard, M. (2008)** Global diversity of mayflies (Ephemeroptera: Insecta) in freshwater. *Hydrobiology*, 595: 339-350.
- Barber, H., Sartori, M., Gattolliat, J. y Webb, J. (2013)** World check list of freshwater Ephemeroptera species. World Wide Web electronic publication. Disponible en: <http://fada.Biodiversity.be/group/show/35> (consultado el 13 de Junio de 2020)
- Castello, L. y Macedo, M.N. (2016)** Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. *Global Change Biology*, 22(3): 990-1007. doi: <https://doi.org/10.1111/gcb.13173>
- Chacón, M., Segnini, S. y Dominguez, E. (1999)** Three new species of *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae from Venezuela). *Aquatic Insects*, 21(4): 249-257.
- Chacón, M., Pescador, M., Hubbard, M. y Segnini, S. (2009)** Mayflies (Insecta: Ephemeroptera) from Venezuela. *Check List*, 5(3): 723-731.
- Dinerstein, E., Olson, D.M., Graham, D.J., Webster, A.L., Primm, S.A., Bookbinder, M.P. y Ledec, G. (1995)** Ecoregions of Latin America and the Caribbean (inset map). *En: A Conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*, The World Bank, Washington, D.C.
- Domínguez, E., Molineri, C., Pescador, M., Hubbard M. y Nieto, C. (2006)** Ephemeroptera of South America. *En:* Adia, J., Arias, J.R., Delgado, G. Ru, y Wantzen, K.M. (Eds.) *Aquatic Biodiversity of Latin America (ABLA)*, Vol. 2. Sofia-Moscow: Pensoft. 646 pp.
- Feio, M.J., Leite, G.F.M., Rezende, R.S., Medeiros, A.O., Cruz, L.C., Dahora, J.A.S., Calor, A., Neres-Lima, V., Silva-Araújo, M., Callisto, M., França, J., Martins, I., Moretti, M.S., Rangel, J.V, Petrucio, M.M., Lemes-Silva, A.L., Martins, R.T., Dias-Silva, K., Dantas, G.P.S., Moretto, Y. y Gonçalves, J.F. Jr. (2018)** Macro-scale (biomes) differences in neotropical stream processes and community structure. *Global Ecology and Conservation*, 16: 1-15. doi: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00498>
- Flowers, W.R. (2009)** A new species of *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae, Atalophlebiinae) from a highly altered river in western Ecuador. *Zootaxa*, 2052: 55-61.
- FRA 2010 (2010)** Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010: Informe Nacional, Panamá, FAO Roma. Descargado en: <http://www.fao.org/3/al595S/al595S.pdf>
- Gama-Neto, J.L., Passos, M.A.B, Cruz, J.A. y Souza, N.T. (2018)** New records of Ephemeroptera (Insecta) from Roraima state, northern Brazil. *EntomoBrasilis*, 11(1): 33-40. doi: <http://doi.org/10.12741/ebrasilis.v11i1.748>
- Hernández, P.A., Graham, C.H., Master, L.L. y Albert, D.L. (2006)** The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29: 773-785. doi: <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x>
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. y Jarvis, A. (2005)** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978. doi: <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Huber, O. y Oliveira-Miranda, M.A. (2010)** Ambientes terrestres. Pp. 29-89. *En:* Rodríguez, J.P., Rojas-Suárez, F. y Giraldo Hernández, D. (Eds.) *Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela), Caracas, Venezuela. 324 pp.
- Illoldi-Rangel, P. y Escalante, T. (2008)** De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. *Biogeografía*, 3: 7-12.

- Kluge, N. (2020)** Systematic position of *Thraulodes* Ulmer 1920 (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) and descriptions of new and little-known species. *Zootaxa*, 4756(1): 1-142. doi: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4756.1.1>
- McCafferty, W.P. (1998)** Ephemeroptera and the great American interchange. *Journal of North American Benthological Society*, 17: 1-20.
- Medina, B. y Pérez, B. (2010)** *Thraulodes eduardorum* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) nueva especie para Venezuela. *Entomotropica*, 25(2): 49-61.
- Montgomery, D.R. y Buffington, J.M. (1997)** Channel-reach morphology in mountain drainage basins. *Geological Society of America Bulletin*, 109(5): 596-611.
- Morrone, J.J. (2004)** Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48(2): 149-162.
- Morrone, J.J. (2006)** Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51: 467-494.
- Mota-Vargas, C., Encarnación-Luévano, A., Ortega-Andrade, H.M., Prieto-Torres, D.A., Peña-Peniche, A. y Rojas-Soto, O.R. (2019)** Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico. En: Moreno, C.E. (Ed.) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo / Libermex, Ciudad de México, pp. 39-63.
- Nascimento, S.R.S, Lima, L.R.C. y Azevêdo, C.A.S. (2020)** Leptophlebiidae Banks, 1900 (Insecta, Ephemeroptera) from Maranhão state, Brazil. *Check List*, 16(3): 579-591. doi: <https://doi.org/10.15560/16.3.579>
- Papeş, M. y Gaubert, P. (2007)** Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: Assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia, Carnivora) across two continents. *Diversity and Distributions*, 13: 890-902. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00392.x>.
- Pérez, B. y Liria, J. (2013)** Modelos de nicho ecológico fundamental para especies del género *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae, Atalophlebiinae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 600-611. doi: <https://doi.org/10.7550/rmb.32234>
- Pearson, R.G., Raxworthy, C., Nakamura, M. y Peterson, A.T. (2007)** Predicting species' distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102-117.
- Phillips, S.J. y Dudík, M. (2008)** Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. y Schapire, R.E. (2006)** Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Phillips, S.J., Dudík, M. y Schapire, R.E. (2020)** Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1). Available from: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/ (descargado el 8 de junio de 2020).
- QGIS Development Team (2020)** QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Disponible en: <http://qgis.osgeo.org>
- Schoener, T.W. (1968)** The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49(4): 704-726. doi: <https://doi.org/10.2307/1935534>.
- Ulmer, G. (1920)** Neue Ephemeropteren. *Archiv für Naturgeschichte*, 85(A): 1-80.
- USGS (United States Geological Survey) (2001)** HYDRO 1k, elevation derivative database, Sioux Falls, South Dakota. Disponible en: <http://www.edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro> (consultado el 8 de junio de 2020).
- Warren, D.L., Glor, R.E. y Turelli, M. (2010)** ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33: 607-611. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>