

# Huevos y puestas de algunas especies de plec6pteros (*Insecta, Plecoptera*) de Sierra Nevada (Granada, Espa1a)

## Eggs and clutches of some stonefly species (*Insecta, Plecoptera*) in Sierra Nevada (Granada, Spain)

J. M. TIERNO DE FIGUEROA y A. S1NCHEZ-ORTEGA

Departamento de Biolog1a Animal y Ecolog1a. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. 18071. Granada. Espa1a.

Recibido el 10 de mayo de 1999. Aceptado el 1 de julio de 1999.

ISSN: 1130-4251 (1999), vol. 10, 161-184.

**Palabras clave:** plec6pteros, huevos, puestas, fecundidad, oviposici6n.

**Key Words:** stoneflies, eggs, clutches, fecundity, oviposition.

### RESUMEN

Se aporta informaci6n sobre la morfolog1a de los huevos y se ofrecen datos sobre la puesta en 16 especies de plec6pteros en el sur de la Pen1nsula Ib3rica. Se apoya la distinc6n tradicional entre huevos de las especies de Perloidea y Nemuroidea en funci6n de su color, forma y presencia/ausencia de collar y disco basal de fijaci6n. El n1mero de micropilos por celdilla en el corion es se1alado como un car1cter de inter3s taxon6mico al menos entre las especies morfol6gicamente similares *I. grammatica* e *I. nevada*. El tama1o del huevo, dado su bajo coeficiente de variaci6n dentro de una especie, puede constituir tambi3n un car1cter de inter3s en taxonom1a en el caso de los Perloidea. Se se1ala la presencia de huevos deformados en el oviducto de la hembra de algunas especies, posiblemente, como un mecanismo de ahorro de espacio. El n1mero de puestas observado que puede realizar una hembra puede ser de hasta 3, en algunas ocasiones sin la necesidad de realizar c6pulas entre una puesta y otra, lo que implica que la hembra puede utilizar el esperma de un mismo macho para fecundar m1s de una puesta. El tama1o de puesta es muy variable dentro de una misma especie. La fecundidad m1xima hallada por especie oscil6 entre 58 huevos en *L. iliberis* y 1557 en *P. marginata*. De estos datos se deduce una mayor fecundidad en general en las especies de mayor tama1o, aunque con excepciones como ocurre en el caso de algunos c1pnidos (*C. mitis*) y nem1ridos (*N. cinerea*). Las puestas son transportadas al final del abdomen de la hembra, pero seg1n el tama1o de la masa de huevos el abdomen aparece m1s o menos arqueado. La oviposici6n en el caso de *P. marginata* y *L. fusca* se realiza mediante cortos vuelos alterna-

dos por inmersiones del final del abdomen en el agua, mientras que en *P. meyeri*, *L. iliberis* y *L. andalusiaca*, la oviposición es realizada por la hembra que patina sobre la superficie del agua.

## ABSTRACT

We have studied the egg morphology and clutches of 16 stonefly species in the south of the Iberian Peninsula. The traditional distinction between Perloidea and Nemuroidea eggs according to colour, shape and presence/absence of collar and basal disc is supported. The number of micropyles per chorionic cell is indicated as a character of taxonomic interest, at least between the morphologically similar species *I. grammatica* and *I. nevada*. Egg size, in relation to the low variation coefficient within the same species, may also constitute a character of taxonomic interest in the case of Perloidea. Worthy of note is the presence of deformed eggs in the female oviduct of some species, possibly, as a mechanism of space saving. The maximum observed number of clutches per female was 3, sometimes without mating between ovipositions. This means that a female can use the sperm of a same male to fertilize more than one clutch. The clutch size is very variable within the same species. The maximum fecundity found by species can oscillate between 58 eggs in *L. iliberis* and 1557 in *P. marginata*. From these data we deduce the existence of a higher fecundity in general in the larger species, although with exceptions, as in the case of some *Capniidae* (*C. mitis*) and *Nemouridae* (*N. cinerea*). The clutches are transported at the end of the female abdomen, but according to the egg mass size, the abdomen is more or less arched. The oviposition in *P. marginata* and *L. fusca* is carried out by means of short flights alternating with immersions of the abdomen end in the water, while in *P. meyeri*, *L. iliberis* and *L. andalusiaca*, oviposition is made by the female sliding on the surface of the water.

## INTRODUCCIÓN

Numerosos autores de todo el mundo han estudiado diversos aspectos relacionados con los huevos de los plecópteros, tales como morfología, citología, eclosión, interés taxonómico, influencia de los factores ambientales en el éxito de eclosión, cambios en la cubierta del huevo tras la oviposición, etc.

Los trabajos más frecuentes que tratan sobre los huevos de los plecópteros son aquellos que describen la morfología de los huevos de especies concretas como parte de un estudio más amplio de biología o de descripción de especies (Frison, 1935; Hynes, 1941, 1974; Khoo, 1964; Stewart *et al.*, 1969; Benedetto, 1970; Riek, 1970; Harper, 1973; Zwick, 1973a, 1976; Chino, 1974; Vaught y Stewart, 1974; Tierno de Figueroa *et al.*, 1998); aunque no faltan aquellos que se dedican exclusivamente a la descripción morfológica de los huevos de especies de un área concreta (Degrange, 1957; Knight *et al.*, 1965a, 1965b; Isobe, 1988). Asimismo, se han realizado estudios detallados sobre morfología a nivel ultraestructural e histológico de la superficie del huevo o del disco

de anclaje (Rosciszewska, 1987, 1991a, 1991b; Rosciszewska y Jankowska, 1993; Isobe, 1997), y algunos autores han prestado su atención al estudio de la oogénesis y el desarrollo del huevo (Rosciszewska, 1989, 1995; Gottanka y Büning, 1990; Brittain, 1997; Kishimoto, 1997) o a la eclosión y los efectos que tienen sobre ella factores como la temperatura (Elliott, 1988, 1989, 1991a, 1991b, 1992; Zwick, 1996). Los estudios sobre oviposición y estructura general de los huevos han sido tratados normalmente dentro de estudios más amplios sobre biología de los Plecópteros (Hynes, 1941, 1974, 1976; Brinck, 1949; Khoo, 1964; Zwick, 1973b).

El estudio de los huevos y puestas de este orden de insectos no sólo aporta información sobre la biología del grupo, sino que también puede constituir una valiosa ayuda en estudios taxonómicos (Frison, 1935; Berthélemy, 1964; Knight *et al.*, 1965a, 1965b; Zwick, 1973b; Stark y Szczytko, 1982, 1988; Lillehammer y Okland, 1987; Nelson, 1988).

Tan sólo contamos con un trabajo publicado en el que se estudien los huevos de algún plecóptero capturado en la Península Ibérica, concretamente *Guadalgenus franzi*, (Stark *et al.*, 1986). No obstante, se ha descrito la morfología de los huevos de algunas especies de Plecópteros de la Península Ibérica, comunes a la fauna de otros países europeos. Concretamente, de entre las 21 especies de Plecópteros presentes en Sierra Nevada, se ha descrito la morfología de los huevos de *Perlodes micocephalus* (Berthélemy, 1964; Khoo, 1964), *Isoperla grammatica* (Khoo, 1964; Lillehammer y Okland, 1987), *Dinocras cephalotes* (Rosciszewska, 1991b), *Perla marginata* (Degrange, 1957; Rosciszewska, 1991b; Isobe, 1997), *Protonemura meyeri* (Khoo, 1964), *Nemoura cinerea* (Khoo, 1964), *Leuctra fusca* (Khoo, 1964) y *Leuctra inermis* (Hynes, 1941; Khoo, 1964), en todos los casos a partir de ejemplares de otros países. En todo caso, generalmente sólo los huevos de las especies de Perloidea son descritos en detalle, ya que los de Nemuroidea presentan gruesas cubiertas gelatinosas que, según el grado de hidratación y el tiempo que lleve el huevo fuera del animal, presentan un tamaño y un aspecto diferente.

