

## COMPOSICIÓN BIOGEOGRÁFICA DE LA FAUNA DE LIBÉLULAS (ODONATA) DE LA PENÍNSULA IBÉRICA, CON ESPECIAL REFERENCIA A LA ARAGONESA

Antonio Torralba Burrial<sup>1</sup> & Francisco J. Ocharan<sup>2</sup>

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

<sup>1</sup> antonio@uniovi.es <sup>2</sup> focharan@uniovi.es

**Resumen:** Se actualiza el catálogo de las libélulas de la Península Ibérica, que presenta actualmente 76 especies. Tras el estudio de las áreas de distribución conocidas de estas especies, y valorando su posible centro de dispersión secundario tras las glaciaciones, se asignan a uno de los siguientes tipos de elementos biogeográficos: holártico, eurosiberiano, ponto-oriental, holomediterráneo, mediterráneo occidental, iberomagrebí y etiópico, modificando las clasificaciones previas de acuerdo con los datos actuales. Se trata de una fauna esencialmente mediterránea (66% de sus elementos, destacando los iberomagrebí) con un componente nórdico (21% de elementos eurosiberianos y holárticos) y cierta influencia etiópica (13%). Se analiza la odonofauna aragonesa y se compara con la de otras regiones ibéricas.

**Palabras clave:** Odonata, biogeografía, Península Ibérica, Aragón.

### Biogeographical composition of the Iberian Odonata, with particular emphasis on Aragonese dragonflies

**Abstract:** The check-list of the Odonata of the Iberian Peninsula is updated, with a total of 76 species. Distribution areas and estimated secondary centres of origin and dispersal are analysed. Species are assigned to biogeographical elements: Holarctic, Eurosiberian, Pontic-Eastern, Holomediterranean, West Mediterranean, Ibero-Maghrebian and Ethiopian; previous classifications are modified. The Iberian dragonfly fauna is composed of Mediterranean (66%, mainly Ibero-Maghrebian), northern (21% Eurosiberian and Holarctic) and some Ethiopian (13%) elements. The Aragonese dragonfly fauna is biogeographically analysed and compared with the fauna of Odonata of other Iberian regions.

**Key words:** Odonata, biogeography, Iberian Peninsula, Aragon.

### Introducción

El análisis biogeográfico de cualquier fauna debe partir del conocimiento de las áreas de distribución de sus especies componentes, entendiendo como área de distribución de una especie el área donde ésta se reproduce de forma efectiva (Müller, 1974). La búsqueda de patrones repetitivos en esas áreas de distribución se puede considerar como el lenguaje básico de la biogeografía histórica (Morrone & Crisci, 1995). Precisamente, el análisis de la composición biogeográfica de la odonofauna ibérica, tomando en cuenta sus áreas de distribución actual conocida y su posible origen secundario fue abordado por Ocharan (1988). Otros autores han clasificado parte de las libélulas europeas de acuerdo con sus áreas de distribución mediante otros esquemas: teniendo en cuenta si presentan distribuciones más meridionales o más septentrionales, con asignación de origen (St. Quentin, 1960); las posibles vías de colonización de Europa Central tras las glaciaciones (Sternberg, 1998) o su corología (Grand & Bodout, 2006).

Las clasificaciones de St. Quentin (1960) y de Ocharan (1988) han sido empleadas posteriormente a la hora de analizar biogeográficamente diversas odonofaunas regionales peninsulares (Ferrerías-Romero, 1989; Martín Casacuberta, 2003).

Sin embargo, la adición de nuevas especies a la fauna peninsular, así como el mejor conocimiento de sus distribuciones, hace necesaria la actualización y modificación tanto del catálogo de especies como del tipo de elemento asignado a algunos taxones. Por otra parte, aunque se ha establecido el catálogo de los odonatos de Aragón (Torralba Burrial & Ocharan, 2005), no se ha analizado desde una perspectiva biogeográfica esta fauna.

Así, los objetivos de este trabajo son: 1) Actualizar y modificar la clasificación de las libélulas ibéricas según los tipos de elementos biogeográficos de Ocharan (1988). 2) Aplicar dichos elementos para analizar la composición biogeográfica de la odonofauna aragonesa.

