

LA RELACIÓN ENTRE LOS ODONATOS Y LA ALTITUD: EL CASO DE ASTURIAS (NORTE DE ESPAÑA) Y LA PENÍNSULA IBÉRICA (ODONATA)

Francisco J. Ocharan¹ & Antonio Torralba Burrial²

Departamento de Biología de Organismos y Sistemas. Universidad de Oviedo. E-33071 Oviedo (Spain)

¹focharan@uniovi.es ²antoniotb@hotmail.com

Resumen: Se estudia la distribución de los odonatos en relación con la altitud en Asturias, mediante perfiles de frecuencias corregidas, y se compara con los datos bibliográficos existentes sobre el resto de la Península Ibérica y otras regiones. La riqueza específica disminuye a lo largo del gradiente altitudinal y también existen cambios cualitativos. Aparecen especies limitadas a altitudes elevadas (*Sympetrum flaveolum*) o con distribución preferente en ellas (*Aeshna juncea*, *Lestes dryas*, *Lestes sponsa*). Otro grupo, de especies termófilas, sólo se encuentran a muy baja altitud (como *Crocothemis erythraea*) o predominantemente en las zonas bajas (*Calopteryx haemorrhoidalis asturica*, *Orthetrum cancellatum*, *Onychogomphus uncatius*). Algunas se distribuyen a lo largo de todo el gradiente altitudinal (*Pyrrhosoma nymphula*, *Coenagrion puella*, *Enallagma cyathigerum*, *Cordulegaster boltonii*, *Sympetrum striolatum*) y otras posiblemente también (*Ischnura graellsii*, *Aeshna cyanea*).

Se discuten las preferencias de hábitat y la relación de ciertas variables ambientales con la altitud y la distribución de los odonatos en Asturias, en especial las diferencias con los datos altitudinales conocidos para la Península Ibérica. *Calopteryx virgo meridionalis* se muestra indiferente a la altitud entre los 0 y los 1000 m, donde desaparece, no pudiendo pues considerarse especie montana. Se discute el significado de la presencia de una población de *Aeshna juncea* a baja altitud (230 m sobre el nivel del mar).

Palabras clave: Odonata, patrones de distribución, factores ambientales, altitud, Península Ibérica, Asturias.

Relationship between the Odonata and altitude: the case study of Asturias (northern Spain) and the Iberian Peninsula

Abstract: The relationship between the distribution of Odonata and altitude is studied for Asturias (northern Spain), by means of profiles of corrected frequencies, and is compared with bibliographical data for the rest of the Iberian Peninsula and other areas. Decreasing species richness of Odonata with increasing altitude across an altitude gradient is the general pattern. However, some species are limited to high altitude (*Sympetrum flaveolum*) or have a predominantly high-altitude distribution range (*Aeshna juncea*, *Lestes dryas*, *Lestes sponsa*). Other species live only at very low altitude (like the thermophilic *Crocothemis erythraea*) or predominantly in low areas (*Calopteryx haemorrhoidalis asturica*, *Orthetrum cancellatum*, *Onychogomphus uncatius*). Some species have a wide altitudinal range which covers the whole altitude gradient (*Pyrrhosoma nymphula*, *Coenagrion puella*, *Enallagma cyathigerum*, *Cordulegaster boltonii*, *Sympetrum striolatum*), and others seem to follow this pattern too (*Ischnura graellsii*, *Aeshna cyanea*).

Habitat preferences and the relationship of some environmental factors with the altitude and the distribution of Odonata in Asturias are discussed, especially the differences with the altitudinal data known for the Iberian Peninsula. *Calopteryx virgo meridionalis* seems indifferent to altitude between 0 and 1000 m, where it disappears, thus it is not a montane species. The implications of the presence of *Aeshna juncea* at a low altitude pond (230 m above sea level) are discussed.

Key words: Odonata, distribution patterns, environmental factors, altitude, Iberian Peninsula, Asturias.

1. Introducción

Para comprender la distribución y abundancia de una especie, debemos conocer previamente su historia evolutiva, los recursos que necesita, sus parámetros poblacionales (tasas de nacimiento, muerte y migración), las interacciones biológicas intra e interespecíficas y los efectos de los factores ambientales (Begon *et al.*, 1987). Entre estos últimos, la temperatura es posiblemente el factor físico que, por sí mismo o en compañía de otros, tiene el efecto más importante sobre la vida de los organismos (Krebs, 1986; Begon *et al.*, 1987). Se ha indicado que la temperatura afecta al desarrollo larvario, el ciclo vital, la distribución y el comportamiento de los macroinvertebrados acuáticos (p. ej., Corbet, 1980, 1999, 2002; Cothran & Thorp, 1982; Pickup *et al.*, 1984; Eversham & Cooper, 1998; Torralba Burrial & Ocharan, 2003), afectando los gradientes de temperatura a la organización de sus comunidades (p. ej., Milner *et al.*, 2001; Burgherr & Ward, 2001).

La forma en la que varía la temperatura define su papel potencial en la distribución y abundancia de los organismos. Estas variaciones pueden ser: latitudinales (dismi-

nución hacia los polos), altitudinales (disminución con incrementos en altitud), continentales (más extremas en el interior de los continentes), estacionales (mayores en unas que en otras), nictimerales (mayores por el día que por la noche), microclimáticas (dependiendo del hábitat concreto) y batimétricas (dependiendo de la profundidad) (Begon *et al.*, 1987); todas ellas pueden afectar a la distribución de las libélulas.

Los odonatos son insectos fundamentalmente tropicales o subtropicales, es decir, presentan un máximo de especies en estas zonas como puede verse en los catálogos mundiales de Davies & Tobien (1984, 1985) y Tsuda (1991). Conforme aumenta la distancia a los Trópicos cambia la composición de especies cuantitativa y cualitativamente, de una forma característica para cada región bioclimática y sin llegar normalmente más allá del límite latitudinal de los árboles (Corbet, 1999). Estas limitaciones latitudinales tienen su reflejo en la altitud, ya que también aquí se da una disminución de la temperatura al ascender en altitud (entre 0,6 y 1,0 °C por cada 100 m; Begon *et al.*, 1987). Los cam-

bios altitudinales en la composición específica de las comunidades de odonatos suponen generalmente una disminución progresiva tanto del número de especies como de sus abundancias. Sin embargo, algunos taxones se han adaptado y tienen sus centros de distribución a elevadas altitudes. En otros taxones las interacciones entre altitud y latitud hacen que mientras en una determinada latitud se muestran indiferentes frente a la altitud, en otras latitudes vivan exclusivamente a altitudes concretas (Corbet, 1999).

Los objetivos del presente trabajo son: (1) analizar la distribución de las distintas especies de odonatos con relación a la altitud en una región climáticamente heterogénea y con un amplio rango altitudinal en un rango latitudinal muy estrecho, como es Asturias; (2) comparar estos patrones de distribución con las referencias existentes de otras zonas para comprobar si hay especies de odonatos que se comporten con respecto a la altitud de una forma distinta; y (3) intentar discernir qué factores determinan estas posibles diferencias en la distribución altitudinal.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio

Asturias, situada entre los 43° y 43° 35' N, está formada por la vertiente septentrional del macizo Asturiano y su desarrollo hacia el mar Cantábrico; la vertiente meridional del macizo pertenece a Castilla-León, cae sobre la elevada cuenca del Duero y es completamente asimétrica respecto a la septentrional. Son 10 564 km² profundamente erosionados, con una pendiente media del 34%, de los cuales la mitad se sitúa por encima de los 670 m de altitud (Martínez García, 1989). Es un reborde estrecho de poco más de 200 km de longitud por tan sólo 50 km de anchura media, lo que supone que a 26 km de la línea de costa exista una cumbre de más de 2500 m (Naranjo de Bulnes).

La heterogeneidad orográfica y litológica de Asturias es muy alta, puesto que si en el oriente (calizo) el relieve se dispone según un eje W-E, en el occidente (silíceo) lo hace según uno N-S (Romero López, 1992). La red fluvial arborescente ha erosionado este territorio fuertemente, produciendo valles muy profundos y de laderas escarpadas que también resultan muy diferentes entre sí. Los ríos orientales cortan perpendicularmente las unidades orográficas, tajando a veces estrechos y profundos desfiladeros, o bien siguen dirección casi paralela a la costa como el Nalón; en el occidente erosionan fuertemente las pizarras y forman valles en dirección N-S. Son en general ríos cortos o muy cortos, que llegan a salvar grandes desniveles (de hasta 2000 m) para desaguar en el mar Cantábrico, por lo que su corriente suele ser muy rápida. De esta breve definición se apartan el sistema Nalón (145 km) – Narcea (123 km) que drena casi la mitad de la superficie regional (46%), el Navia (159 km, la mitad de ellos en Asturias) y en menor medida el Sella (73 km). Tienen régimen nivo-pluvial o pluvial, dependiendo de donde se sitúe su cabecera, sin estiaje acusado.

Las lagunas existentes son de origen glaciar (generalmente) o cárstico y aparecen en altura: Picos de Europa, Somiedo, Muniellos, Sierra del Cuera, Sueve y macizo de Ubiña. Si bien el número de lagunas grandes (mayores de media hectárea) es bajo, aparece un buen número de cubetas de pequeñas dimensiones así como otras formaciones palus-

tres de alta montaña como turberas y zonas turbosas (Pascual Martínez *et al.*, 2000). A menor altitud las lagunas son escasas debido a la orografía y al sustrato calizo occidental. Las pocas zonas llanas aparecen en las pequeñas vegas y en partes de la estrecha franja litoral (6 km de anchura en el oriente y casi 30 en el occidente) o en la zona central.

Tiene un clima oceánico, templado-frío, caracterizado por veranos algo lluviosos y térmicamente suaves, por lo que no existe déficit hídrico o éste es muy pequeño. El resto del año persisten vientos del W-NW cargados de lluvia. Ésta se reparte de forma muy irregular por el territorio debido fundamentalmente al llamado efecto ladera (la pluviosidad aumenta en función de la altura hasta una altitud) y a la variada orientación de los distintos valles con respecto al viento dominante. Varía entre los 900 l/m² en el litoral hasta más de 2500 l/m² en los Picos de Europa, y aumenta de W a E. La cercanía del océano hace que la costa (y la región en general) tenga el régimen térmico más templado de toda Europa con variaciones estacionales y diarias muy pequeñas (Felicísimo Pérez, 1992).

Las heterogeneidades expuestas aumentan si consideramos que las fuertes pendientes y la estrechez de sus valles suelen causar enormes diferencias en la radiación solar incidente en áreas muy próximas, por ejemplo las dos laderas de un valle (solana y umbría). Por todo ello Felicísimo Pérez (1992) habla de Asturias como de un mosaico de climas.