En el artículo describiremos la morfología (tamaño, color, forma, presencia de collar, etc.) del huevo de las 16 especies de plecópteros encontradas en nuestro estudio. Además se aportará información, en aquellas especies en las que se ha podido disponer de resultados, acerca del tamaño de puesta, número de puestas por hembra, forma de la puesta, fecundidad, etc.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Los ejemplares fueron capturados en distintos ríos de Sierra Nevada (Granada, España), comprendidos entre los 1050 y 1900 m de altitud durante

dos campañas de muestreo. La primera de ellas se realizó entre diciembre de 1991 hasta noviembre de 1992. En ella se visitaron con una periodicidad quincenal once estaciones. Los ejemplares capturados fueron conservados en alcohol al 70%. El segundo período de muestreo se desarrolló desde noviembre de 1995 hasta julio de 1996, de una forma no sistemática, aproximadamente cada dos semanas. Las estaciones visitadas fueron las que resultaron ser más productivas en cantidad y diversidad de especies durante el anterior muestreo. Los ejemplares capturados en esta segunda campaña fueron transportados vivos al laboratorio, donde se les permitió copular y realizar puestas.

En cada estación dos personas muestreaban de forma independiente durante media hora, por un recorrido fijo por los márgenes del río. Para ello se utilizó una manga entomológica con la que se batía la vegetación de ribera. Además, algunos ejemplares eran directamente capturados de la vegetación, de la superficie de las piedras o de debajo de ellas con ayuda de unas pinzas entomológicas.

Los huevos fueron medidos con el micrómetro de un microscopio Olympus modelo CH-2 a 100 aumentos. A cada hembra se le midieron 20 huevos. Para saber que cantidad de huevos era significativo medir, utilizamos el método de la «Running mean» (Chalmers y Parker, 1986), no variando el valor de la media a partir de 10 huevos.

Los huevos se obtuvieron de dos modos diferentes. Por un lado se estudiaron las puestas realizadas en el laboratorio. Para favorecer la oviposición se hacía descender a la hembra que transportaba huevos al final del abdomen sobre una pequeña placa de petri con agua (Khoo, 1964), o bien en el caso de las hembras que aparecían muertas con una puesta al final del abdomen, ésta era retirada. También se procedió a la disección de hembras que presentaban huevos desarrollados, lo cual era visible por lo abultado del abdomen y, en algunas especies, por el oscurecimiento de éste. Para las disecciones se usaron pinzas finas y agujas enmangadas.

En todos los casos los huevos eran contados con una lupa binocular modelo Zeiss (X10 a X40 aumentos) y guardados en alcohol al 70% en viales de cristal. Los huevos fueron medidos con el micrómetro en un microscopio Olympus modelo CH-2 a 100 aumentos. En el caso de las medidas realizadas en huevos se calculó el porcentaje de error de medida (%ME) y la repetibilidad (R) ( $R = 0,972$ ;  $F_{9,10} = 70,407$ ;  $P < 0,01$ ; %ME = 2,800) según Møller y Zamora-Muñoz (1997). Los resultados indicaron que el error de medida era bajo y la repetibilidad alta.

Para la visualización de los huevos se usó la microscopía óptica y la electrónica. El microscopio óptico empleado fue un modelo Oxford Trade binocular (X60, X150, X250 y X600) con muestras montadas sobre un portaobjetos excavado. Para la visualización y fotografiado a microscopía electrónica se

empleó un microscopio electrónico de barrido (SEM) DSM 950 Zeiss. Los huevos previamente habían sido montados en unos portamuestras para SEM, secados en un desecador durante 24 horas a 37 °C y recubiertos con oro en un metalizador Polaron durante 4 minutos. Todo este proceso se llevó a cabo en el Centro de Instrumentación Científica de la Universidad de Granada.

Los valores son expresados con la media, la desviación estandar (DS), el coeficiente de variación (CV) y los valores máximos y mínimos.

## CARACTERÍSTICAS DE LOS HUEVOS Y PUESTAS

### *Isoperla grammatica* (Poda, 1761) (Fig. 1)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

N.º máximo de huevos/hembra por disección= 341 (n= 7).

Tamaño del huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,240; rango= 0,209-0,264; DS= 0,019; CV= 0,079.

— Diámetro mayor: media= 0,331; rango= 0,286-0,363; DS= 0,027; CV= 0,082.

Color de huevo maduro= marrón.

Forma de huevo= ovalada (en algunos casos aparecen deformados).

Presencia de collar= sí (en algunos casos ausente).

Los datos observados de coloración, rango de tamaño y forma del huevo, así como la presencia de collar, coinciden con los señalados por Brinck (1949) y Lillehammer y Okland (1987) para esta especie en las poblaciones del norte de Europa. Estos últimos autores (Lillehammer y Okland, 1987) coinciden con nuestras observaciones al describir en la superficie del huevo la presencia de una puntuación profunda organizada hexagonalmente en formaciones de 10 a 20 (fig. 1). Los micropilos, según dichos autores, aparecen en una hilera con aberturas ampliamente separadas y sin quilla. Según Khoo (1964) la fertilidad máxima encontrada para esta especie es de 339 huevos, similar a la de nuestros resultados.

El número de huevos por puesta señalado para diversas especies del genero *Isoperla* oscila entre 17-788 con un total de hasta 5 puestas por hembra variable según las especies (Khoo, 1964; Harper, 1973; De Walt y Stewart, 1995).

### *Isoperla nevada* Aubert, 1952 (Fig. 2)

Nº. huevos/puesta: media= 115 (n= 18 puestas); DS= 65,6; CV= 0,6.

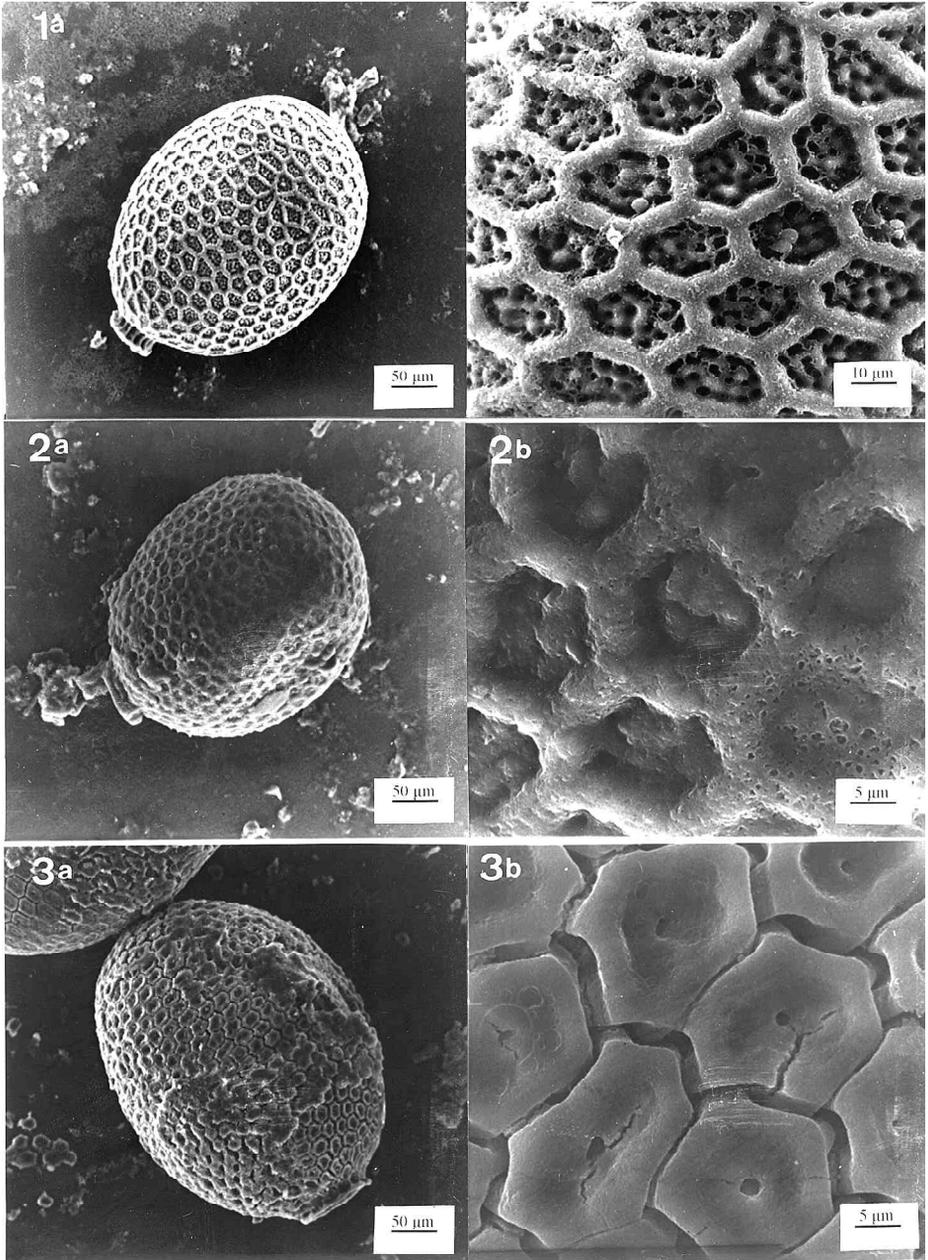


Fig. 1.—Huevo de *Isoperla grammatica* (a) y detalle de su superficie (b). Fig. 2. Huevo de *Isoperla nevada* (a) y detalle de su superficie (b). Fig. 3. Huevo de *Perla marginata* (a) y detalle de su superficie (b).