### Material y métodos

#### Zona de estudio

A la hora de estudiar la composición biogeográfica de los odonatos ibéricos, hay que tener en cuenta en primer lugar la situación geográfica de la Península Ibérica. Se encuentra en el sudoeste de Europa, ocupando unos 581 300 km<sup>2</sup> entre los 36° y los 43° 47' de latitud norte. Rodeada en la mayor parte de su perímetro por mar (mar Cantábrico, océano Atlántico y mar Mediterráneo), está separada del resto del continente por un istmo relativamente estrecho (440 km) y ocupado por la elevada cordillera de los Pirineos. Todo ello acentúa su carácter peninsular: se trata pues de una península netamente dibujada, extensa y ancha, presentando además un contorno macizo robusto y regular (Vilà Valentí, 1989). De elevada altitud media (660 m s.n.m.), sus unidades de relieve principales son la Meseta Central (dividida en la Submeseta norte y la sur por la Cordillera Central) y una disposición periférica del resto de relieves peninsulares (López Bermúdez *et al.*, 1989). Esta disposición del relieve y su situación geográfica la convierten en centro de refugio durante las glaciaciones (y de especiación) para muchos grupos de organismos, limitados de esta forma sus contactos con el resto del continente, además de haber sido colonizada también por faunas con otros orígenes.

En realidad, toda la cuenca mediterránea, en la que se encuadra la Península Ibérica, es un área con una historia biogeográfica muy compleja debido a los cambios geológicos y climáticos que se han sucedido durante el Cenozoico. Los cambios más recientes, y por tanto los que más han influido en el modelado de las faunas actuales, son los producidos por las glaciaciones cuaternarias, en especial la última (Würm). Esta influencia se ha traducido en un notable empobrecimiento de las faunas del Paleártico occidental, como puede verse si las comparamos con las de latitudes equivalentes de las regiones Paleártico oriental y Neártica. La destrucción de taxones paleártico occidentales fue incluso mayor que la que indican los datos del número de especies, ya que, al mejorar nuevamente el clima hace unos 12 000 años, bastantes especies orientales se expandieron por Europa colonizándola, mientras que parece que la expansión inversa fue mucho menor (p. ej., Sanmartín *et al.*, 2001).

### Análisis biogeográfico

El estudio del área de distribución de una especie, asociado al conocimiento de su distribución histórica, permite en algunos grupos establecer el área donde se originó una especie (Darwin, 1859; Wallace, 1876). En el caso de los odonatos, la escasez de datos fósiles sobre el grupo dificulta este análisis, ya que el área de distribución actual de una especie (aquello que podemos valorar y sobre lo que tenemos datos) no tiene porque coincidir con su área de origen; ni siquiera tiene porque tener ningún punto en común (Müller, 1974) ya que las áreas de distribución de las especies cambian con el tiempo (p. ej., Hengeveld, 1990; Huggett, 1998). Las distribuciones actuales no sólo reflejan la configuración regional y el clima pasado (p. ej., las glaciaciones comentadas), sino también el actual, como muestran las recientes expansiones hacia el norte de algunos odonatos (Paulson, 2001; Askew, 2004; Hickling *et al.*, 2005). En estos insectos hay que tener en cuenta además su elevada capacidad de dispersión y colonización de nuevos hábitats (p. ej., se han encontrado ejemplares del ésnido africano *Hemianax ephippiger* alcanzando Islandia [Tuxen, 1976] o Guyana [Grand & Boudot, 2006], y del neártico *Anax junius* en el Reino Unido [Corbet, 2000]). Esta elevada capacidad de dispersión motiva en parte que las especies de libélulas tengan un área de distribución mayor que otros artrópodos y que los factores históricos pre-glaciaciones tengan un efecto menor a la hora de explicar la distribución de las distintas especies (no así de linajes superiores) del que tienen en otros grupos (véase, p. ej., Martín-Piera & Sanmartín, 1999).

Lo que sí suele permitir el estudio de estas áreas, y es nuestro caso, es la localización de los centros de dispersión secundarios de estas especies tras la glaciación. Estos centros secundarios de dispersión son zonas en las que las especies han sobrevivido a condiciones ambientales adversas, refugios en los que quedaron aisladas mientras duraban las condiciones desfavorables (Müller, 1974). Estos refugios se comportan como islas y en ellos se dan todas las condiciones para que aparezca el efecto fundador (aislamiento geográfico duradero de pequeñas poblaciones) y comiencen procesos de especiación tanto por anagénesis como por cladogénesis. Por ello el Mediterráneo en general y sobre todo las regiones donde se encontraban estos refugios, presenta un alto porcentaje de endemismos. Pueden considerar-

se estos centros de dispersión secundarios frente a la última glaciación, puesto que las distribuciones de los artrópodos (y otros organismos) a lo largo de los periodos glaciales e interglaciales del Cuaternario han sido variables (p. ej., Elias, 1994).