2.2. Metodología del muestreo

Se analizan los datos faunísticos expuestos en Ocharan Larrondo (1987). Allí pueden encontrarse los datos exactos de localización y morfología de los puntos de muestreo, así como las capturas detalladas de cada especie. No se han considerado los datos obtenidos con posterioridad por los motivos expuestos en el apartado 2.3. Los muestreos se realizaron de forma extensiva entre los años 1980 y 1986, tratando de localizar el mayor número posible de hábitats acuáticos en Asturias con el fin de encontrar aquellas especies poco frecuentes. En total se muestrearon 295 localidades distribuidas por toda Asturias (Figura 1). Siempre que fue posible se muestrearon las localidades en distintas épocas del año y en distintos años. Los muestreos, exclusivamente de adultos, se realizaron con manga entomológica. Con el fin de minimizar el impacto sobre las poblaciones muestreadas, se redujo el número de ejemplares capturados por población, soltando los de especies ya recogidas en ella; esto se aplicó aún más estrictamente en el caso de las hembras. Por esto los muestreos deben de ser valorados como cualitativos, indicando meramente la presencia o ausencia de los taxones y no su abundancia real. En cada muestreo se trató de capturar la totalidad del espectro de odonatos presentes en cada localidad. Sin embargo, existen especies cuya captura puede resultar más difícil que el resto, en especial aquellas de vuelo potente y continuo, como *Anax imperator*. Esto podría subestimar su presencia, aunque no hay motivos para pensar que esta subestima se pudiera producir de forma diferencial con la altitud, por lo que en principio no afectaría al análisis de su distribución altitudinal. En todo caso, debido a esta subestima se ha preferido no valorar la distribución altitudinal de esta especie. El material recolectado se encuentra depositado en la Colección de Artrópodos del Departamento de Biología de Organismos y Sistemas de la Universidad de Oviedo. También se incluyen

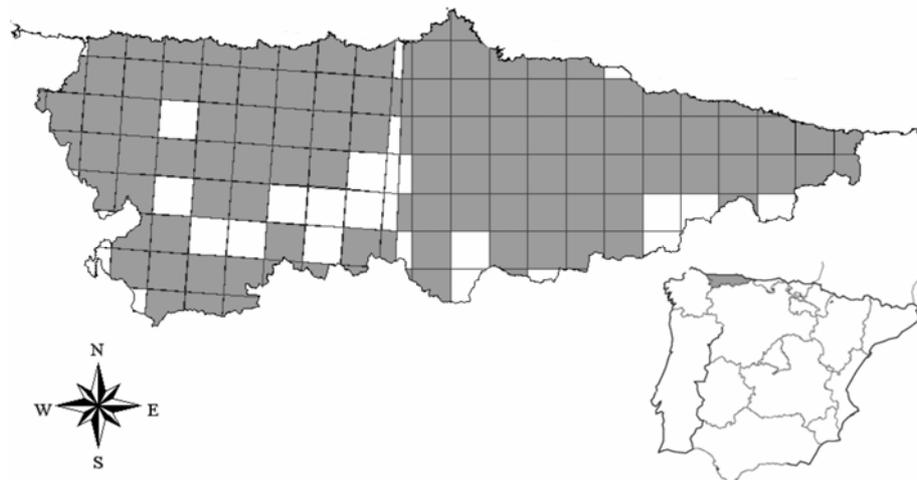


Fig. 1. Situación de las localidades muestreadas en Asturias. En gris se indican las cuadrículas UTM de 10x10 km de las que se tienen datos.

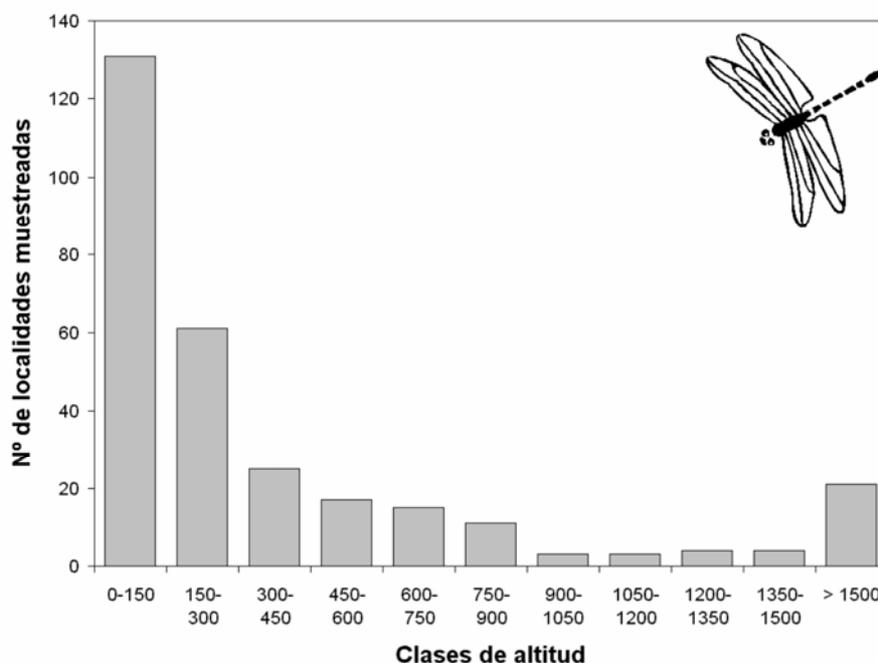


Fig. 2. Número de localidades muestreadas en Asturias en cada clase de altitud.

los ejemplares presentes en dicha colección con fecha de captura anterior a 1987, cuando se pudo comprobar su procedencia. La altitud para las distintas localidades ha sido calculada mediante las hojas del Mapa Militar de España del Servicio Cartográfico del Ejército (escala 1:50 000, separación entre curvas de nivel de 20 m). Las localidades muestreadas han sido agrupadas en clases de altitud cada 150 m, y su distribución puede verse en la Figura 2. Las localidades por encima de 1500 m han sido agrupadas en una única clase, dado su bajo número (localidad a mayor altitud: El Cornón, Somiedo, 1900 m).

2.3. Análisis de los datos

Para valorar las posibles relaciones entre las distintas especies de odonatos y la altitud a la que se encuentran, se han utilizado los perfiles de frecuencias para cada especie considerada individualmente. Con el fin de minimizar los posibles problemas derivados de una desigual distribución de los muestreos, los resultados no se basan exclusivamente en las frecuencias absolutas de las especies, ya que podrían

reflejar discontinuidades altitudinales en los muestreos y no las debidas a su distribución real. Para ello se han empleado, además, los perfiles de frecuencias corregidas, utilizados desde finales de los sesenta (Godron, 1968; Daget & Godron, 1982).

Esta desigual distribución altitudinal de los muestreos ha sido una de las dos razones principales para no incluir los datos posteriores a 1987. Las capturas realizadas desde entonces se han hecho con otros objetivos distintos del seguido entre 1980-1986, y en su mayoría se concentran en localidades situadas a baja altitud, lo que tendería a sesgar los muestreos hacia esas zonas bajas (la utilización de frecuencias corregidas minimiza estos sesgos, pero toda metodología tiene sus límites). Además, teniendo en cuenta que nos hallamos inmersos en un cambio climático global con afecciones a la fenología y distribución de las especies (p. ej., Walter *et al.*, 2002), la inclusión de los datos posteriores introduciría una mayor heterogeneidad temporal. Por todo ello se ha decidido realizar esta “foto fija” de la situación en el periodo 1980-1986, lo que permitirá posteriores comparaciones temporales.

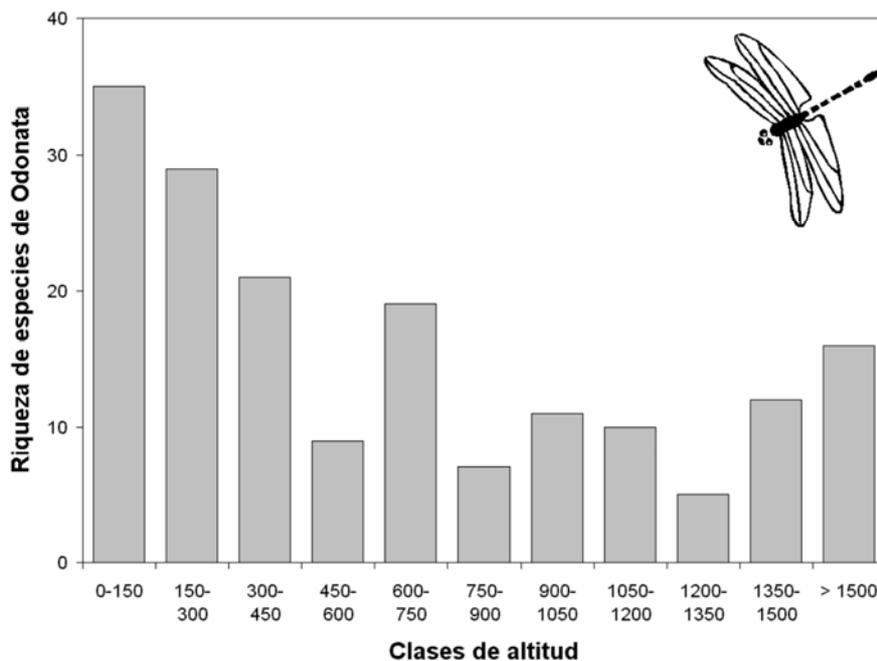


Fig. 3. Riqueza de especies de odonatos en las distintas clases de altitud. Se observa una disminución numérica con el incremento de altitud.

Los perfiles de frecuencias corregidas expresan, para cada especie, el porcentaje de las frecuencias relativas en cada clase del factor considerado (en nuestro caso la altitud), respecto de la frecuencia relativa de la especie en el conjunto de muestras. Este tipo de perfiles permite comparar los de las distintas especies entre sí, teniendo en cuenta que el valor 1 indica la indiferencia de la especie con respecto a esa clase de altitud. La frecuencia corregida de la especie A en la clase de altitud K viene dada por la fórmula

$$F_{A,k} = \frac{U_k}{R_k} \times \frac{NR}{U_A}$$

donde:

U_k = número de localidades de la clase K donde aparece la especie A

R_k = número de localidades muestreadas en la clase K

NR = número total de localidades muestreadas

U_A = número total de localidades muestreadas en las que aparece la especie A

La validez de los resultados obtenidos para cada especie se ha evaluado mediante el cálculo de la información mutua especie-altitud, que viene dada por la interacción de la información del factor altitud y la información de la especie A mediante la expresión de Abramson (Godron, 1968):

$$I_{L,A} = \sum_1^{NK} \frac{U_k}{NR} \log_2 \frac{U_k}{R_k} \times \frac{NR}{U_A} + \sum_1^{NK} \frac{V_k}{NR} \log_2 \frac{V_k}{R_k} \times \frac{NR}{V_A}$$

donde:

V_k = número de localidades de la clase K donde está ausente la especie A

V_A = número total de localidades muestreadas donde está ausente la especie A

La información mutua da idea de la desigual distribución de las especies con respecto al factor, siendo independiente de la forma del perfil obtenido, por lo que debe analizarse siempre conjuntamente la información mutua con los perfiles de frecuencias corregidas obtenidos (Daget & Godron, 1982).