Fig. 1.—Egg of *Isoperla grammatica* (a) and surface detail (b). Fig. 2. Egg of *Isoperla nevada* (a) and surface detail (b). Fig. 3. Egg of *Perla marginata* (a) and surface detail (b).

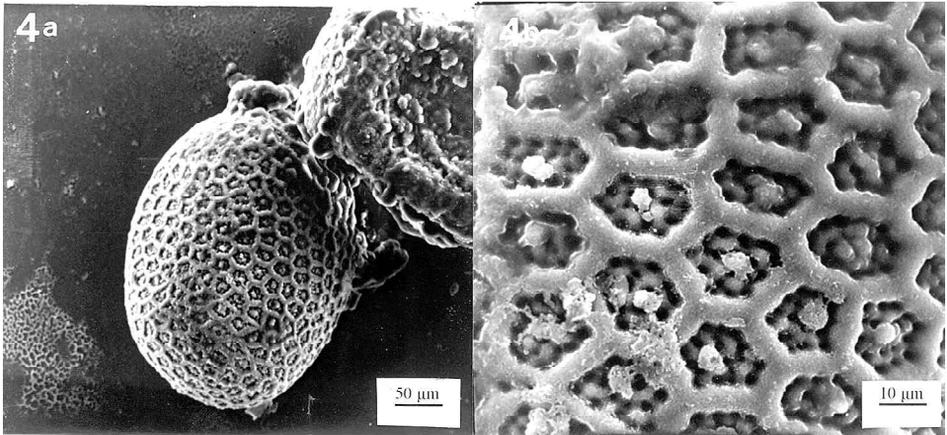


Fig. 4.—Huevo de *Chloroperla nevada* (a) y detalle de su superficie (b).

Fig. 4.—Egg of *Chloroperla nevada* (a) and surface detail (b).

Nº. máximo de puestas/hembra observado= 3 (en dos ocasiones).

Nº. máximo de huevos/puesta= 236.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 33.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 457 (n= 89).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,229; rango= 0,220-0,242; DS= 0,009; CV= 0,039.

— Diámetro mayor: media= 0,342; rango= 0,330-0,352; DS= 0,008; CV= 0,023.

Color de huevo maduro= marrón.

Forma de huevo= ovalada (en algunos casos aparecen deformados).

Presencia de collar= sí (en algunos casos ausente).

Forma de la puesta= esférica.

El abdomen de la hembra no se deforma al transportar la puesta y únicamente se arquea ligeramente dependiendo del tamaño de la masa de huevos. El tiempo transcurrido entre cópula y puesta, o entre una y otra puesta, en un individuo osciló entre una hora y un día aproximadamente.

Las ninfas de último estadio ya presentaban los huevos bien formados. El máximo número de huevos encontrados en una ninfa madura fue de 169 (n= 10).

El huevo de esta especie nunca ha sido descrito y su parecido con el de la especie *I. grammatica* revela el gran parentesco existente entre estas especies. Lillehammer y Okland (1987) señalaban la distribución hexagonal de la punteadura (aeropilos) del huevo de *I. grammatica* e *I. difformis* como un indicador de la existencia de una relación próxima entre ambas, y señalaban el número de punteaduras por grupo como el carácter diferenciador en ambas

especies. Esto mismo podría ser señalado para las especies *I. grammatica* e *I. nevada*, la última con un número de punteaduras más bajo, menor de 10 (fig. 2 y 3).

En cuanto a otras características del huevo, no hemos encontrado diferencias significativas entre ambas especies, si bien el huevo de *I. nevada* parece ser ligeramente más ovalado (un diámetro mayor más largo y un diámetro menor más corto) que el de *I. grammatica*, aunque sus rangos de tamaño aparecen solapados. La fecundidad también parece ser más elevada en *I. nevada*.

### **Perla marginata** (Panzer, 1799) (Fig. 3)

Nº. huevos/puesta: media= 155,8 (n= 5); DS= 120,3; CV= 0,6.

Nº. máximo de puestas/hembra observado= 3 (en una ocasión).

Nº. máximo de huevos/puesta= 356.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 56.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 1557 (n=4).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,283; rango= 0,253-0,297; DS= 0,014; CV= 0,049.

— Diámetro mayor: media= 0,441; rango= 0,396-0,476; DS= 0,021; CV= 0,048.

Color de huevo maduro= marrón oscuro.

Forma de huevo= ovalada.

Presencia de collar= sí.

Forma de la puesta= esférica.

La hembra transporta la puesta al final del abdomen, que se deforma mucho al contraerse los últimos metámeros posteriores a la placa subgenital. El abdomen no se curva hacia arriba al transportar la puesta.

Se observó a una hembra ovipositar en la naturaleza, en una zona de remanso del río, entre las 14:00 y las 15:00 horas. Para ello realizaba cortos vuelos sobre la superficie del agua que alternaba con inmersiones del final abdomen en el agua para colocar una masa de huevos. Se realizaron varias puestas muy seguidas en el tiempo. Las puestas eran abandonadas en la porción central del curso de agua y en ningún caso se observó hacerlo en las orillas. Esta forma de oviposición observada en nuestro estudio no coincide con la descrita anteriormente para los grandes pérlidos (géneros *Perla* y *Dinocras*) de los que se señalaba que patinaban sobre la superficie del agua para colocar sus huevos (Hynes, 1941).

Isobe (1997) en su estudio sobre los sistemas de anclaje de los huevos de los plecópteros hace referencia al huevo de *P. marginata* y lo describe con un

sistema de anclaje de tipo paraguas (umbrella) con cuerpos globulares a lo largo de toda la superficie del disco basal distribuidos en unidades en forma de flor. Estudios en la ultraestructura de este disco de anclaje han sido también efectuados (Rosciszewska, 1987). Previamente Degrange (1957) había realizado una descripción completa de la morfología del huevo de esta especie: una membrana temporal externa con una retícula hexagonal regular con un corpúsculo hemisférico refringente en el centro de cada malla y un corion compuesto por un endocorion liso y transparente y un exocorion con dos capas, una interior traslúcida y una exterior, pardo clara, formada por un ensamblaje de placas perforadas en el centro, hexagonales en superficie (todo ello también observado en los huevos en nuestro estudio, ver fig. 3). Los micropilos (de 12 a 27), según dicho autor, se hallan a una distancia de 0,09 mm del polo anterior. Rosciszewska (1995) describió detalladamente el proceso de ovogénesis en *P. marginata* e hizo estudios sobre la ultraestructura e histoquímica de la cápsula del huevo (Rosciszewska, 1991b).

#### **Chloroperla nevada** Zwick, 1967 (Fig. 4)

Nº. huevos/puesta: media= 23 (n= 5); DS= 7,1; CV= 0,3.

Nº. máximo de puestas/hembra observado= 1 (en las cinco ocasiones).

Nº. máximo de huevos/puesta= 34.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 17.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 74 (n= 15).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,247; rango= 0,220-0,286; DS= 0,021; CV= 0,085.

— Diámetro mayor: media= 0,354; rango= 0,319-0,374; DS= 0,019; CV= 0,054.

Color de huevo maduro= marrón oscuro.

Forma de huevo= ovalada (en algunos casos aparecen deformados).

Presencia de collar= sí (en algunos casos ausente).

Forma de la puesta= esférica.

Los resultados de nuestro estudio muestran que la puesta es poco numerosa pero con huevos de gran tamaño en proporción al animal, hecho que se repite en otras especies del género (Hynes, 1941; Brinck, 1949; Khoo, 1964). El abdomen no se arquea al transportar la puesta, en la que los huevos están unidos entre sí por un fino moco.

Por su morfología, y especialmente por el punteado del corion, los huevos de esta especie recuerdan mucho a los encontrados en las dos especies estudiadas del género *Isoperla*, pero el tamaño de estos es mayor en *C. nevada*.

**Amphinemura triangularis** Ris, 1902 (Fig. 5)

Nº. huevos/puesta: media= 147 (n= 5); DS= 59,5; CV= 0,4.