Lattin (1967) subdividió las zonas que pudieron actuar como refugios en la región mediterránea en nueve centros secundarios, algunos de los cuales pueden identificarse como centros de dispersión de algunas especies de libélulas (Ocharan, 1988; Dumont, 1991). Por esa razón, para el análisis biogeográfico seguiremos el procedimiento de asignar las especies a distintos tipos de elementos según su área de distribución. Se han seguido los tipos de elementos definidos por Ocharan (1988): holárticos, eurosiberianos, pónico-orientales, holomediterráneos, mediterráneo-occidentales, ibero-magrebíes y etiípicos. En los casos dudosos se han considerado los centros secundarios de dispersión que parecen indicar sus distribuciones actuales y la historia climática europea. Desde Ocharan (1988) se ha incrementando el número de especies citadas de la Península Ibérica, algunas de las cuales están presentes en Aragón; se asignan estas especies a dichos tipos de elementos.

El mejor conocimiento de las distribuciones de los odonatos que tenemos actualmente aconseja cambiar el carácter asignado a algunos taxones por dicho autor. En estos casos se discute el cambio efectuado. Se ha atendido especialmente a la información de distribución aportada por Allen *et al.* (1984, 1985), Tsuda (1991), Askew (2004) y Dijkstra & Lewington (2006), y a los criterios biogeográficos expuestos por Dumont (1991, 2003).

No se ha seguido la clasificación de elementos corológicos faunísticos del Paleártico Occidental de Vigna Taglianti *et al.* (1992) por presentar un número excesivo de tipos y en muchos casos muy restrictivos, lo que le resta aplicabilidad al trabajar con grupos de pocas especies y con gran capacidad de dispersión, como son los odonatos. Aunque no se ha seguido, sí que se ha tenido en cuenta el sistema desarrollado por St. Quentin (1960) y las valoraciones de Sternberg (1998).

Diversas regiones ibéricas tienen publicados catálogos que se presupone abarcan la inmensa mayoría de las especies presentes en esas zonas: Andalucía (Ferrerías-Romero, 1989), Asturias (Ocharan & Torralba Burrial, 2004), Cataluña (Martín Casacuberta, 2003), Comunidad Valenciana (Baixeras *et al.*, 2006), Extremadura (Pérez-Bote *et al.*, 2006) y Galicia (Azpilicueta Amorín *et al.*, 2007). Por ello se han empleado dichas regiones para comparar la odonofauna aragonesa y mostrar la variación interregional ibérica.

### Resultados y discusión

Se actualiza el catálogo de los odonatos presentes en la Península Ibérica al recogido en la Tabla I. Son 77 taxones (76 especies) agrupados en 35 géneros y 9 familias. Se indican en la misma tabla el tipo de elemento biogeográfico al que han sido asignados. Las adiciones y eliminaciones de especies, así como los cambios en la asignación al tipo de elemento, se justifican al tratar cada tipo de elemento. Se expone a continuación una nueva clasificación de las libélulas presentes en la Península Ibérica según los elementos definidos por Ocharan (1988).

**Tabla I. Catálogo de los odonatos ibéricos, indicando el tipo de elemento biogeográfico al que han sido asignados.** EL = Elemento. ES = Eusiberiano; ET = etiópico; HM = holomediterráneo; HO = holártico; IM = iberomagrebí; MO = mediterráneo occidental; PO = pónico-oriental.