3. Resultados

Fueron estudiados 2405 ejemplares de 41 especies de odonatos capturados en Asturias, localizando un total de 863 poblaciones. En la Tabla I se da la distribución de dichos ejemplares por especie y sexo.

En líneas generales, se observa una disminución de la riqueza en especies de odonatos a lo largo del gradiente altitudinal, que pasa desde las 35 especies localizadas a una altitud inferior a 150 m s. n. m. a las 16 localizadas a altitudes superiores a los 1500 m s. n. m. (Figura 3). Además de las diferencias cuantitativas en la riqueza de especies, también se producen diferencias cualitativas, ya que hay un cambio en la identidad de las especies presentes. Así, hasta una altitud superior a los 1350 m s. n. m. no aparece el libélido *Sympetrum flaveolum*, acompañado por otras especies (*Aeshna juncea*, *Lestes dryas* o *Lestes sponsa*) que, si bien se pueden encontrar también en determinados medios a baja altitud, es en la zona montana donde predominan. Este cambio de especies no es total, habiendo taxones presentes a lo largo de todo el gradiente altitudinal, como *Cordulegaster boltonii* y *Pyrrhosoma nymphula*.

También se da este cambio a niveles taxonómicos superiores, como el de familia. En la Figura 4 se muestra la riqueza de especies proporcional de cada familia con respecto al total de odonatos presentes en cada clase altitudinal (Fig. 4a, zigópteros; Fig. 4b, anisópteros). En líneas generales, las familias con un menor número de especies presentes en la zona (Asturias) representan un menor porcentaje de especies en las comunidades de odonatos a cualquier altitud, aunque se producen excepciones cuando no todas las familias están presentes en una determinada clase de altitud. Por ejemplo, los cordulegástridos, representados en Asturias exclusivamente por una sola especie (*Cordulegaster boltonii*, 2,4% del total de especies capturadas en este estudio) distribuida a lo largo de todo el gradiente altitudinal y prácticamente indiferente al mismo, llega a representar hasta el 14,3% de las especies de la comunidad cuando faltan otros taxones. Además, no todas las familias están distribuidas a

Tabla I. Distribución de los ejemplares capturados en Asturias por especie y sexo.

Especies	Nº machos	Nº hembras	Total
Suborden Zygoptera			
Coenagrionidae			
<i>Ischnura graellsii</i> (Rambur, 1842)	68	51	119
<i>Ischnura pumilio</i> (Charpentier, 1825)	12	9	21
<i>Pyrrhosoma nymphula</i> (Sulzer, 1776)	121	47	168
<i>Coenagrion puella</i> (Linnaeus, 1758)	157	66	223
<i>Coenagrion mercuriale</i> (Charpentier, 1825)	72	17	89
<i>Coenagrion caerulescens</i> (Fonscolombe, 1838)	6	3	9
<i>Coenagrion scitulum</i> (Rambur, 1842)	11	5	16
<i>Cercion lindenii</i> (Sélys, 1840)	2		2
<i>Enallagma cyathigerum</i> (Charpentier, 1840)	57	13	70
<i>Erythromma viridulum</i> (Charpentier, 1840)	8		8
<i>Ceragrion tenellum</i> (Villers, 1789)	42	18	60
Platycnemididae			
<i>Platycnemis acutipennis</i> (Sélys, 1841)	1	3	4
<i>Platycnemis latipes</i> Rambur, 1842	2	4	6
Lestidae			
<i>Sympecma fusca</i> (Van der Linden, 1820)	10	6	16
<i>Lestes barbarus</i> (Fabricius, 1798)	2	1	3
<i>Lestes virens</i> (Charpentier, 1825)	4	2	6
<i>Lestes dryas</i> (Kirby, 1890)	46	11	57
<i>Lestes sponsa</i> (Hansemann, 1823)	46	9	55
<i>Lestes viridis</i> (Van der Linden, 1825)	80	17	97
Calopterygidae			
<i>Calopteryx haemorrhoidalis asturica</i> Ocharan, 1983	88	43	131
<i>Calopteryx virgo meridionalis</i> Sélys, 1873	221	104	325
<i>Calopteryx xanthostoma</i> (Charpentier, 1825)	40	33	73
Suborden Anisoptera			
Gomphidae			
<i>Onychogomphus uncatus</i> (Charpentier, 1840)	19	4	23
Aeshnidae			
<i>Brachytron pratense</i> (Müller, 1764)	3	1	4
<i>Boyeria irene</i> (Fonscolombe, 1838)	43	11	54
<i>Aeshna mixta</i> Latreille, 1805	30	4	34
<i>Aeshna cyanea</i> (Müller, 1764)	64	21	85
<i>Aeshna juncea</i> (Linnaeus, 1758)	18	7	25
<i>Anaciaeschna isosceles</i> (Müller, 1767)	1		1
<i>Anax imperator</i> Leach, 1815	37	6	43
Cordulegastridae			
<i>Cordulegaster boltonii</i> (Donovan, 1807)	85	20	105
Libellulidae			
<i>Libellula depressa</i> Linnaeus, 1758	4	3	7
<i>Libellula quadrimaculata</i> Linnaeus, 1758	44	18	62
<i>Orthetrum cancellatum</i> (Linnaeus, 1758)	3		3
<i>Orthetrum brunneum</i> (Fonscolombe, 1837)	9	6	15
<i>Orthetrum coerulescens</i> (Fabricius, 1798)	54	20	74
<i>Sympetrum flaveolum</i> (Linnaeus, 1758)	18	9	27
<i>Sympetrum sanguineum</i> (Müller, 1764)	21	21	42
<i>Sympetrum fonscolombii</i> (Sélys, 1840)	31	8	39
<i>Sympetrum striolatum</i> (Charpentier, 1840)	130	70	200
<i>Crocothemis erythraea</i> (Brullé, 1832)	4		4

lo largo de todo el gradiente altitudinal, sino que algunas son propias en Asturias de las zonas bajas (Platycnemididae, Gomphidae) o faltan por completo por encima de los 1000 m s. n. m. (Calopterygidae).

Las frecuencias absolutas de las distintas especies, esto es, el número de poblaciones localizadas de cada especie en cada clase de altitud, se dan en la Tabla II. En ella aparece un número mayor de poblaciones para la mayoría de las especies situadas a baja altitud, aunque esto quizás sólo indique que se ha muestreado un mayor número de localidades a bajas altitudes (ver Figura 2). Sin embargo, resulta llamativo que, pese a este sesgo en el muestreo, se han localizado más poblaciones de algunas especies concretas (*Lestes dryas*, *Lestes sponsa*, *Aeshna juncea* y *Sympetrum flaveolum*) a elevada altitud, lo que parece indicar una distribución montana o subalpina de estas especies en Asturias.

También resulta llamativa la existencia de otro grupo de especies que se han encontrado exclusivamente en las localidades situadas a menor altitud (<450 m s. n. m.). Este segundo grupo, más numeroso, estaría formado por *Cercion lindenii*, *Erythroma viridulum*, *Platycnemis acutipennis*, *P. latipes*, *Sympecma fusca*, *Calopteryx haemorrhoidalis*, *C. xanthostoma*, *Onychogomphus uncatus*, *Brachytron pratense*, *Anaciaeschna isosceles*, *Orthetrum cancellatum*, *Sympetrum sanguineum*, *S. fonscolombii* y *Crocothemis erythraea*. Hay que tener en cuenta que algunas de estas especies son bastante raras en la cornisa cantábrica, y esto podría afectar a la interpretación de los resultados.

Los perfiles de frecuencias corregidas solucionan en parte el problema de los sesgos en el muestreo, permitiéndonos una mejor valoración de la distribución de los odonatos con respecto a la altitud. El índice de información mutua especie-altitud es indicativo de la importancia que tiene un

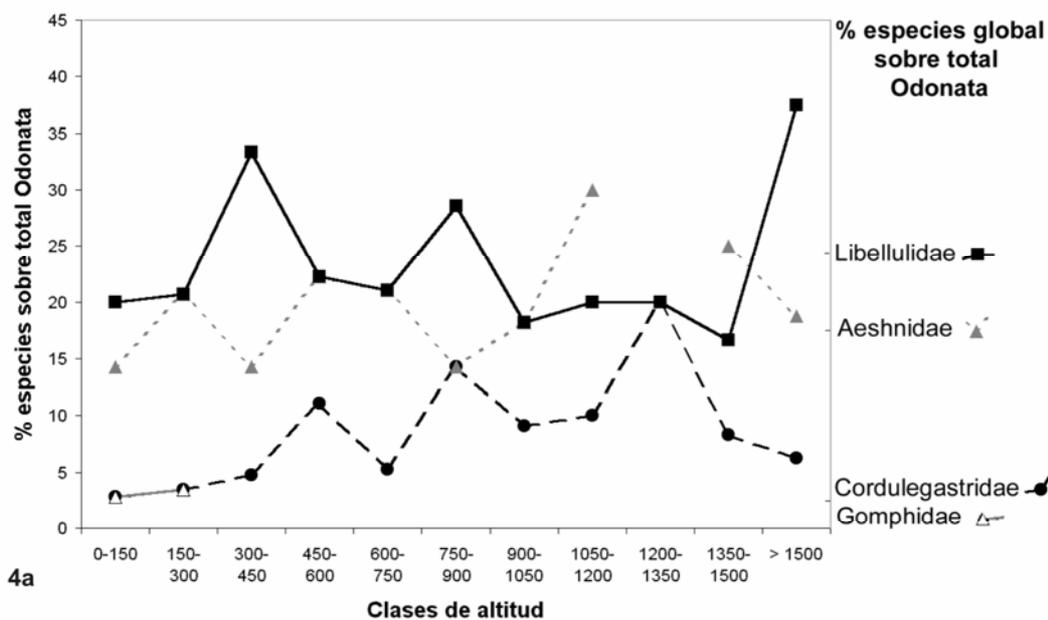
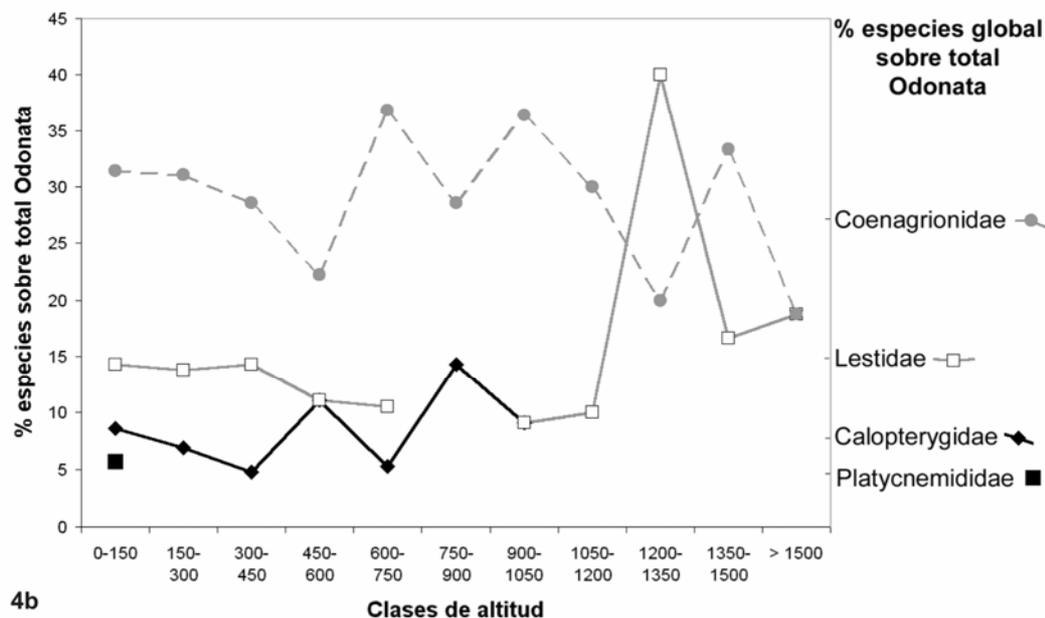