Nº. máximo de puestas/hembra observado= 1 (en las cinco ocasiones).

Nº. máximo de huevos/puesta= 191.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 43.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 320 (n= 6).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,142; rango= 0,132-0,154; DS= 0,008; CV= 0,056.

— Diámetro mayor: media= 0,166; rango= 0,154-0,182; DS= 0,010; CV= 0,060.

Color de huevo maduro= blanco, amarillento en algún caso, ligeramente transparente.

Forma de huevo= esférica, algo ovalada.

Presencia de collar= no.

Forma de la puesta= esférica.

Los huevos puestos en laboratorio no se adherieron rápidamente al substrato una vez depositados en una placa de petri con agua, por lo que resultaron ser menos adherentes que los observados en otras especies. Se observó que el abdomen se arqueaba un poco con la puesta, salvo en el caso de la puesta menos numerosa (43 huevos) en la que no se observó dicho arqueamiento.

Zwick (1980) señaló para *Amphinemura standfussi*, especie afín a la anterior, una fecundidad de 775 huevos por hembra y Khoo (1964) encontró tamaños de puesta medios de 150 a 250 huevos para *A. standfussi* y de 200 a 350 huevos para *A. sulcicollis* y hasta 4 puestas por hembra en dichas especies. La fecundidad máxima señalada por este autor es de 830 y 1208 para *A. standfussi* y *A. sulcicollis* respectivamente, muy similares a las apuntadas por Elliott (1988) de 860 para la primera especie y de 1364 para la segunda, distribuidas en 1 a 4 puestas.

**Protonemura alcazaba** Aubert, 1954 (Fig. 6)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 304 (n= 5).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,136; rango= 0,127-0,143; DS= 0,005; CV= 0,037.

— Diámetro mayor: media= 0,181; rango= 0,171-0,187; DS= 0,007; CV= 0,039.

Color de huevo maduro= blanco amarillento.

Forma de huevo= ovalada.

Presencia de collar= no.

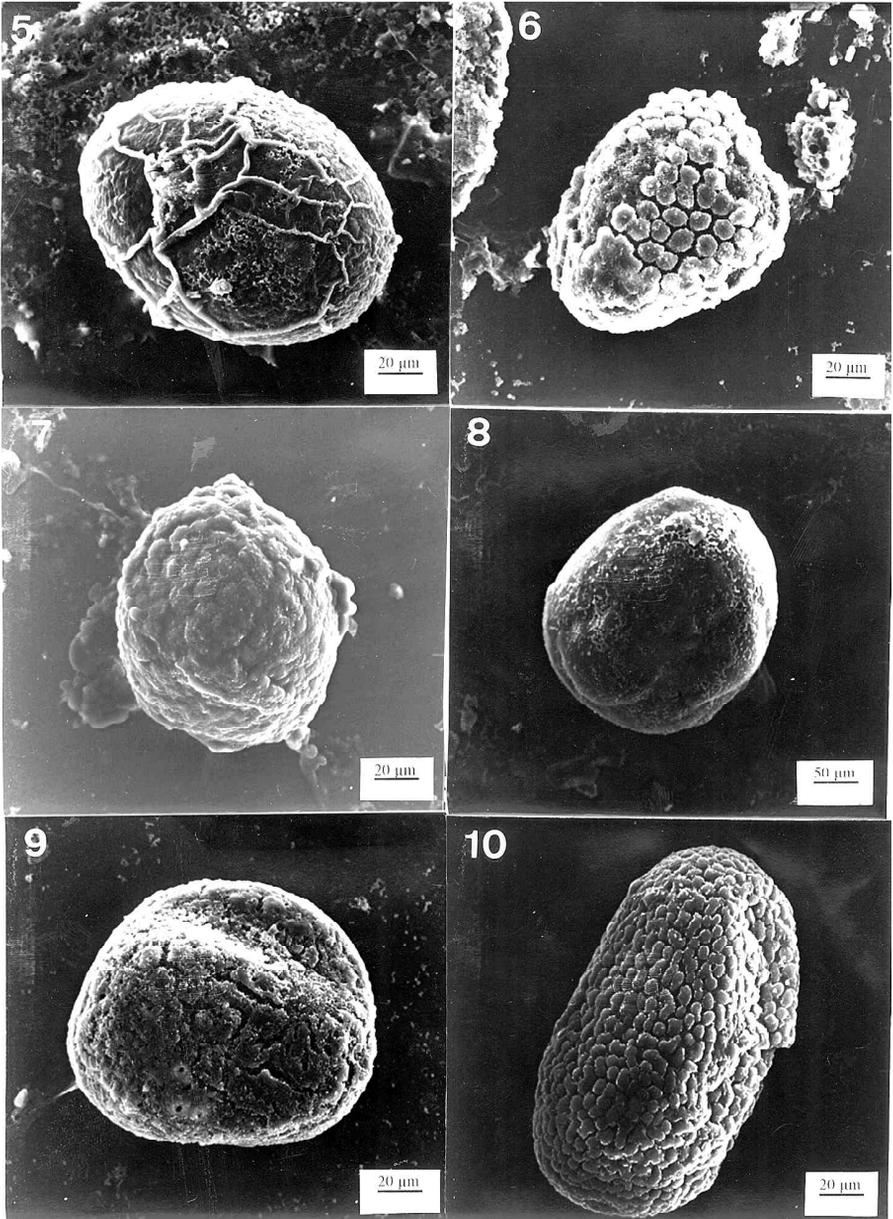


Fig. 5.—Huevo de *Amphinemura triangularis*. Fig. 6.—Huevo de *Protonemura alcazaba*. Fig. 7.—Huevo de *Protonemura meyeri*. Fig. 8.—Huevo de *Nemoura cinerea*. Fig. 9. Huevo de *Capnia nigra*. Fig. 10.—Huevo de *Capnioneura mitis*.  
 Fig. 5.—Egg of *Amphinemura triangularis*. Fig. 6.—Egg of *Protonemura alcazaba*. Fig. 7.—Egg of *Protonemura meyeri*. Fig. 8.—Egg of *Nemoura cinerea*. Fig. 9.—Egg of *Capnia nigra*. Fig. 10.—Egg of *Capnioneura mitis*.

**Protonemura meyeri** (Pictet, 1841) (Fig. 7)

Nº. huevos/puesta: media= 293 (n= 2); DS= 52,3; CV= 0,2.

Nº. máximo de puestas/hembra observado= 1 (en las dos ocasiones).

Nº. máximo de huevos/puesta= 330.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 256.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 608 (n= 6).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,138; rango= 0,132-0,143; DS= 0,006; CV= 0,043.

— Diámetro mayor: media= 0,171; rango= 0,165-0,187; DS= 0,008; CV= 0,047.

Color de huevo maduro= blanco.

Forma de huevo= ligeramente ovalada, con tendencia a ser esférica.

Presencia de collar= no.

Forma de la puesta= esférica.

En el laboratorio, las hembras murieron poco después de depositar la puesta. Ésta forma una masa blanca al final del abdomen, que no se deforma, y que pronto se deshace en contacto con el agua. Los huevos puestos por la hembra se adhieren fuertemente al sustrato, mientras que los extraídos por disección no lo hacen, lo que podría explicarse por que la envoltura más externa del huevo se añade en la salida de éste durante la oviposición.

En la naturaleza han sido observadas hembras de esta especie ovipositando sobre la superficie del agua, tras lo cual morían ahogadas. Las observaciones se efectuaron entre las 13:00 y las 14:00 horas. También se ha observado gran cantidad de hembras muertas flotando sobre la superficie del agua con los abdómenes blandos, supuestamente tras haber ovipositado.

Los datos de coloración, ausencia de collar y forma del huevo hallados en nuestro estudio coinciden con los señalados por Brinck (1949) para esta especie en las poblaciones suecas.

Khoo (1964) encontró un tamaño de puesta de 300 a 500 huevos. El número de puestas por hembra observado por este autor fue de hasta 9 y el número máximo de huevos por hembra de más de 2000. Por su parte, Elliott (1988) señaló un número de puestas de 2 a 8 y una fertilidad máxima de 2086 huevos.

**Nemoura cinerea** (Retzius, 1783) (Fig. 8)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 1070 (n= 1).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

- Diámetro menor: media= 0,160; rango= 0,143-0,176; DS= 0,011; CV= 0,069.
- Diámetro mayor: media= 0,202; rango= 0,187-0,220; DS= 0,012; CV= 0,059.
- Color de huevo maduro= amarillo.
- Forma de huevo= tiende a ser esférica.
- Presencia de collar= no.