Taxones	EL
<b>Calopterygidae Sélys en Sélys &amp; Hagen, 1850</b>	
<i>Calopteryx haemorrhoidalis asturica</i> Ocharan, 1983	IM
<i>Calopteryx haemorrhoidalis haemorrhoidalis</i> (Van der Linden, 1825)	MO
<i>Calopteryx virgo meridionalis</i> Sélys, 1873	MO
<i>Calopteryx xanthostoma</i> (Charpentier, 1825)	IM
<b>Lestidae Calvert, 1901</b>	
<i>Chalcolestes viridis</i> (Van der Linden, 1825)	MO
<i>Lestes barbarus</i> (Fabricius, 1798)	PO
<i>Lestes dryas</i> Kirby, 1890	HO
<i>Lestes macrostigma</i> (Eversmann, 1836)	PO
<i>Lestes sponsa</i> (Hansemann, 1823)	ES
<i>Lestes virens virens</i> (Charpentier, 1825)	IM
<i>Sympecma fusca</i> (Van der Linden, 1820)	HM
<b>Platycnemididae Jacobson &amp; Bianchi, 1904</b>	
<i>Platycnemis acutipennis</i> Sélys, 1841	IM
<i>Platycnemis latipes</i> Rambur, 1842	IM
<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771)	ES
<b>Coenagrionidae Kirby, 1890</b>	
<i>Ceragrion tenellum</i> (Villiers, 1789)	MO
<i>Coenagrion caeruleum caeruleum</i> (Fonsbolombe, 1838)	IM
<i>Coenagrion hastulatum</i> (Charpentier)	ES
<i>Coenagrion mercuriale mercuriale</i> (Charpentier, 1840)	IM
<i>Coenagrion puella</i> (Linnaeus, 1758)	PO
<i>Coenagrion pulchellum</i> (Van der Linden, 1825)	ES
<i>Coenagrion scitulum</i> (Rambur, 1842)	HM
<i>Enallagma cyathigerum</i> (Charpentier, 1840)	HO
<i>Erythromma lindenii</i> (Sélys, 1840)	HM
<i>Erythromma viridulum</i> (Charpentier, 1840)	HM
<i>Ischnura elegans</i> (Van der Linden, 1820)	ES
<i>Ischnura graellsii</i> (Rambur, 1842)	IM
<i>Ischnura pumilio</i> (Charpentier, 1825)	PO
<i>Pyrhosoma nymphula</i> (Sulzer, 1776)	MO
<b>Aeshnidae Leach, 1815</b>	
<i>Aeshna affinis</i> (Van der Linden, 1820)	PO
<i>Aeshna cyanea</i> (Müller, 1764)	HM
<i>Anaciaeschna isosceles</i> (Müller, 1767)	HM
<i>Aeshna juncea</i> Linnaeus, 1758	HO
<i>Aeshna mixta</i> (Latreille, 1805)	ES
<i>Anax imperator</i> Leach, 1815	ET
<i>Anax parthenope</i> (Sélys, 1839)	PO
<i>Boyeria irene</i> (Fonsbolombe, 1838)	MO
<i>Brachytron pratense</i> (Müller, 1764)	HM
<i>Hemianax ephippiger</i> (Burmeister, 1839)	ET
<b>Gomphidae Rambur, 1842</b>	
<i>Gomphus graslini</i> Rambur, 1842	IM
<i>Gomphus pulchellus</i> Sélys, 1840	IM
<i>Gomphus simillimus</i> Sélys, 1840	IM
<i>Gomphus vulgatissimus</i> Linnaeus, 1758	PO
<i>Lindenia tetraphylla</i> (Van der Linden, 1825)	PO
<i>Onychogomphus costae</i> Sélys, 1885	IM
<i>Onychogomphus forcipatus unguiculatus</i> Van der Linden, 1820	MO
<i>Onychogomphus uncatus</i> (Charpentier, 1840)	IM
<i>Paragomphus genei</i> (Sélys, 1841)	ET
<b>Cordulegastridae Hagen, 1875</b>	
<i>Cordulegaster bidentata</i> Sélys, 1843	PO
<i>Cordulegaster boltonii</i> (Donovan, 1807)	MO
<b>Corduliidae Sélys en Sélys &amp; Hagen, 1850</b>	
<i>Macromia splendens</i> (Pictet, 1843)	IM