Fig. 4. Riqueza de especies proporcional de cada familia con respecto al total de odonatos presentes en cada clase altitudinal. En el eje de la derecha se indica el porcentaje que representa cada familia en el total de la odonatofauna asturiana. a) zigópteros; b) anisópteros.



factor (en este caso la altitud) para explicar la distribución de los organismos (en este caso los odonatos), con independencia de que sea una relación directa entre el factor y la distribución o mediada por otros factores correlacionados. En la Figura 5 hemos ordenado las distintas especies según el valor del índice. Éste indica una gran importancia de la altitud para explicar la distribución de las especies situadas en la parte basal del gráfico (p. ej., *Calopteryx virgo*, *Aeshna juncea*, *Lestes sponsa*, *Lestes dryas*), mientras que en la parte superior estarían aquellas para las que, con los datos empleados y en la zona de estudio, la altitud no explica en ningún modo su distribución (p. ej., *Anaciaeschna isosceles*, *Cercion lindenii*, *Orthetrum cancellatum*, *Platycnemis acutipennis*). Estas últimas son, en general, especies que podríamos considerar raras en Asturias y de las que han sido localizadas muy pocas poblaciones y además situadas a baja altitud. Dado que en ese rango el muestreo fue más intensivo, sólo aparecen en un porcentaje muy bajo de las locali-

dades muestreadas en esa clase de altitud, dando por tanto índices de información mutua especie-altitud muy bajos y por ello sus perfiles no pueden ser valorados.

Los perfiles de frecuencias corregidas para cada especie se representan gráficamente en las Figuras 6 (zigópteros) y 7 (anisópteros). Estos perfiles nos muestran de una forma más clara las preferencias (o indiferencia) de las distintas especies por la altitud, analizando de una forma más precisa la distribución de estos organismos en la zona de estudio. Así, encontramos una especie limitada a los medios acuáticos de alta montaña, *Sympetrum flaveolum*, localizada únicamente por encima de los 1350 m s. n. m., y que presenta la mayor frecuencia corregida entre las especies estudiadas (18,44) precisamente para los medios situados entre 1350 y 1500 m s. n. m.

Otras especies también muestran una querencia especial por la montaña, aunque pueden presentar poblaciones a baja altitud (escasas y con una frecuencia corregida muy

Tabla II. Frecuencias absolutas de las distintas especies de odonatos en las clases de altitud consideradas en Asturias.

Especies	Clases de altitud (en m s. n. m.)									Número total de localidades por especie		
	0-150	150-300	300-450	450-600	600-750	750-900	900-1050	1050-1200	1200-1350		1350-1500	> 1500
<i>Ischnura graellsii</i>	13	9	3		2					1		28
<i>Ischnura pumilio</i>	2	1			2							5
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	40	19	8	4	10	1	1	1	2	3	3	92
<i>Coenagrion puella</i>	15	11	3			1	1	1		1	5	38
<i>Coenagrion mercuriale</i>	21	4	3	1	2							31
<i>Coenagrion caerulescens</i>	1				1							2
<i>Coenagrion scitulum</i>	3	1			1							5
<i>Cercion lindenii</i>	1	1										2
<i>Enallagma cyathigerum</i>	4	2	2		1		1	1		2	5	18
<i>Erythromma viridulum</i>	2											2
<i>Ceragrion tenellum</i>	6	5	3				1					15
<i>Platycnemis acutipennis</i>	2											2
<i>Platycnemis latipes</i>	4											4
<i>Sympecma fusca</i>	2	3	1									6
<i>Lestes barbarus</i>	2										1	3
<i>Lestes virens</i>	1		1		1							3
<i>Lestes dryas</i>	1	1							1	2	6	11
<i>Lestes sponsa</i>		1					1	1	1	2	6	12
<i>Lestes viridis</i>	15	9	3	4	1							32
<i>Calopteryx haemorrhoidalis asturica</i>	12											12
<i>Calopteryx virgo meridionalis</i>	80	33	13	7	8	2	1					144
<i>Calopteryx xanthostoma</i>	15	2										17
<i>Onychogomphus uncatus</i>	5	1										6
<i>Brachytron pratense</i>		2										2
<i>Boyeria irene</i>	17	8	5	3	2		1					36
<i>Aeshna mixta</i>	6	5			1					1		13
<i>Aeshna cyanea</i>	20	9	7	1	3	1		1		3	4	49
<i>Aeshna juncea</i>		1						1	2	2	7	13
<i>Anaciaeschna isosceles</i>	1											1
<i>Anax imperator</i>	11	4	5		2			1			1	24
<i>Cordulegaster boltonii</i>	25	13	12	5	5	5	2	1	2	1	4	75
<i>Libellula depressa</i>			1		2	1					2	6
<i>Libellula quadrimaculata</i>	6	6	4					1		3	6	26
<i>Orthetrum cancellatum</i>	1	1										2
<i>Orthetrum brunneum</i>			1		1						1	3
<i>Orthetrum coerulescens</i>	18	4	4	2	2		1				1	32
<i>Sympetrum flaveolum</i>										1	3	4
<i>Sympetrum sanguineum</i>	4	2	1									7
<i>Sympetrum fonscolombii</i>	10	4	5									19
<i>Sympetrum striolatum</i>	31	13	1	2	5	1	1	1	1		2	58
<i>Crocothemis erythraea</i>	3											3

baja) si las condiciones climáticas y del medio son las apropiadas. Éste es el caso de *Lestes sponsa*, *Lestes dryas* y *Aeshna juncea*, en las que la altitud es un factor muy importante para explicar su distribución en la zona de estudio (frecuencias corregidas elevadas a altitudes grandes, valores altos del índice de información mutua especie-altitud).

Por el contrario, existen otras especies de las que sólo se ha encontrado un número medio de poblaciones situadas a bajas altitudes ($n > 10$), y que no se encuentran en medios situados a una altitud mayor, como *Calopteryx haemorrhoidalis*, *Calopteryx xanthostoma* o *Sympetrum fonscolombii*. Otros odonatos los encontramos desde la costa, a nivel del mar, hasta una altitud media en la montaña (unos 1000 m s. n. m.), como *Calopteryx virgo meridionalis*, *Coenagrion mercuriale* o *Lestes viridis*.

Finalmente, existen otras libélulas que hemos encontrado a lo largo de prácticamente todo el gradiente altitudinal asturiano, como *Pyrrhosoma nymphula*, *Coenagrion puella*, *Enallagma cyathigerum*, *Aeshna cyanea*, *Cordulegaster boltonii* y *Sympetrum striolatum*, pudiendo o no presentar preferencias por determinadas altitudes.

4. Discusión

Las 41 especies de odonatos aquí consideradas representan la totalidad de las que hemos constatado que se reproducen en Asturias y suponen un 56,2% de la odonofauna ibérica (Jödicke, 1996).

La disminución que se observa en la riqueza de especies conforme se incrementa la altitud coincide con lo observado en otras latitudes. Así, en Sudáfrica se pasa de las 86 especies en la zona costera a las cuatro de la zona subalpina (Samways, 1989), en Europa Central (Suiza) aparece una mayor riqueza de especies en la zona colina que en la subalpina o alpina (Maibach & Meier, 1987), y en los ríos de la zona del Himalaya disminuye también el número de especies conforme se incrementa la altitud (Mahato & Edds, 1993). La desaparición progresiva de las especies de odonatos con el aumento de la altitud es común en términos generales a todas las regiones (Corbet, 1999).

Esta disminución en la riqueza específica suele ir acompañada de un cambio en la identidad de las especies que componen las comunidades, al igual que pasa en Asturias siendo

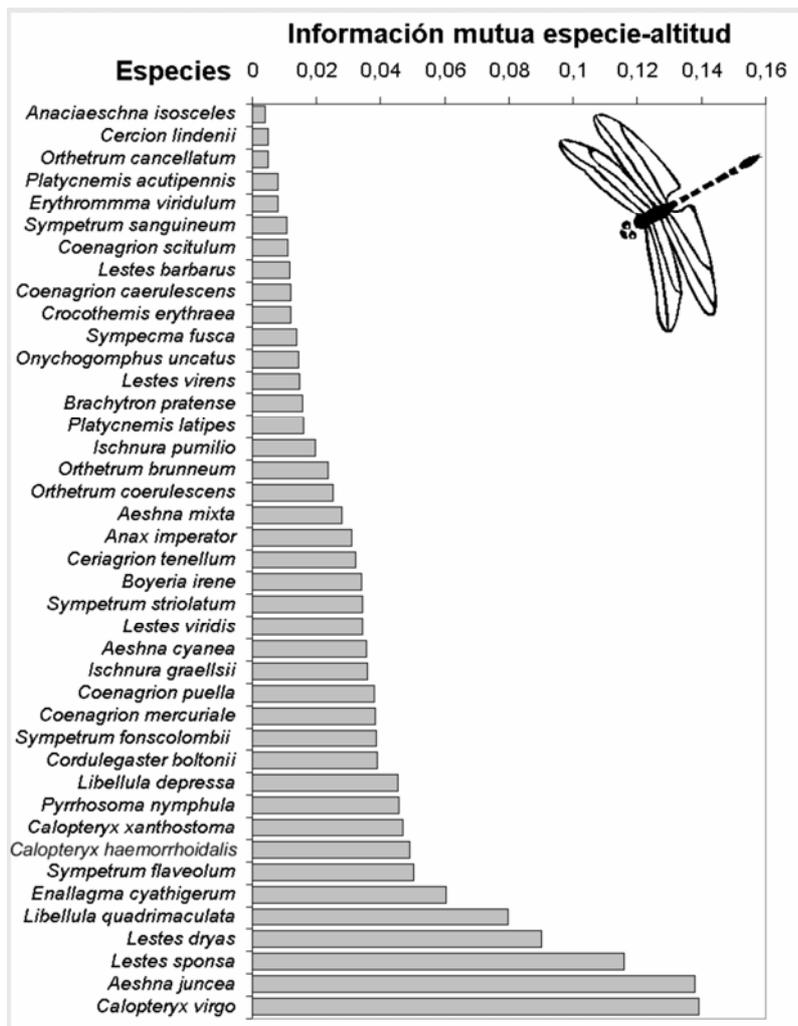


Fig. 5. Índice de información mutua especie-altitud. Valores altos del índice indican una elevada importancia de la altitud en la distribución de esas especies en Asturias, valores bajos indican poca importancia de este factor en su explicación.

más numerosas las especies presentes en bajas altitudes que no parecen en altas que viceversa. Así, la revisión de Maibach & Meier (1987) sobre la odonatofauna suiza muestra que el 75% de dicha fauna (61 especies) está repartido entre los niveles colino y montano, existiendo especies todavía más termófilas (p. ej., *Crocothemis erythraea*, con este mismo carácter en nuestro caso: Figura 7d).