Nuestra descripción de la morfología del huevo de esta especie coincide con la señalada por Brinck (1949) y Hynes (1941) para esta especie.

Otros autores han citado para esta especie una fertilidad superior a la encontrada en nuestro estudio, entre 1443 y 1503 huevos (Khoo, 1964; Zwick, 1980; Elliott, 1988), aunque esto puede ser debido a la falta de más ejemplares de la especie para diseccionar en nuestro estudio. Además, Khoo (1964) señaló que la puesta consta de 900 a 1000 huevos, con hasta tres puestas posteriores con una marcada reducción en el número de huevos por puesta. Este número de puestas por hembra, de 1 a 3, ha sido también señalado para esta especie por Elliott (1988).

### **Capnia nigra** (Pictet, 1842) (Fig. 9)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 192 (n= 1).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,144; rango= 0,132-0,171; DS= 0,014; CV= 0,097.

— Diámetro mayor: media= 0,174; rango= 0,165-0,187; DS= 0,009; CV= 0,052.

Color de huevo maduro= amarillo.

Forma de huevo= entre ovalada y esférica.

Presencia de collar= no.

La forma, coloración y ausencia de collar señalada por nosotros coincide con la descripción que hicieron del huevo de esta especie Brinck (1949) y Hynes (1941) en las poblaciones suecas y británicas respectivamente.

En relación al valor de fecundidad hallado en nuestro estudio podemos señalar que Zwick (1980) apuntó para *Capnia atra*, especie afín a la anterior, una fecundidad de 100 a 800 huevos por hembra, mientras que Khoo (1964) señaló para otra especie cogenérica, *C. bifrons*, una fecundidad de 713 huevos en una sola puesta. La disparidad en la fecundidad hallada para estas especies y *C. nigra*, podría deberse simplemente a la falta de un mayor número de ejemplares en nuestro estudio.

**Capnioneura mitis** Despax, 1932 (Fig. 10)

Nº. huevos/puesta: media= 168 (n= 13); DS= 132,2; CV= 0,8.

Nº. máximo de puestas/hembra observado= 2 (en una sólo ocasión).

Nº. máximo de huevos/puesta= 428.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 27.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 436 (n= 8).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,113; rango= 0,099-0,121; DS= 0,007; CV= 0,062.

— Diámetro mayor: media= 0,176; rango= 0,165-0,187; DS= 0,008; CV= 0,045.

Color de huevo maduro= blanco o amarillento.

Forma de huevo= de ovalada a muy ovalada.

Presencia de collar= no.

Forma de la puesta= esférica.

El abdomen de la hembra se arquea hacia arriba al llevar la puesta, por lo que las alas aparecen levantadas formando un ángulo marcado con la horizontal. La puesta forma una masa blanca que se deshace rápidamente al contactar con el agua.

No se observó a la hembra realizar cópula entre puestas. El tiempo mínimo observado entre cópula y puesta fue de tres horas.

**Leuctra andalusiaca** Aubert, 1962 (Fig. 11)

Nº. huevos/puesta: media= 49 (n= 9); DS= 30,0; CV= 0,6.

Nº. máximo de puestas/hembra observado= 1 (en todas las ocasiones).

Nº. máximo de huevos/puesta= 90.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 12.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 254 (n= 5).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,138; rango= 0,132-0,143; DS= 0,006; CV= 0,043.

— Diámetro mayor: media= 0,176; rango= 0,165-0,187; DS= 0,010; CV= 0,057.

Color de huevo maduro= blanco.

Forma de huevo= más o menos esférica, algo ovalada.

Presencia de collar= no.

Forma de la puesta= variable, generalmente alargada, a veces esférica o en forma de interrogación o de hoz.

El abdomen de la hembra se arquea poco al transportar la puesta.

Se observó a varias hembras de esta especie ovipositando en una zona de

aguas lentas entre las 13:00 y las 14:00 horas, de un modo similar a lo descrito en el caso de *P. meyeri*.

***Leuctra franzi paenibetica*** Sánchez-Ortega y Roperro-Montero, 1993 (Fig. 12)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 210 (n= 1).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,130; rango= 0,121-0,132; DS= 0,004; CV= 0,031.

— Diámetro mayor: media= 0,176; rango= 0,165-0,182; DS= 0,006; CV= 0,034.

Color de huevo maduro= amarillo.

Forma de huevo= esférica.

— Presencia de collar= no.

***Leuctra fusca*** (Linneo, 1758) (Fig. 13)

Nº. huevos/puesta: media= 104 (n= 2); DS= 46,0; CV= 0,4.

Nº. máximo de puestas/hembra observado= 1 (en las dos ocasiones).

Nº. máximo de huevos/puesta= 136.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 71.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 573 (n= 5).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,140; rango= 0,121-0,154; DS= 0,009; CV= 0,064.

— Diámetro mayor: media= 0,182; rango= 0,176-0,198; DS= 0,007; CV= 0,038.

Color de huevo maduro= amarillo-blanco.

Forma de huevo= más o menos esférica, algo ovalada.

Presencia de collar= no.

Forma de la puesta= más o menos esférica.

Se observaron a dos hembras ovipositar en la naturaleza, en una zona de remanso del río, entre las 13:00 y las 14:00 horas. Para ello realizaban cortos vuelos sobre la superficie del agua que iban alternando con inmersiones del final abdomen en el agua para colocar una masa de huevos, de modo semejante a como lo hace *L. nigra* (Elliott, 1987). Se realizaron varias puestas muy seguidas en el tiempo. Las puestas eran abandonadas en la porción central del curso de agua y en ningún caso se observó hacerlo en las orillas.

La descripción general del huevo de esta especie dada por nosotros es similar a la señalada por Brinck (1949) estudiando las poblaciones suecas y a la que Khoo (1964) señaló para los huevos de las distintas especies británicas del género *Leuctra*.

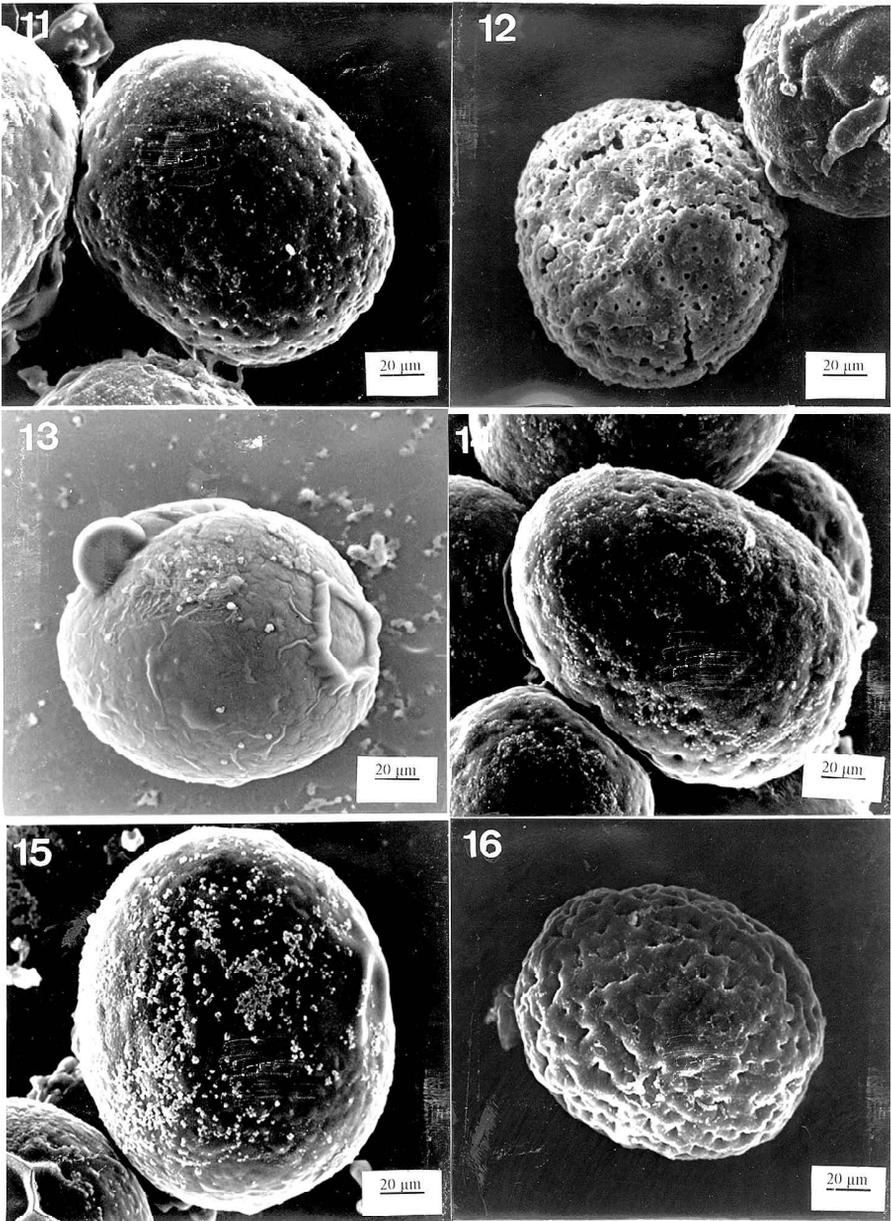


Fig. 11.—Huevo de *Leuctra andalusiaca*. Fig. 12.—Huevo de *Leuctra franzi paenibaetica*. Fig. 13.—Huevo de *Leuctra fusca*. Fig. 14.—Huevo de *Leuctra iliberis*. Fig. 15.—Huevo de *Leuctra inermis*. Fig. 16.—Huevo de *Leuctra maroccana*.