Taxones	EL
<i>Oxygastra curtisii</i> (Dale, 1834)	IM
<i>Somatochlora metallica</i> (Van der Linden, 1825)	ES
<b>Libellulidae Leach, 1815</b>	
<i>Brachythemis leucosticta</i> (Burmeister, 1839)	ET
<i>Crocothemis erythraea</i> (Brullé, 1832)	ET
<i>Diplacodes lefebvrei</i> (Rambur, 1842)	ET
<i>Leucorrhinia dubia</i> Van der Linden, 1825	ES
<i>Leucorrhinia pectoralis</i> (Charpentier, 1825)	ES
<i>Libellula depressa</i> Linnaeus, 1758	PO
<i>Libellula fulva</i> Müller, 1764	PO
<i>Libellula quadrimaculata</i> Linnaeus, 1758	HO
<i>Orthetrum brunneum</i> (Fonsbolombe, 1837)	HM
<i>Orthetrum coerulescens</i> (Fabricius, 1798)	HM
<i>Orthetrum cancellatum</i> (Linnaeus, 1758)	HM
<i>Orthetrum chrysostigma</i> (Burmeister, 1839)	ET
<i>Orthetrum nitidinerve</i> (Sélys, 1841)	IM
<i>Orthetrum trinacria</i> (Sélys, 1841)	ET
<i>Selysiothemis nigra</i> (Van der Linden, 1825)	PO
<i>Sympetrum flaveolum</i> (Linnaeus, 1758)	ES
<i>Sympetrum fonscolombii</i> (Sélys, 1841)	HM
<i>Sympetrum meridionale</i> (Sélys, 1841)	PO
<i>Sympetrum pedemontanum</i> (Müller in Allioni, 1766)	ES
<i>Sympetrum sanguineum</i> (Müller, 1764)	HM
<i>Sympetrum sinaticum</i> Dumont, 1977	PO
<i>Sympetrum striolatum</i> (Charpentier, 1840)	ES
<i>Sympetrum vulgatum ibericum</i> Ocharan, 1985	IM
<i>Trithemis annulata</i> (Palisot de Beauvois, 1805)	ET
<i>Zygonyx torridus</i> (Kirby, 1889)	ET

### Elementos holárticos (HO)

Estas especies están presentes en el conjunto de la región holártica. Cuatro especies, sin cambios con respecto a Ocharan (1988). Utilizamos la distribución de *Libellula quadrimaculata* como ejemplo de este tipo de elemento (figura 1).

### Elementos eurosiberianos (ES)

Su área de distribución abarca la mayor parte del norte de Asia así como el norte y centro de Europa (al menos). St. Quentin (1960) considera que son taxones asiáticos que se han expandido hacia occidente. Grand & Boudot (2006) consideran que algunas de estas especies preexistían en realidad durante la glaciación Würm en las zonas de tundra turbosa y las zonas arbóreas húmedas del oeste de Europa, y con el retraimiento de los glaciares habrían quedado en localidades de altitud y/o se habrían extendido hacia el norte. Sin embargo, hay que tener en cuenta que en el paleártico se da un patrón de distribuciones asimétrico, siendo más comunes los pasos del oriente al occidente que al revés (Sanmartín *et al.*, 2001). En algunas especies concretas la explicación del refugio europeo sería posible, pero en general es más probable la dispersión desde Asia.

Se ha decidido modificar la abreviatura de los elementos eurosiberianos (EU en Ocharan, 1988) a ES por reflejar mejor su distribución y por coherencia con las del resto de elementos.

Desde la publicación del catálogo de Ocharan (1988) se ha descubierto la presencia de una serie de taxones eurosiberianos en la Península Ibérica: *Leucorrhinia dubia* (primera cita de Bonet Betoret, 1992), *Coenagrion hastulatum* (Martín, 1995), *Coenagrion pulchellum* (Anselin & Hoste, 1996), *Somatochlora metallica* (Dantar & Martín, 1999), y

*Leucorrhinia pectoralis* (Dantar & Martín, 1999). Su presencia ya había sido sugerida en dicho catálogo (salvo *L. pectoralis*), junto con la de otras especies no encontradas hasta el momento. *L. dubia* fue clasificada como elemento eurosiberiano por Ferreras-Romero (1989). Martín Casacuberta (2004) considera que *C. pulchellum* es un elemento pónico-oriental, mientras que las otras tres las considera eurosiberianas. Todas ellas presentan una distribución típica de un elemento eurosiberiano en la parte europea, pero hay que señalar que en dos casos el taxon no habita en la parte asiática (siberiana). Así *L. dubia* presenta caracteres distintos en Asia, donde se encuentra la subespecie *L. d. orientalis* Belyshev, 1956, y *C. pulchellum* tiene como límite oriental de distribución el oeste de Siberia. Debido a su escasa presencia o falta en la parte oriental del Mediterráneo, así como su distribución general, consideramos que *C. pulchellum* se encuentra mejor encuadrado como elemento eurosiberiano.