Otras especies sólo aparecían en las zonas más altas (frías) de Suiza (p. ej., *Somatochlora alpestris*, *Aeshna caerulea* o *Aeshna subarctica*), como ocurre con los Chlorolestidae en Sudáfrica (Samways, 1989), *Aeshna mervensis* en África oriental (Clausnitzer & Peters, 2003) o *Aeshna pauloi* en Brasil (Machado, 1994). En Asturias, al igual que parece ocurrir en el Sistema Central (López González, 1983), es el caso de *Sympetrum flaveolum* (Figura 7f). En la vertiente meridional de la cordillera cantábrica, sin embargo, esta especie también aparece a menores altitudes (p. ej., Puente Villarente, León, 800 m s. n. m.), posiblemente debido a su acusado clima continental (Ocharan Larrondo, 1987).

Las poblaciones de ese tipo de especies limitadas a las montañas más altas suelen estar aisladas unas de otras, por lo menos en la frontera sur de su rango de distribución en nuestro hemisferio, y en ocasiones llegan a formar distribuciones discontinuas severamente fragmentadas, incluso disjuntas, originadas por la mejoría climática del actual periodo interglacial (Lohmann, 1992). Estas distribuciones tan fragmentadas suponen un peligro para su supervivencia si se siguen incrementando las temperaturas de dichas zonas.

Los perfiles de frecuencias corregidas obtenidos permiten, además de señalar las preferencias altitudinales de cada especie, aclarar bastantes de las discordancias que hemos encontrado entre nuestros datos sobre distribución altitudinal y los datos bibliográficos existentes para la Península Ibérica y el Suroeste de Europa. Estas discordancias se refieren a dos grupos de especies. En el primero se hallan aquéllas consideradas como montanas en la Península Ibérica y que en Asturias habitan también en biotopos situados a baja altitud. En el segundo otras que sólo aparecen en Asturias en localidades situadas a baja altitud, aunque en la Península Ibérica presentan amplios rangos altitudinales.

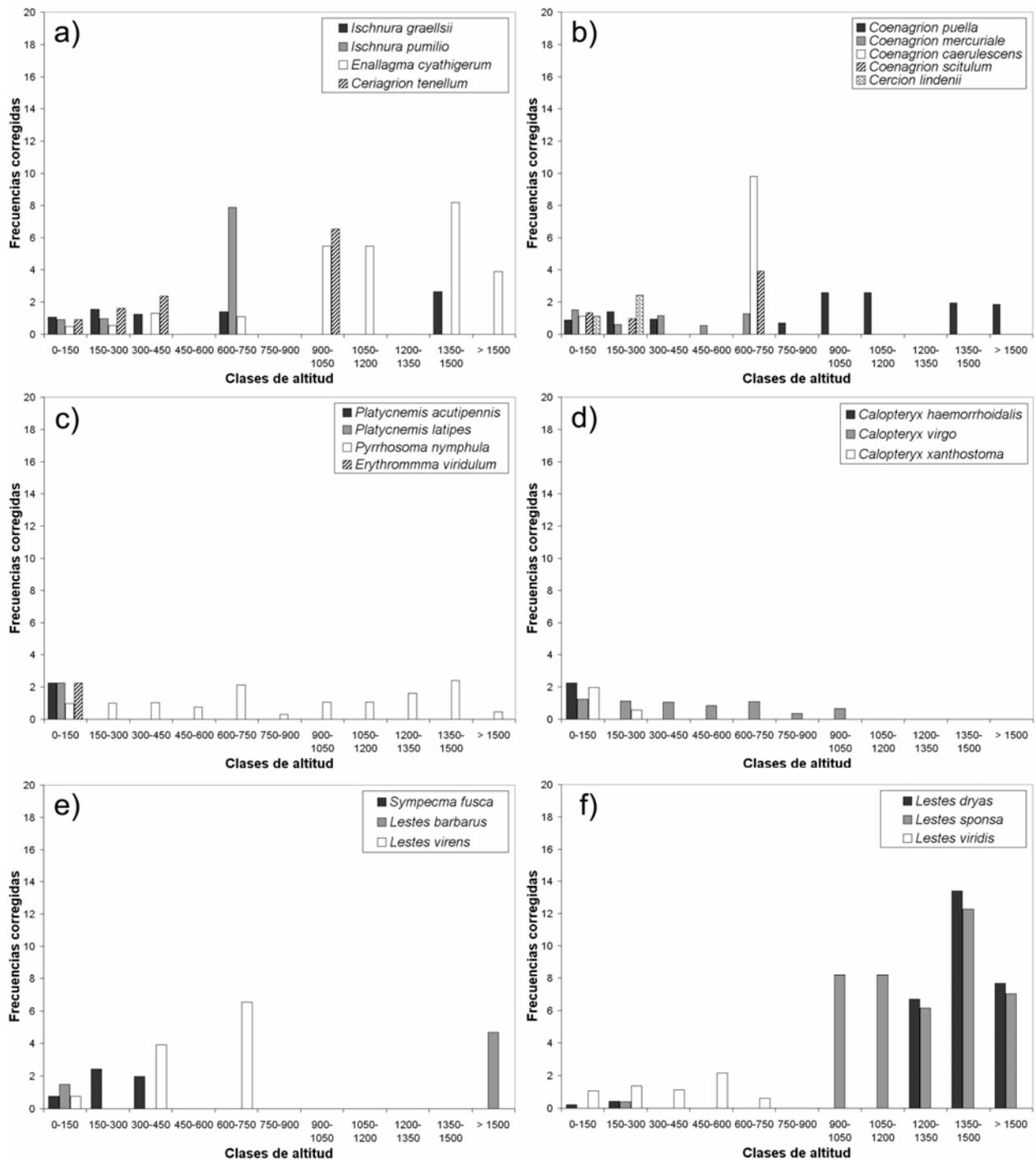


Fig. 6. Perfiles de frecuencias corregidas de las distintas especies de zigópteros según la clase de altitud. a) Coenagrionidae: *Ischnura graellsii*, *I. pumilio*, *Enallagma cyathigerum* y *Ceriagrion tenellum*; b) Coenagrionidae: *Coenagrion puella*, *C. mercuriale*, *C. caerulescens*, *C. scitulum* y *Cercion lindenii*. c) Coenagrionidae: *Pyrrhosoma nymphula* y *Erythromma viridulum*, Platycnemididae: *Platycnemis acutipennis*, *P. latipes*; d) Calopterygidae: *Calopteryx haemorrhoidalis asturica*, *C. virgo meridionalis* y *C. xanthostoma*; e) Lestidae: *Sympecma fusca*, *Lestes barbarus* y *L. virens*; f) *Lestes dryas*, *L. sponsa* y *L. viridis*.