Fig. 11.—Egg of *Leuctra andalusiaca*. Fig. 12.—Egg of *leuctra franzi paenibaetica*. Fig. 13.—Egg of *Leuctra fusca*. Fig. 14.—Egg of *Leuctra iliberis*. Fig. 15.—Egg of *Leuctra inermis*. Fig. 16.—Egg of *Leuctra maroccana*.

Según Khoo (1964), la máxima fertilidad encontrada para *L. fusca* en las poblaciones británicas fue de 673 huevos, superior a la hallada en nuestro estudio, distribuidos en hasta 4 puestas.

### **Leuctra iliberis** Sánchez-Ortega y Alba-Tercedor, 1988 (Fig. 14)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 58 (n= 5).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,126; rango= 0,121-0,132; DS= 0,005; CV= 0,040.

— Diámetro mayor: media= 0,162; rango= 0,149-0,187; DS= 0,012; CV= 0,074.

Color de huevo maduro= amarillo.

Forma de huevo= ovalada.

Presencia de collar= no.

Se observaron a varias hembras ovipositar en una zona de remanso de agua entre las 13:00 y 14:00 horas de un modo semejante al descrito en el caso de *P. meyeri*.

### **Leuctra inermis** Kempny, 1899 (Fig. 15)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 194 (n= 5).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,146; rango= 0,138-0,154; DS= 0,006; CV= 0,041.

— Diámetro mayor: media= 0,179; rango= 0,165-0,187; DS= 0,007; CV= 0,039.

Color de huevo maduro= amarillo.

Forma de huevo= tiende a esférica, algo ovalada.

Presencia de collar= no.

Hynes (1941) describió el huevo de esta especie como un modelo general para el género *Leuctra* y señaló un tamaño de puesta medio de 100 huevos, para esta y otras especies cogenéricas.

Según Khoo (1964) la hembra oviposita una o dos puestas por hembra, con algún caso de tres. La fertilidad señalada por dicho autor para esta especie es de 620 huevos, muy superior a la encontrada en nuestro estudio.

**Leuctra maroccana** Aubert, 1956 (Fig. 16)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 176 (n= 6).

Tamaño de huevo en mm (n= 10):

— Diámetro menor: media= 0,127; rango= 0,110-0,138; DS= 0,008; CV= 0,063.

— Diámetro mayor: media= 0,177; rango= 0,154-0,187; DS= 0,011; CV= 0,062.

Color de huevo maduro= amarillo.

Forma de huevo= tiende a ser esférica, algo ovalada.

Presencia de collar= no.

**DISCUSIÓN**

Desde un punto de vista morfológico podemos encontrar marcadas diferencias entre los huevos de las dos superfamilias de plecópteros estudiadas.

El color suele ser claro (entre amarillo y blanco) entre los Nemuroidea (especies pertenecientes a los géneros *Amphinemura*, *Protonemura*, *Nemoura*, *Capnia*, *Capnioneura* y *Leuctra*) y oscuro (castaño) dentro de los Perloidea (géneros *Perla*, *Isoperla* y *Chloroperla*). Este diferente patrón de coloración entre los huevos de una y otra superfamilia ya ha sido citado previamente, aunque con alguna excepción, por Brinck (1949) y Khoo (1964).

En el caso de las especies de Perloidea estudiadas, todos los huevos maduros presentaron un disco basal de fijación sujeto al corion en un collar, ausente en los de las especies de Nemuroidea. Este carácter, la existencia de un disco basal de fijación, es típico de los Perloidea y otros Systellognatha, aunque existen especies dentro de este grupo que no lo presentan, como es el caso de *Siphonoperla torrentium* y algunos otros Chloroperlidae (Hynes, 1941, 1976; Khoo, 1964) o de Perlodidae como *Guadalgenus franzi* (Stark *et al.*, 1986) o *Hemimelaena flaviventris* (Tierno de Figueroa *et al.*, 1998). En el caso de *Isoperla grammatica*, Khoo (1964) señaló que algunos huevos de una misma puesta de la hembra carecían de dicha estructura, aunque eran totalmente viables y eclosionaban con normalidad. En nuestro estudio esta ausencia tuvo lugar no sólo en algunos huevos de *I. grammatica*, sino también en *I. nevada* y en *C. nevada*.

Otra estructura de fijación al sustrato que poseen los huevos de los plecópteros, y que fue observada en las diferentes especies de nuestro estudio, es la membrana temporal externa adherente, aunque en el caso de los huevos de Perloidea la membrana desaparece rápidamente después de expandirse en contacto con el agua (Khoo, 1964). En el caso de los huevos de los Nemuroidea la membrana gelatinosa absorbe agua y se engrosa considerablemente, poste-

riormente va contrayéndose gradualmente durante todo el desarrollo del huevo (Khoo, 1964). Tanto esta cubierta gelatinosa del huevo de Nemuroidea como el disco de fijación de Perloidea van a tener una gran importancia biológica permitiendo al huevo anclarse al substrato, mediante estructuras globulares de fijación, y no ser arrastrado por la corriente de agua (Hynes, 1941; Brinck, 1949). Khoo (1964) sugirió también una misión protectora para la capa gelatinosa envolvente del huevo, especialmente en el caso de Nemuroidea, donde la superficie del corion es más delgada que en Perloidea. Otra función que atribuye este autor a esta envuelta es la de proteger los huevos ante cortos períodos de exposición a la atmósfera.

Hemos observado en nuestro estudio que la forma del huevo, esférica en Nemuroidea y más o menos ovalada en Perloidea, se mantiene como una diferencia entre las dos superfamilias, hecho que ya había sido sugerido previamente Brinck (1949).

Aspectos como el número y disposición de los micropilos y aeropilos (o punteaduras) son también de gran interés taxonómico, especialmente dentro de los Perloidea, pues en los Nemuroidea generalmente resultan más difíciles de observar a consecuencia del grosor de la capa envolvente. En nuestro caso pueden ser de utilidad para diferenciar los huevos de las especies de *Isoperla* estudiadas, ya que parece que el número de punteaduras por celdilla hexagonal es superior en el caso de *I. grammatica* (10 a 20) al de *I. nevada* (< 10).

El tamaño y la forma del huevo, aunque algo variable dentro de una especie o incluso de un mismo ejemplar, es también, en algunos casos, un carácter distintivo entre especies. De hecho el coeficiente de variación dentro de una especie (CV) de las dimensiones del huevo para las distintas especies de nuestro estudio fue en todos los casos relativamente bajo, inferior a 0,1. El problema del alcohol que puede actuar contrayendo ligeramente al huevo, y por lo tanto reduciendo algo su tamaño (aunque su efecto no debe ser muy significativo dada la estructura de estos), y, especialmente, el variable grado de hidratación de la membrana envolvente en huevos tomados directamente del agua, hacen que el tamaño de los huevos, particularmente en Nemuroidea, no sea muy significativo.

En el caso de las especies del género *Isoperla* y *Chloroperla* era frecuente encontrar dentro del animal huevos deformados. Khoo (1964) observó esto mismo en *Isoperla* y lo explicó como un mecanismo para ahorrar espacio dentro del oviducto de la hembra, ya que tras la puesta dichos huevos adoptan su forma típica. Según Brinck (1949), los huevos de los Nemuroidea, al poseer un corion delgado varían considerablemente en relación con las condiciones ambientales, y, en el caso de los huevos de *Capniidae* y *Leuctridae*, y a veces también *Nemouridae*, a menudo aparecen ligeramente aplastados o deformados, lo cual concuerda con nuestras observaciones.