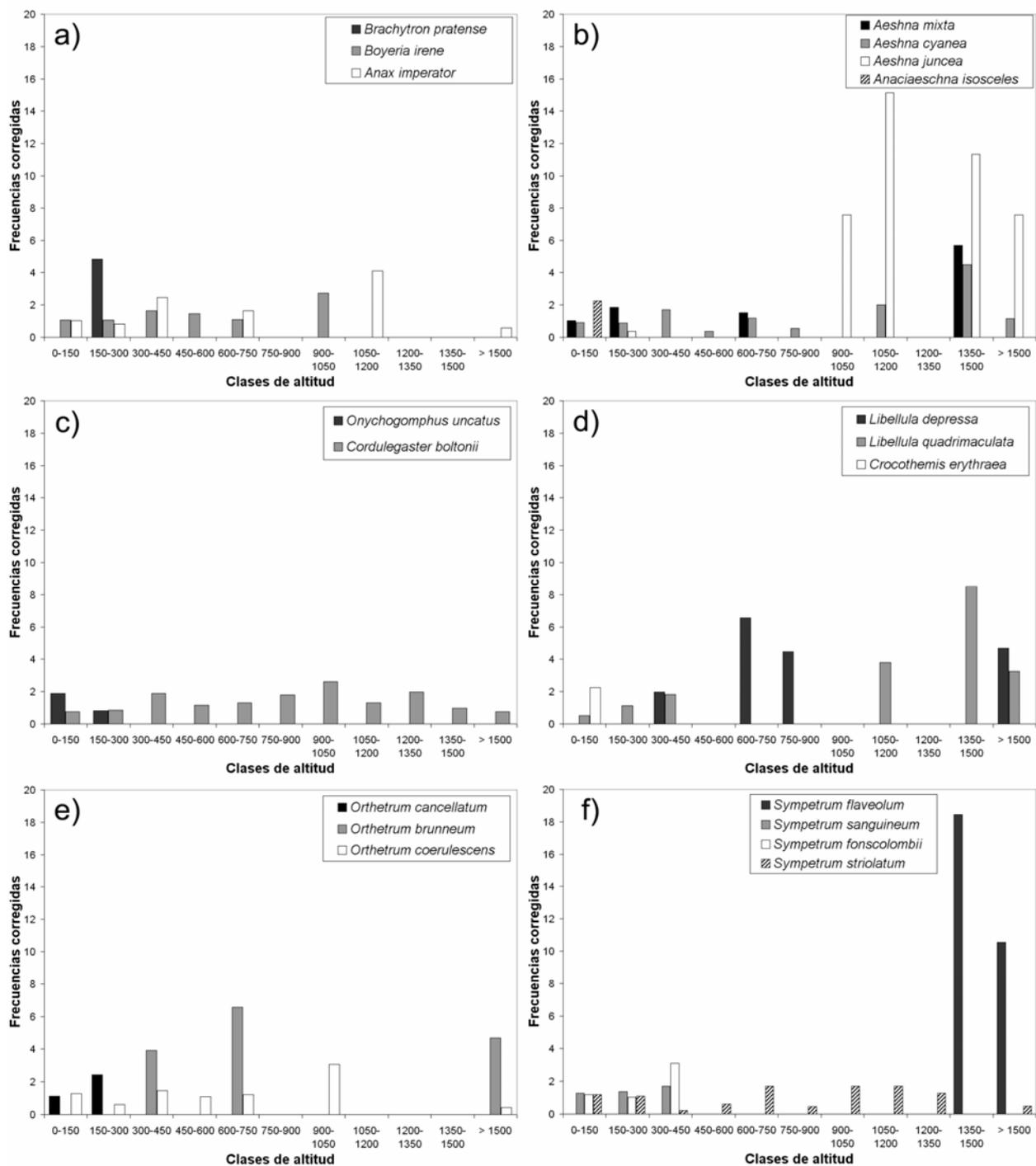


Fig. 7. Perfiles de frecuencias corregidas de las distintas especies de anisópteros según la clase de altitud. a) Aeshnidae: *Brachytron pratense*, *Boyeria irene* y *Anax imperator*; b) Aeshnidae: *Aeshna mixta*, *A. cyanea*, *A. juncea* y *Anaciaeschna isosceles*; c) Gomphidae: *Onychogomphus uncatus* y Cordulegastriidae: *Cordulegaster boltonii*; d) Libellulidae: *Libellula quadrimaculata*, *L. depressa* y *Crocothemis erythraea*; e) Libellulidae: *Orthetrum cancellatum*, *O. brunneum* y *O. coerulescens*; f) Libellulidae: *Sympetrum flaveolum*, *S. sanguineum*, *S. fonscolombii* y *S. striolatum*.

4.1. El caso de *Calopteryx virgo meridionalis*

Entre las primeras el caso más claro resulta ser el de *Calopteryx virgo meridionalis*, considerada como especie montana en la Península Ibérica (Compte Sart, 1965). En Asturias la hemos capturado entre los 0 y los 1000 m de altitud (Figura 6d), y este mismo rango es válido para el resto de la Cornisa Cantábrica y Galicia (Navás, 1907, 1917, 1924a,

1924b; Ocharan, 1980; Saloña Bordas & Ocharan, 1984; Cordero, 1989; datos propios no publicados). Al analizar el perfil de frecuencias corregidas obtenido para Asturias, encontramos un índice de información mutua especie-altitud muy alto y un perfil de indiferencia de la especie frente a altitud entre los 0 y los 750 m, disminuyendo luego hasta

los 1000 m en los que la especie desaparece. De hecho, este perfil presenta el valor más alto del índice de información mutua especie-factor altitud encontrado para todos los odonatos capturados en Asturias (0,139047) (Figura 5).

Esta indiferencia de la especie frente a la altitud en Asturias (para altitudes menores de 750 m s. n. m.) es real de acuerdo con nuestras observaciones de campo: *C. virgo* es la especie más frecuente y abundante de las aguas corrientes asturianas, habitando casi cualquier curso de aguas rápidas o moderadamente rápidas, claras y bien oxigenadas. La especie muestra una gran indiferencia en cuanto al resto de las características de estos medios aunque sí requiere un cierto desarrollo de la vegetación de ribera, habitando incluso en arroyos cubiertos por ella. Sin embargo la especie falta, a cualquier altitud, cuando la velocidad de las aguas es baja (p. ej., en tramos represados de los ríos o en canales de riego) o presentan un estiaje pronunciado. Cuando la pendiente es muy pronunciada y la velocidad de las aguas se hace demasiado rápida tampoco pueden desarrollarse sus larvas.

En otras regiones europeas y del norte de África parece habitar en aguas más sombreadas que las cogenéricas *C. splendens* y *C. xanthostoma* (Dommanget, 1987; Maibach & Meier, 1987; Merrit *et al.*, 1996; Jacquemin & Boudot, 1999; Heidemann & Seidenbusch, 2002). Esto está de acuerdo con los datos experimentales de Schütte & Schrimpf (2002), según los cuales la larva de *C. virgo* está mejor adaptada a condiciones frías que *C. splendens*, pues un cauce más sombreado tiene aguas más frías. Puesto que se trata de una especie reófila, y éstas suelen tener una alta demanda de oxígeno (Carchini & Rota, 1985), el factor limitante podría ser el oxígeno disuelto, aunque hay dudas al respecto (Schütte & Schrimpf, 2002). Según Heidemann & Seidenbusch (2002), su óptimo se da en aguas bien oxigenadas, con temperaturas estivales no muy cálidas, entre los 13 y los 18 °C. En nuestro caso, las aguas corrientes situadas por encima de los 1000 m son más frías y oxigenadas que las más bajas, por lo que no parece ser esta la razón de su distribución altitudinal.

De acuerdo con lo dicho, en los tramos fluviales asturianos más lentos o menos oxigenados, *Calopteryx virgo meridionalis* es reemplazada por la cogenérica *C. xanthostoma*; ambas especies conviven en algunas localidades pero ocupando zonas diferenciadas (por ejemplo en el río Narcea antes de Cornellana, en el río Porcía en su tramo final o en el río Piloña en Carancos; Ocharan Larrondo, 1987).

La orografía también afecta directamente a la posible presencia de esta especie en un tramo determinado, debido a que la pendiente está directamente relacionada con la velocidad que la corriente de agua alcanza en dicho tramo. Así, en la vertiente asturiana de la Cordillera Cantábrica la orografía es muy abrupta y las pendientes muy pronunciadas pues caen hasta el nivel del mar, por esta razón aunque aumenta su oxigenación, la velocidad de las aguas es tan grande en las zonas altas que impide en ellas la presencia de sus larvas.

En la vertiente sur el desnivel es mucho menor pues cae a la cuenca del río Duero, la región natural de la península de mayor altitud media. Allí, la especie sí tiene un carácter montano. La especie habita en las zonas marginales, más elevadas y de cierta pendiente (estribaciones de la cordillera Cantábrica, Sistema Ibérico y Sistema Central), donde aparecen aguas corrientes rápidas y oxigenadas pero

de velocidad no tan alta como para impedir la reproducción en ellas de la especie; la hemos capturado entre los 800 (Palanquinos, León) y los 1300 m s. n. m. (Duruelo de la Sierra, Soria), con un máximo aparente entre los 900 y 1000 m s. n. m.; sin embargo, *Calopteryx virgo meridionalis* falta en todas las zonas llanas del centro de la submeseta, independientemente de su altitud sobre el nivel del mar, ya que allí las aguas son lentas, cálidas en verano y suelen presentar estiajes pronunciados (Ocharan Larrondo, 1987). Esta asimetría a ambos lados de la Cordillera Cantábrica se reproduce al parecer en el Sistema Central, donde López González (1983) la cita entre los 1560 y los 800 m s. n. m. en la vertiente norte y hasta los 330 m s. n. m. en la sur (la submeseta sur tiene menor altitud media que la norte).

La distribución asimétrica a ambos lados de la Cordillera Cantábrica queda pues explicada si atendemos al tipo de hábitat requerido por la especie. Las preferencias altitudinales de *Calopteryx virgo meridionalis* en cada región son el reflejo de la existencia del tipo de hábitat apropiado para su reproducción, ya descrito. Y este tipo de hábitat sólo puede darse en ella a determinadas altitudes, en último término, como producto de la orografía y la climatología de dicha región.

4.2. El caso de *Aeshna juncea*

Otra especie particularmente interesante de este primer grupo es *Aeshna juncea*. Se trata de una especie de distribución holártica que, como otras de los géneros *Aeshna* y *Somatochlora*, es común a baja altitud en el norte (hasta más allá del círculo polar ártico) mientras en la parte meridional de su área de distribución sólo vive en las zonas alpinas y subalpinas (Askew, 1988; Sternberg, 1997). Así, en los países mediterráneos su distribución es muy discontinua y está limitada a ciertas localidades de las cadenas montañosas, por lo que estas poblaciones están bastante separadas entre sí y de las situadas más al norte. Este tipo de distribución fragmentada, a manera de “islas” en las montañas, aparece en otras regiones zoogeográficas, y pueden servir como ejemplo las distribuciones de las cogenéricas ya citadas *A. pauloi* (Suramérica, Machado, 1999) y *A. mervensis* (África oriental, Clausnitzer & Peters, 2003).

A. juncea es una especie muy rara en la Península Ibérica. De Portugal ha sido citada dos veces, ambas en la Sierra de Estrella (Santos, 1883; Brändle & Rödel, 1994); el resto de referencias existentes (Navás, 1906; Seabra, 1942; Aguiar & Aguiar, 1985) parecen ser repeticiones de la primera (S. Ferreira, com. pers.). En España sólo se conocen de una veintena de localidades concretas, todas de montaña, pese a tratarse de una especie muy conspicua. Ha sido citada de los Pirineos navarro (Vega Ortega, 1980, sin precisión de localidad), oscense (D'Amico, 2003; Vasco Ortiz, 1998, considerándola especie típica de los lagos de gran altitud), leridano (Navás, 1916, 1924a; Fudakowski, 1933; Benítez Morera, 1950; Michiels & Verheyen, 1990; Brändle & Rödel, 1994; de Knijk y Schaub & Kéry en Jödicke, 1996; Martín, 2000), andorrano (Grand, 2004) y gerundense (Jödicke, 1996), de la cordillera Cantábrica (Ocharan, 1980, 1984; Ocharan Larrondo, 1987; Brändle & Rödel, 1994; Ocharan *et al.*, 2003), del Sistema Central (Benítez Morera, 1950 “provincia de Ávila” sin precisar localidad; Jurzitza, 1994) y del Sistema Ibérico (Ocharan Larrondo, 1987; An-

selin & Hoste, 1996). (No incluimos la cita de Hoffmann para Galicia [en Jödicke, 1996], ya que la consideramos una identificación errónea de *Aeshna mixta*, teniendo en cuenta la localización y el resto de especies acompañantes que cita dicho autor).

Tenemos que hacer una importante precisión a su consideración como especie de montaña en la Europa meridional. En Asturias esta especie se reproduce habitualmente por encima de los 1000 m y su presencia se halla ligada a la existencia de turberas o zonas turbosas, que suelen aparecer a partir de esta altitud. Esta ligazón también existe en Europa central, donde la única condición necesaria para la colonización de aguas estancadas someras por esta especie parece ser la presencia de vegetación emergente con estructuras verticales creciendo en una zona turbosa o similar, sin importar la altitud (Wildermuth, 1992, 1993). Sin embargo, como Asturias es un mosaico de climas en buena parte independiente de la altitud (Felicísimo Pérez, 1992), existen condiciones climáticas locales que permiten el desarrollo de turberas y zonas turbosas a baja y media altitud, y además las temperaturas en verano son templadas si las comparamos con las ibéricas o del sur de Francia.