Es especialmente destacable el caso de *C. nevada*, en la que el bajo número de huevos por puesta que presenta está en estrecha relación con el gran volumen que tienen sus huevos en proporción al tamaño del animal.

Dada la escasez de puestas conseguidas en laboratorio, en muchos casos es difícil sacar conclusiones sobre el número de ellas que pueden tener lugar en la naturaleza; pero hemos observado, en algunas especies como *I. nevada*, *P. marginata* y *C. mitis*, que una hembra puede realizar más de una puesta sin necesidad de copular en el intervalo de tiempo que transcurre entre ellas. Asimismo, observaciones en la naturaleza mostraron que, al menos *P. marginata* y *L. fusca*, ovipositaban varias veces seguidas con un intervalo muy breve de tiempo entre ellas. En relación con ello, diversos autores han señalado que en distintas especies de plecópteros el número de puestas por hembra a lo largo de su vida adulta puede ser de hasta 3 en *Isoperla clio* (Harper, 1973), en *Neoperla clymene* (Vaught y Stewart, 1974), en *Leuctra nigra* (Elliott, 1987) o en *Dinocras cephalotes* (Brinck, 1949), 3 a 7 en *Paragnetina media* (Harper, 1973), o hasta 8 ó 9 en *P. meyeri* (Khoo, 1964; Elliott, 1988).

El número de huevos observado por puesta es muy variable también dentro de una misma especie y dentro de un mismo individuo (con coeficientes de variación que osciló entre 0,2 en el caso de *P. meyeri* y 0,8 en *C. mitis*), hecho al que se han referido varios autores (Brinck, 1949; Harper, 1973). Brinck (1949), Khoo (1964), Harper (1973), DeWalt y Stewart (1995) y otros autores han coincidido en señalar una disminución progresiva, en general, en el número de huevos en puestas sucesivas de una misma especie. En nuestro estudio, así como en algunas especies estudiadas por Khoo (1964), esto no se observó y el tamaño de puestas sucesivas no siguió un patrón claro de incremento o disminución. De hecho, sólo se obtuvieron puestas múltiples en tres especies: *C. mitis* (en un ejemplar con 52 y 96 huevos en dos puestas sucesivas), en *I. nevada* (en tres ejemplares diferentes que respectivamente pusieron 145, 236 y 113 huevos en el primer individuo; 76 y 60 huevos en el segundo y 121, 53 y 33 huevos en el tercero) y en *P. marginata* (en un ejemplar con 356, 168 y 255 huevos en tres puestas sucesivas). No obstante, y dado el bajo número de muestras que poseemos, no podemos sacar conclusiones al respecto.

La cantidad máxima de huevos encontrados por disección (llevadas a cabo en aquellos ejemplares que presentaban síntomas de poseer un mayor número de huevos) nos da una idea aproximada del potencial reproductor de las distintas especies o fecundidad media de la hembra (Vaught y Stewart, 1974). Algunos autores calculan la fecundidad de la hembra en base al número de huevos por puestas, el número total de puestas de una hembra y el número de huevos que quedan dentro del abdomen (Khoo, 1964; DeWalt y Stewart, 1995), aunque esto es sólo posible cuando se tiene certeza del

número total de puestas efectuadas por la hembra. La fecundidad en los plecópteros tiene un rango que oscila entre los 100 a 2000 huevos por hembra, con casos excepcionales de hasta 3000 (Brittain, 1990). En el extremo opuesto, Benedetto (1970) señaló para *Jewetoperla munoai*, que deposita los huevos uno a uno y no en masas, una fecundidad máxima de 25 huevos. En nuestro estudio los valores máximos de fecundidad se observaron en *P. marginata* (1557 huevos) y *N. cinerea* (1070 huevos) y los mínimos en *L. iliberis* (58 huevos) y en *C. nevada* (74 huevos). En general, Brittain (1990) señaló para los plecópteros una fecundidad moderada, comparada con la de otros insectos como los efemerópteros. Si relacionamos el número de huevos por disección con el tamaño de puesta en laboratorio, nos da una idea aproximada del número de puestas que puede realizar cada especie. No obstante, la alta variación en el tamaño de las puestas sucesivas dentro de una misma hembra complica la extracción de conclusiones al respecto.

En todas las especies estudiadas hemos podido observar que la puesta era transportada en la parte ventral del abdomen tras la abertura genital, como es normal en los plecópteros (Brinck, 1949). En casos de puestas de gran tamaño, el abdomen podía aparecer algo deformado y dar la falsa impresión de que la puesta era transportada al final del abdomen o sobre éste. Del tamaño de la puesta va a depender que la hembra arquee más o menos el final del abdomen cuando la transporte. Esta forma de traslado de la puesta facilita, según Brinck (1949), que la hembra no dañe la estructura de la masa de huevos al caminar, ya que la hembra extruye la masa de huevos cuando aún está lejos del agua (Zwick, 1990).

Las observaciones realizadas en la naturaleza, mostraron que tanto *P. marginata* como *L. fusca*, realizaban vuelos sobre la superficie del agua y paraban momentáneamente para ovipositar, introduciendo el ápice de su abdomen y liberando los huevos. A veces realizaban desplazamientos sobre la superficie del agua a modo de patinaje, favorecido por el fenómeno de tensión superficial. En el caso de *P. meyeri*, la hembra patinaba sobre el agua e iba introduciendo el final de su abdomen para liberar sus huevos, pero en estos casos era más común que la oviposición acabase con la muerte por ahogo de la hembra. Tanto *L. iliberis* como *L. andalusiaca* realizaban la oviposición modo similar a *P. meyeri*. En condiciones de laboratorio, las diferentes especies optaban por depositar la puesta sobre el agua desde el borde de la placa o lanzarse sobre la superficie del agua contenida en la placa. En este último caso las hembras de *C. mitis* o de *I. nevada* tenían más facilidad para abandonar la superficie del agua y salir volando, una vez hubieran ovipositado, mientras que en los casos de *P. meyeri*, la hembra moría ahogada.

Según la bibliografía, en *Isoperla*, *Chloroperla* y los Nemuroidea la hembra realiza la oviposición en vuelo sobre la superficie del agua introdu-

ciendo el final del abdomen para liberar la puesta, mientras que en el caso de *Perla*, y otros grandes Perloidea, la hembra corre sobre la superficie del agua sin elevar el vuelo (Brinck, 1949; Bertrand, 1954), lo cual no concuerda con nuestros resultados, tal y como se expuso anteriormente.

Según han mostrado diversos autores, las distintas especies presentan diferentes preferencias en cuanto al horario de oviposición (Harper, 1973; Burkantis y Peckarsky, 1985; Elliott, 1988), pero en nuestro caso al tratarse de puestas en laboratorio, con luz artificial, no ha podido detectarse la preferencia de las especies estudiadas y tan sólo contamos con algunos datos puntuales en la naturaleza, señalados en el apartado anterior, de oviposiciones en horas de luz.

Los huevos en la puesta se mantienen unidos una sustancia pegajosa externa al corion que se disuelve rápidamente al contacto con el agua dejando libres los huevos (Brinck, 1949), lo que ocurre con especial rapidez en el caso de los Nemuridae (Hynes, 1976). Esto fue observado en todas las especies que ovipositaron en las placas con agua en laboratorio. También se observó que cuando a las hembras que transportaban una puesta que aún no se hallaba del todo formada se les obligaba a ovipositar, la hembra no liberaba los huevos con la rapidez habitual, tal y como previamente había señalado Hynes (1941).

## AGRADECIMIENTOS

Nuestro sincero agradecimiento a Julio M. Luzón-Ortega por su apoyo en la realización de este trabajo.