En una de estas zonas turbosas a baja altitud (Las Barreras, Llanes, 230 m s. n. m.) hemos comprobado la reproducción de esta especie. Se trata de una pequeña charca turbosa, algo hundida en el terreno y bastante sombreada por la vegetación arbórea y arbustiva en la que localizamos cópulas y oviposición, y recogimos numerosas exuvias. La especie debe pues ser considerada, pues, propia de zonas turbosas, pudiendo aparecer también en la Península Ibérica a baja altitud allí donde existen estas formaciones vegetales, por lo menos dentro del clima atlántico. Sin embargo, como estas formaciones vegetales aparecen fundamentalmente en zonas de montaña, la especie muestra un perfil de frecuencias corregidas claramente montano, presentando el índice de información mutua especie-altitud con el segundo valor más alto de las especies analizadas (Figura 5).

4.3. Distribuciones limitadas a baja altitud en Asturias

Entre las especies que presentan amplios rangos altitudinales en la Península Ibérica, mientras que en Asturias sólo aparecen en localidades situadas a baja altitud, esta limitación tiene al menos dos causas distintas. En algunas (p. ej., *Calopteryx haemorrhoidalis asturica*, *Crocothemis erythraea*, *Sympetrum fonscolombii*) su área de distribución viene limitada por el clima. En Asturias solamente aparecen algunas localidades con un microclima submediterráneo en una estrecha franja litoral. Se trata evidentemente de una zona situada a muy baja altitud, y sólo aquí aparecen estas especies de carácter más termófilo. *Calopteryx haemorrhoidalis* cohabita en algunas localidades litorales con *C. virgo meridionalis* (una de las especies más frecuentes en Asturias). Existen muchas localidades del interior con medios aparentemente adecuados para su desarrollo, incluso situadas también a baja altitud. Sin embargo la especie no habita en ellas y sigue reducida a los arroyos y ríos de la franja costera (Ocharan, 1983), salvo dos poblaciones en localidades particularmente térmicas del valle del Trubia.

En la Península Ibérica estas especies aparecen en rangos de altitud bastante amplios, pero siempre en zonas de carácter mediterráneo. Cuando no existen hábitats adecua-

dos con este tipo de clima, la especie falta, como parece ocurrir en la cuenca del Duero (de clima más continental) con *Calopteryx haemorrhoidalis*.

En algún caso se dan aparentes excepciones a esta preferencia altitudinal, como la reciente cita de *S. fonscolombii* en la zona montañosa asturiana de Muniellos (Ocharan Larrondo *et al.*, 2003). Sin embargo, hay que tener en cuenta que las citas basadas en imagos encontrados a gran altitud de ésta y otras especies migradoras o divagantes habituales pueden deberse a su transporte accidental por corrientes de aire (Corbet, 1999), y no a que verdaderamente consigan reproducirse a dicha altitud. Este parece ser el caso de la cita referida. Estudios en regiones montañosas de Francia muestran que de las 40 especies de odonatos capturadas a una altitud superior a 1000 m s. n. m. sólo 33 se reproducían allí, siendo el resto citas accidentales (Francez & Brunhes, 1983).

En otras especies propias de aguas corrientes de este grupo (limitado a baja altitud), la restricción se debe a la orografía de la región. El relieve asturiano presenta grandes pendientes, por lo que este tipo de aguas tienen gran velocidad salvo en las zonas situadas a baja altitud, ya sea en la plataforma costera o en ciertos valles interiores donde se pueden encontrar aguas corrientes relativamente lentas. La presencia de especies que se reproducen en este tipo de aguas lentas estará pues limitada a las localidades a baja altitud donde éstas existen. Es el caso, por ejemplo, de *Calopteryx xanthostoma*, que se reproduce en cauces lentos o represados y bien soleados. En Asturias presenta un perfil de especie de baja altitud faltando por encima de los 200 m (Figura 6d), mientras que en la Meseta Norte, donde este tipo de ríos es muy común, la hemos capturado hasta los 1100 m (Vilviestre del Pinar, Burgos), altitud a la que las pendientes son ya más pronunciadas y las aguas corrientes demasiado rápidas para ella. En el Sistema Central ha sido encontrada hasta los 1300 m (López González, 1983).

Otra especie limitada a baja altitud por razones orográficas es *Onychogomphus uncatus*. En Asturias habita en corrientes más o menos turbulentas, más o menos anchas, soleadas y de márgenes despejadas (p. ej., tramo final del río Esva, Valdés), en las que suelen aparecer playas o bancos pedregosos. Este tipo de hábitat preferencial, muy similar al descrito por Rehfeldt (2004) en el sur de Francia, sólo aparece en Asturias por debajo de los 200 m s. n. m., debido a la escarpada orografía asturiana, y a ese rango se limita la especie. Sin embargo, en el conjunto de la Península Ibérica aparecen medios adecuados a mayor altitud y allí está presente *O. uncatus* (Duruelo de la Sierra, Soria, 1300 m s. n. m., datos inéditos).

Consideraciones finales

Para comprender los diferentes modelos actuales de distribución de los odonatos, es necesario considerar la historia climática, la morfología del paisaje, los requisitos térmicos de las distintas especies, sus orígenes y áreas de refugio, y su historia de colonización (Sternberg, 1998); además hay que tener en cuenta el comportamiento de las distintas especies y las características microclimáticas de los hábitats que ocupan (Sternberg, 1997). De no hacerlo así nos encontraremos con numerosas excepciones e incoherencias que alejan la distribución de los distintos taxones de la distribu-

ción de determinados factores ambientales, como la altitud en nuestro caso concreto.

Así, las discordancias entre nuestros datos y los bibliográficos pueden explicarse si tenemos en cuenta que la presencia de una especie en un determinado rango de altitud no es un efecto de la altitud en sí, sino de sus factores asociados. La altitud a la que vive una especie suele ser en último término el reflejo de unas condiciones climáticas adecuadas que permiten su vida y su reproducción. En el caso de los odonatos, el reflejo de unas condiciones climáticas y geográficas que hacen posible la existencia del medio acuático concreto que permite el desarrollo de sus larvas.

Cuando una región es lo suficientemente heterogénea y presenta la variedad climática y geográfica de Asturias o de la Península Ibérica, no se pueden hacer generalizaciones sobre las preferencias altitudinales de las especies en dicha región sin precisar cuáles son las preferencias reales que aquéllas reflejan. Una vez conocidas éstas, la altitud, asociada a otros factores como la temperatura, resulta un factor de suma importancia para perfilar la distribución de algunas especies.

Al igual que en otras regiones, la riqueza de especies de odonatos disminuye en Asturias a lo largo del gradiente altitudinal. Además de este cambio cuantitativo, existen cambios cualitativos en la composición específica, con una especie limitada a zonas de elevada altitud (*Sympetrum flaveolum*) y otras con distribución preferente en ellas (*Lestes sponsa*, *Lestes dryas*, *Aeshna juncea*). También existen odonatos limitados a baja altitud, bien por tratarse de especies termófilas (*Calopteryx haemorrhoidalis*, *Crocothemis erythraea*) o bien porque sus hábitats sólo aparecen en Asturias en esas cotas (*Calopteryx xanthostoma*, *Onychogomphus uncatus*). Otras especies, por último, se muestran como indiferentes frente a la altitud (*Pyrrosoma nymphula*, *Cordulegaster boltonii*, *Sympetrum striolatum*).

Agradecimiento

El segundo autor disfrutó de una beca de la Consejería de Educación y Cultura del Principado de Asturias (beca FICYT).

Bibliografía

- AGUIAR, C. & S. AGUIAR 1985. Estudos Odonatológicos em Portugal. Odonatos Portugueses. Odonatos Africanos em Portugal. *Actas II Congr. Ibérico Entomol.-Bol. Soc. port. Entomol. Supl.* **1**: 245-267.
- ÁLVAREZ GARCÍA, M. A. 1980. *Estudio ecológico de las especies de leguminosas pratenses en la cuenca del Río Narcea (Asturias)*. Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo, 293 pp.
- ANSELIN, A. & I. HOSTE 1996. Dragonfly records from the Sierra de la Demanda and the Sierra de Urbión (Spain), with notes on habitat and altitudinal range. En: Studies on Iberian dragonflies, R. Jödicke (ed.). *Adv. Odonatol., Suppl.*, **1**: 9-12.
- ASKEW, R. R. 1988. *The dragonflies of Europe*. Harley Books, Colchester, 291 pp.
- BEGON, M., J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND 1987. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 886 pp.
- BENÍTEZ MORERA, A. 1950. *Los Odonatos de España*. Instituto Español de Entomología, Madrid, 101 pp.
- BRÄNDLE, M. & M. O. RÖDEL 1994. Beiträge zur Faunistik und Ökologie der Libellen der iberische Halbinsel (Insecta, Odonata). *Entomol. Z., Essen*, **104**: 145-156.
- BURGHERR, P. & J. V. WARD 2001. Longitudinal and seasonal distribution patterns of the benthic fauna of an alpine glacial stream (Val Roseg, Swiss Alps). *Freshw. Biol.*, **46**: 1705-1721.
- CARCHINI, G. & E. ROTA 1985. Chemico-physical data on the habitats of rheophile Odonata from Central Italy. *Odonatologica*, **14**: 239-245.
- CLAUSNITZER, V. & G. PETERS 2003. Identity and distribution of the little known *Aeshna meruensis* (Odonata: Aeshnidae). *International Journal of Odonatology*, **6**: 9-15.
- COMPTE SART, A. 1965. Distribución, ecología y biocenosis de los Odonatos ibéricos. *Publ. Inst. Biol. Apl. Barcelona*, **39**: 33-64.
- CORBET, P. S. 1980. Biology of Odonata. *Annu. Rev. Entomol.*, **25**: 189-217.
- CORBET, P. S. 1999. *Dragonflies, Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester, 829 pp.
- CORBET, P. S. 2002. Stadia and growth ratios of Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, **5**: 45-73.
- CORDERO, A. 1989. Estructura de tres comunidades de *Calopteryx* (Odonata: Calopterygidae) con diferente composición específica. *Limnética*, **5**: 83-91.
- CORDERO, A. 1996. A preliminary checklist of the Odonata of Galicia, NW Spain. En: Studies on Iberian dragonflies, R. Jödicke (ed.). *Adv. Odonatol., Suppl.*, **1**: 13-25.
- COTHRAN, M. L. & J. H. THORP 1982. Emergence patterns and size variation of Odonata in a thermal reservoir. *Freshwater Invertebrate Biology*, **1(4)**: 30-39.
- D'AMICO, F. 2003. Densités et sex-ratio à l'émergence d'*Aeshna juncea* (L., 1758) dans différentes mares pyrénéennes. *Martinia*, **19**: 43-49.
- DAGET, P. & M. GODRON 1982. *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés*. Masson, Paris, 163 pp.
- DAVIES, D. A. L. & P. TOBIN 1984. The dragonflies of the world: A systematic list of the extant species of Odonata. Vol. 1: Zygoptera, Anisozygoptera. *Soc. int. Odonatol. Rapid Comm. (Suppl.)*, **3**: x + 127 pp.
- DAVIES, D. A. L. & P. TOBIN 1985. The dragonflies of the world: A systematic list of the extant species of Odonata. Vol. 2: Anisoptera. *Soc. int. Odonatol. Rapid Comm. (Suppl.)*, **5**: xi + 151 pp.
- DOMMANGET, J. L. 1987. *Étude faunistique et bibliographique des odonates de France*. Secretariat de la Faune et de la Flore. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 283 pp.
- EVERSHAM, B. C. & J. M. COOPER 1998. Dragonfly species-richness and temperature: national patterns and latitude trends in Britain. *Odonatologica*, **27**: 307-316.
- FELICÍSIMO PÉREZ, A. M. 1992. El clima de Asturias. En: G. Morales Matos (ed.) *Geografía de Asturias I*. La Nueva España, Oviedo, pp. 17-32.
- FRANCEZ, A. J. & J. BRUNHES 1983. Odonates des tourbières d'Auvergne (Massif Central Français) et répartition en Frances des odonates d'altitude. *Notul. odonatol.*, **2**: 1-8.
- FUDAKOWSKI, J. 1933. Note sur des Odonates des Pyrénées. *Frag. Faun. Mus. Zool. Polonici*, **2**: 13-15.
- GODRON, M. 1968. Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. (Recouvrement, information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques, échantillonnage). *Oecol. Plant.*, **3**: 185-212.

- GRAND, D. 2004. Quelques libellules de la Principauté d'Andorre. *Martinia* (en prensa)
- HEIDEMANN, H. & R. SEIDENBUSCH 2002. *Larves et exuvies des libellules de France et d'Allemagne (sauf de Corse)*. Société française d'odonatologie, Bois d'Arcy, 416 pp.
- JACQUEMIN, G. & J. P. BOUDOT 1999. *Les libellules (Odonates) du Maroc*. Société française d'odonatologie, Bois d'Arcy, 150 pp.
- JÖDICKE, R. (Ed.). 1996. Faunistic data of dragonflies from Spain. En: Studies on Iberian dragonflies, R. Jödicke (ed.). *Adv. Odonatol., Suppl.*, **1**: 155-189.
- JURZITZA, G. 1994. Observaciones de *Aeshna juncea* (L., 1758) en el norte de la provincia de Madrid. *Navasia*, **3**: 7.
- KREBS, C. J. 1986. *Ecología: análisis experimental de la distribución y abundancia*. Editorial Pirámide, Madrid, 782 pp.
- LOHMANN, H. 1992. Ein Beitrag zum status von *Coenagrion freyi* (Bilek, 1954) und zur subspezifischen differenzierung von *C. hylas* (Trybom, 1889), *C. johanssoni* (Wallengren, 1894) und *C. glaciale* (Sélys, 1872), mit bemerkungen zur postglazialen ausbreitung ostpaläarktischer libellen (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, **21**: 421-442.
- LÓPEZ GONZÁLEZ, R. 1983. Odonatos de la Sierra de Gredos. Aspectos faunísticos. *Act. I Congr. Ibérico Entomol. (León)* pp. 399-408.
- MACHADO, A. B. M. 1994. *Aeshna (Hesperaeschna) pauloi* spec. nov. from mountain streams in Brazil (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*, **23**: 159-168.
- MAHATO, M. & D. EDDS 1993. Altitudinal distribution of odonate larvae in Nepal's Gandaki river. *Odonatologica*, **22**: 213-221.
- MAIBACH, A. & C. MEIER 1987. *Atlas de distribution des libellules de Suisse (Odonata) (avec liste rouge)*. Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel, 231 pp.
- MARTÍN, R. 2000. Una excursión odonológica al Pirineos de Lérida. *Bol. Soc. entomol. aragon.*, **27**: 23-26.
- MARTÍNEZ GARCÍA, E. 1989. *La geología y el relieve de Asturias*. En *Enciclopedia Temática de Asturias. Tomo 10. Geografía*, A. Martín (Dir.). Silverio Cañada Ed., Gijón, 336 pp.
- MERRITT, R., N. W. MOORE & B. C. EVERSHPAM 1996. *Atlas of the dragonflies of Britain and Ireland*. The Stationery Office, Londres, 151 pp.
- MICHIELS & VERHEYEN, 1990. A note on *Leucorrhinia dubia* in Spain. *Notul. Odonatol.*, **3**: 77.
- MILNER, A. M., J. E. BRITAIN, E. CASTELLAS & G. E. PETTS 2001. Trends of macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: a synthesis. *Freshw. Biol.*, **46**: 1833-1847.
- NAVÁS, L. 1906. Neurópteros de España y Portugal. *Broteria*, **5**: 145-184.
- NAVÁS, L. 1907. Neurópteros de España y Portugal (cont.). *Broteria (Ser. Zool.)*, **6**: 42-100.
- NAVÁS, L. 1916. Notas entomológicas (2ª serie). 13. Excursión al Valle de Arán (Lérida), 17-28 de julio de 1915. *Bol. Soc. Aragon. Cienc. Nat.*, **15**: 179-194.
- NAVÁS, L. 1917. Excursiones por el Norte de España. *Asoc. Esp. Progr. Cienc. (Congr. Valladolid)*, **6(4)**: 161-179.
- NAVÁS, L. 1924a. *Sinopsis de los Paraneurópteros (Odonatos) de la península ibérica*. Memorias de la Sociedad Entomológica de España, Zaragoza, 69 pp.
- NAVÁS, L. 1924b. Mis excursiones entomológicas del verano de 1924. *Broteria (Ser. Zool.)*, **21**: 115-150.
- OCHARAN, F. J. 1980. Catálogo de la colección de odonatos (Insecta) del Departamento de Zoología de la Universidad de Oviedo. *Bol. cienc. nat. I. D. E. A.*, **26**: 201-208.
- OCHARAN, F. J. 1983. *Calopteryx haemorrhoidalis asturica*, nueva subespecie de caballito del diablo. *Bol. cienc. nat. I. D. E. A.*, **31**: 3-10.
- OCHARAN, F. J. 1984. Odonatos capturados en el Parque Nacional de Covadonga (N. de España). *Bol. cienc. nat. I. D. E. A.*, **34**: 63-67.
- OCHARAN LARRONDO, F. J. 1987. *Los Odonatos de Asturias y de España, aspectos sistemáticos y faunísticos*. Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo, 983 pp.
- OCHARAN LARRONDO, F. J., M. A. ANADÓN ÁLVAREZ, V. X. MELERO CIMAS, S. MONTEREÍN REAL, R. OCHARAN IBARRA, R. ROSA GARCÍA & M. T. VÁZQUEZ FELECHOSA 2003. *Invertebrados de la Reserva Natural Integral de Muniellos, Asturias*. KRK Ediciones, Oviedo, 357 pp+ XXXII pl.
- PASCUAL MARTÍNEZ, M. L., A. RODRÍGUEZ-ALARCÓN, J. HIDALGO ZAMORA, F. BORJA, F. DÍAZ DEL OLMO & C. MONTES DEL OLMO 2000. Distribución y caracterización morfológica y morfométrica de los lagos y lagunas de alta montaña de la España peninsular. En: I. Granados Martínez & M. Toro Velasco (eds.) *Conservación de los lagos y humedales de alta montaña de la Península Ibérica* (UAM ediciones), pp. 51-77.
- PICKUP, J., D., J. THOMPSON & J. H. LAWTON 1984. The life history of *Lestes sponsa* (Hansemann): larval growth (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica*, **13**: 451-459.
- RHEFELDT, G. 2004. Diel pattern of activity, mating and flight behaviour in *Onychogomphus uncatus* (Odonata, Gomphidae). *International Journal of Odonatology*, **7**: 65-71.
- ROMERO LÓPEZ, D. 1992. El relieve de Asturias. En: G. Morales Matos (ed.) *Geografía de Asturias I. La Nueva España*, Oviedo, pp. 1-16.
- SALOÑA BORDAS, M. I. & F. J. OCHARAN 1984. Odonatos de Vizcaya – I: Zigópteros. *Cuad. Invest. Biol. (Bilbao)*, **5**: 45-56.
- SAMWAYS, M. J. 1989. Taxon turnover in Odonata across a 3000 m altitudinal gradient in southern Africa. *Odonatologica*, **18**: 263-274.
- SANTOS, M. 1883. Contribution à la faune de Portugal. Pseudo-Neuroptères. *J. Sc. Math. Phys. Nat.*, **9**: 90-104.
- SCHÜTTE, C. & I. SCHRIMPF 2002. Explaining species distribution in running water systems: larval respiration and growth of two *Calopteryx* species (Odonata, Zygoptera). *Arch. Hydrobiol.*, **153**: 217-229.
- SEABRA, A. F. 1942. Contribuções para o inventário da fauna lusitânica. Insecta. Odonata. *Mems. Est. Mus. Zool. Univ. Coimbra*, **129**: 1-8.
- STERNBERG, K. 1997. Adaptation of *Aeshna caerulea* (Ström) to the severe climate of its environment (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*, **26**: 439-449.
- STERNBERG, K. 1998. Die postglaziale besiedlung Mitteleuropas durch libellen, mit besonderer Berücksichtigung Südwestdeutschlands (Insecta, Odonata). *J. Biogeogr.*, **25**: 319-337.
- TORRALBA BURRIAL, A. & F. J. OCHARAN 2003. Emergencia tardía y voltinismo en *Sympetrum fonscolombi* (Odonata: Libellulidae). *Bol. Soc. entomol. aragon.*, **33**: 279-280.
- TSUDA, S. 1991. *A distributional list of World Odonata*. S. Tsuda, Osaka, 362 pp.
- VASCO ORTIZ, C. A. 1998. *Las libélulas del Altoaragón*. Instituto de Estudios Altoaragoneses, Huesca, 75 pp.
- VEGA ORTEGA, A. 1980. *Libélulas*. Diputación Foral de Navarra, Pamplona, 33 pp.
- WALTHER, G.-R., E. POST, P. CONVEY, A. MENZEL, C. PARMESAN, T. J. BEEBEE, J. M. FROMENTIN, O. HOEGH-GULBERG & F. BAIRLEIN 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**: 389-395.
- WILDERMUTH, H. 1992. Das habitatspektrum von *Aeshna juncea* (L.) in der Schweiz (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*, **21**: 219-233.
- WILDERMUTH, H. 1993. Habitat selection and oviposition site recognition by the dragonfly *Aeshna juncea* (L.): an experimental approach in natural habitats (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*, **22**: 27-44.