## BIBLIOGRAFÍA

- BENEDETTO, L., 1970. Notes about the biology of *Jewettoperla munoai* Benedetto (Plecoptera, Gripopterygidae). *Limnologica*, 7: 383-389.
- BERTHÉLEMY, C., 1964. Intérêt taxonomique des oeufs chez les Perlodes européens (Plécoptères). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 99(3-4): 529-537.
- BERTRAND, H., 1954. *Les insectes acuatiques d'Europe. Les Plécoptères*. Paul Lechevalier ed., Paris, 173-213.
- BRINCK, P., 1949. Studies on Swedish Stoneflies (Plecoptera). *Opusc. ent.*, suppl. 11: 1-250.
- BRITAIN, J. E., 1990. Life history strategies in Ephemeroptera and Plecoptera. En: Campbell (Ed.). *Mayflies and Stoneflies*: 1-12. Kluwer Academic Publishers.
- 1997. Egg development in *Thaumatoperla*, an endangered stonefly genus, endemic to the Australian Alps (Plecoptera: Eustheniidae). En: P. LANDOLT y M. SARTORI (Eds). *Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. 30-33. Switzerland.
- BURKANTIS, R. T. y PECKARSKY, B. L., 1985. Observations on the emergence and habits of *Zool. baetica*, 10: 161-184, 1999

- adults of *Agnentina capitata* and *Acroneuria carolinensis*. *Am. Midl. Nat.*, 114(1): 200-204.
- CHALMERS, N. y PARKER, P., 1986. Fieldwork and Statistics for Ecological Projects. En: CROTHERS (Ed.). *The Open University and Field Studies Council. the Dorset Press*. 108 pp.
- CHINO, Y., 1974. On the adult, egg and 1-2-3 instars of *Oyamia gibba* Klapalek. *Insects and Nature*, 9(7): 18-20.
- DEGRANGE, C. H., 1957. L'Oeuf et le mode d'éclosion de quelques Plécoptères. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble.*, 48/49: 37-49.
- DE WALT, R. E. y STEWART, K. W., 1995. Life histories of stoneflies (Plecoptera) in the Rio Conejos of Southern Colorado. *Great Basin Naturalist*, 55(1): 1-18.
- ELLIOTT, J. M., 1988. Egg hatching and resource partitioning in stoneflies (Plecoptera): ten British species in the family Nemouridae. *J. Anim. Ecol.*, 57: 201-216.
- 1989. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Dinocras cephalotes* (Plecoptera: Perlidae). *Entomol. Gaz.*, 40: 153-160.
- 1991a. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Isoperla grammatica* and one population of *Isogenus nubecula* (Plecoptera: Perlodidae). *Entomol. Gaz.*, 42: 61-65.
- 1991b. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Perla bipunctata* (Plecoptera: Perlidae). *Entomol. Gaz.*, 42: 99-103.
- 1992. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Perlodes microcephala* (Pictet) and three populations of *Diura bicaudata* (Linnaeus) (Plecoptera: Perlodidae). *Entomol. Gaz.*, 43: 115-123.
- FRISON, T. H., 1935. The stoneflies or plecoptera of Illinois. *Nat. Hist. Surv. Bull.*, 20: 277-471.
- GOTTANKA, J. y BUNING, J., 1990. Oocytes develop from interconnected cystocytes in the panoistic ovary of *Nemoura* sp. (Pictet) (Plecoptera: Nemouridae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 19 (5/6): 219-225.
- HARPER, P. P., 1973. Emergence, reproduction and growth of setipalpiian Plecoptera in southern Ontario. *Oikos*, 24(1): 94-107.
- HYNES, H. B. N., 1941. The taxonomy and ecology of the nymphs of British Plecoptera, with notes on the adults and eggs. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 91: 459-557.
- 1974. Observations on the adult and eggs of Australian Plecoptera. *Aust. J. Zool.*, suppl. 29: 37-52.
- 1976. Biology of Plecoptera. *Ann. Rev. Ent.*, 21: 135-153.
- ISOBE, Y., 1988. Eggs of Plecoptera from Japan. *Biol. Int. Wat.*, 4: 27-39.
- 1997. Anchors of stonefly eggs. En: P. Landolt & M. Sartori (Eds). *Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. 349-361. Switzerland.
- KHOO, S. G., 1964. *Studies on the biology of Stoneflies*. Ph. D. thesis, Univ. Liverpool. 162+vii pp.
- KISHIMOTO, T., 1997. Comparison of embryonic development among some arctoperlarian species (Plecoptera). En: P. LANDOLT y M. SARTORI (Eds). *Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. 21-25. Switzerland.
- KNIGHT, A. W., NEBEKER, A. V. y GAUFIN, A. R., 1965a. Description of the eggs of common Plecoptera of Western United States. *Ent. News*, 76(4): 105-111.
- 1965b. Further descriptions of the eggs of Plecoptera of Western United States. *Ent. News.*, 76(9): 105-111.
- LILLEHAMMER, A. y OKLAND, B., 1987. Taxonomy of stonefly eggs of the genus *Isoperla* (Plecoptera, Perlodidae). *Fauna Norv.*, Ser. B, 34(2): 121-124.
- MØLLER, A. P. y ZAMORA-MUÑOZ, C., 1997. Antennal asymetry and sexual selection in a cerambycid beetle. *Anim. Behav.*, 54: 1509-1515.

- NELSON, C. H., 1988. Note on the phylogenetic systematics of the family Pteronarcyidae (Plecoptera), with a description of the eggs and nymphs of the Asian species. *Ann. ent. Soc. Am.*, 81(4): 560-576.
- RIEK, E. F., 1970. Plecoptera. En: *The Insects of Australia*. (CSIRO). 314-322. Melbourne University Press.
- ROSCISZEWSKA, E., 1987. Ultrastructure of the attachment disc in *Perla* sp. (Plecoptera) egg. 281-286. En: H. ANDO and C. JURA (Eds). *Recent advances in Insects Embriology in Japan and Poland-Arthropod-Embriol. Soc. J. p. n. Tsukuba*, Japan.
- 1989. Oogenesis in the stonefly *Perla* sp. (Insecta, Plecoptera). I. Morphology of adult female gonad. *Zool. Jb. Anat.*, 118: 335-364.
- 1991a. Morphological changes developing after oviposition on egg surface of *Isoperla rivulorum* (Plecoptera: Perlodidae). *Zool. Jb. Anat.*, 121: 253-258.
- 1991b. Ultrastructural and histochemical studies of the egg capsules of *Perla marginata* (Panzer, 1799) and *Dinocras cephalotes* (Curtis, 1827) (Plecoptera: Perlidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 20: 189-204.
- 1995. Oogenesis of stoneflies development of the follicular epithelium and formation of the eggshell in ovaries of *Perla marginata* (Panzer) and *Perla pallida* Guérin (Plecoptera: Perlidae). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, 24(3): 253-272.
- ROSCISZEWSKA, E. y JANKOWSKA, W., 1993. Morphological studies of the egg capsule during eclosion and of the first instar nymph of stonefly *Perla pallida* (Plecoptera: Perlidae). *Zool. Jb. Anat.*, 123: 347-352.
- STARK, B. P., GONZÁLEZ DEL TÁNAGO, M. y SZCZYTKO, S. W., 1986. Systematic studies on western palaearctic Perlodini (Plecoptera: Perlodidae). *Aquatic Insects*, 8(2): 91-98.
- STARK, B. P. y SZCZYTKO, S. W., 1982. Egg morphology and phylogeny in Pteronarcyidae (Plecoptera). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 75(5): 519-529.
- 1988. Egg morphology and phylogeny in Arcynopterygini (Plecoptera: Perlodidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 61(2): 143-160.
- STEWART, K. W., ATMAR, G. L. y SOLON, B. M., 1969. Reproductive morphology and mating behavior of *Perlesta placida* (Plecoptera: Perlidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 62(6): 1433-1438.
- TIERNO DE FIGUEROA, J. M., LUZÓN-ORTEGA, J. M. y SÁNCHEZ-ORTEGA, A., 1998. Imaginal biology of *Hemimelaena flaviventris* (Pictet, 1841) (Plecoptera, Perlodidae). *Ann. Zool. Fennici*, 35(4): 225-230.
- VAUGHT, G. L. y STEWART, K. W., 1974. The life history and ecology of the stonefly *Neoperla clymene* (Newman) (Plecoptera: Perlidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 67(2): 167-178.
- ZWICK, P., 1973a. Entomological Explorations in Ghana by Dr. S. Endrody-Younga. 27. Notes on some species of *Neoperla* (Plecoptera). *Fol. Entomol. Hung.*, 26 (suppl.): 381-398.
- 1973b. *Insecta: Plecoptera. Phylogenetisches System und Katalog*. Das Tierreich, Berlín, 94: 1-465.
- 1980. Plecoptera (Steinfliegen). 1-115. En: *Handb. Zool. Berlin*, 26. Walter de Gruyter, Berlin.
- 1996. Variable egg development of *Dinocras* spp. (Plecoptera, perlidae) and the stonefly seed bank theory. *Freshwater Biology*, 35: 81-100.