Se modifica el tipo de elemento de *Platycnemis pennipes* de PO (Ocharan, 1988) a ES. El género *Platycnemis* Burmeister, 1839, ha tenido diversos procesos de especiación en la cuenca mediterránea, tanto en la parte occidental (*P. acutipennis*, *P. latipes*, *P. subdilatata* Sélys, 1849) como oriental (*P. dealbata* Sélys en Sélys & Hagen, 1850, *P. kervillei* [Martin, 1909]), pero la especie que nos ocupa mantiene una distribución en Europa correspondiente con un elemento ES, llegando hasta el río Yenisei en el oeste de Siberia. Grand & Boudot (2006) la clasifican también como especie eurosiberiana.

*Sympetrum striolatum* está ampliamente distribuido por Europa, llegando hasta Mongolia y Japón. Los individuos del centro y este de Asia han sido descritos como subespecies o formas diferenciadas. Sin embargo, parecen existir clinas entre estas supuestas subespecies (ver lo indicado por Dumont, 2003, para Mongolia), que de confirmarse podrían cuestionar el estatus taxonómico de dichas poblaciones. La distribución de *S. striolatum* no se corresponde exactamente con un elemento ES, debido a que la especie es más rara en el noreste de Europa y a las citadas formas orientales. No obstante, estamos de acuerdo con Dumont (2003) en considerarlo un elemento eurosiberiano.

Se ha decidido utilizar la distribución de *Lestes sponsa* como ejemplo de este tipo de elemento (figura 2).

### Elementos pónico-orientales (PO)

Tienen un área de distribución centrada en Asia Menor y/o en la Península Balcánica; de extensión variable, pueden llegar a ocupar la parte europea de la cuenca mediterránea y amplias zonas de Europa central y Oriente Medio.

Dentro de ellos, *Lestes barbarus*, *Lestes macrostigma*, *Ischnura pumilio*, *Aeshna affinis* y *Sympetrum meridionale* presentan una distribución peculiar. En efecto, la distribución de estos taxones abarca la totalidad, o gran parte, de la cuenca mediterránea con una extensión variable hacia Europa central o incluso septentrional. Además se extienden por Oriente Medio y Persia hasta alcanzar Asia Central (Mongolia y Cachemira en el caso de *Lestes barbarus*) a través de uno o varios corredores zúngaros (Dumont, 2003). Debido a esto, Dumont (2003) considera que son elementos de mediterráneo-orientales a irano-turanos. Ambos tipos de elementos son considerados de igual modo en la clasificación de Ocharan (1988), como pónico-orientales. Es el caso

claro de *L. macrostigma* y *A. affinis*, y menos marcado de *L. barbarus*, *S. meridionale* e *I. pumilio*, cuya distribución se rarifica hacia el occidente del Mediterráneo. Esta última ya especie estaba clasificada como pónico-oriental en Ocharan (1988) pero las otras cuatro especies lo habían sido como holomediterráneas.

La distribución de *Cordulegaster bidentata* no se ajusta a ninguno de los elementos definidos en Ocharan (1988). El género *Cordulegaster* Leach, 1815 presenta en la región mediterránea (y en Europa) una especie ampliamente extendida (*C. boltonii*), varios endemismos de distribución muy limitada (*C. princeps* Morton, 1916, *C. trinacriae* Waterston, 1976, *C. heros* Theischinger, 1979, *C. picta* Sélys, 1854, *C. insignis* Schneider, 1845 y *C. helladica* [Lohmann, 1993]) y un endemismo europeo con distribución centrada en la parte central y oriental de la cuenca norte del mediterráneo y expandida hacia el norte (*C. bidentata*). El centro de mayor abundancia de especies de *Cordulegaster* en Europa es el centro pontomediterráneo de De Lattin. En este contexto, y dadas las distribuciones del resto de especies, puede parecer más probable una expansión desde este centro hacia el resto de su distribución actual, con invasión posterior de la Península Italiana donde se encontraba *C. trinacriae*, que su refugio en ambos centros. Sería la especie PO del género con un mayor éxito en su expansión, abarcando su distribución una zona mucho mayor a la de *C. heros*, la siguiente especie de este tipo del género en cuanto a extensión.

Se ha decidido utilizar la distribución de *Ischnura pumilio* como ejemplo de este tipo de elemento (figura 3).

### Elementos holomediterráneos (HM)

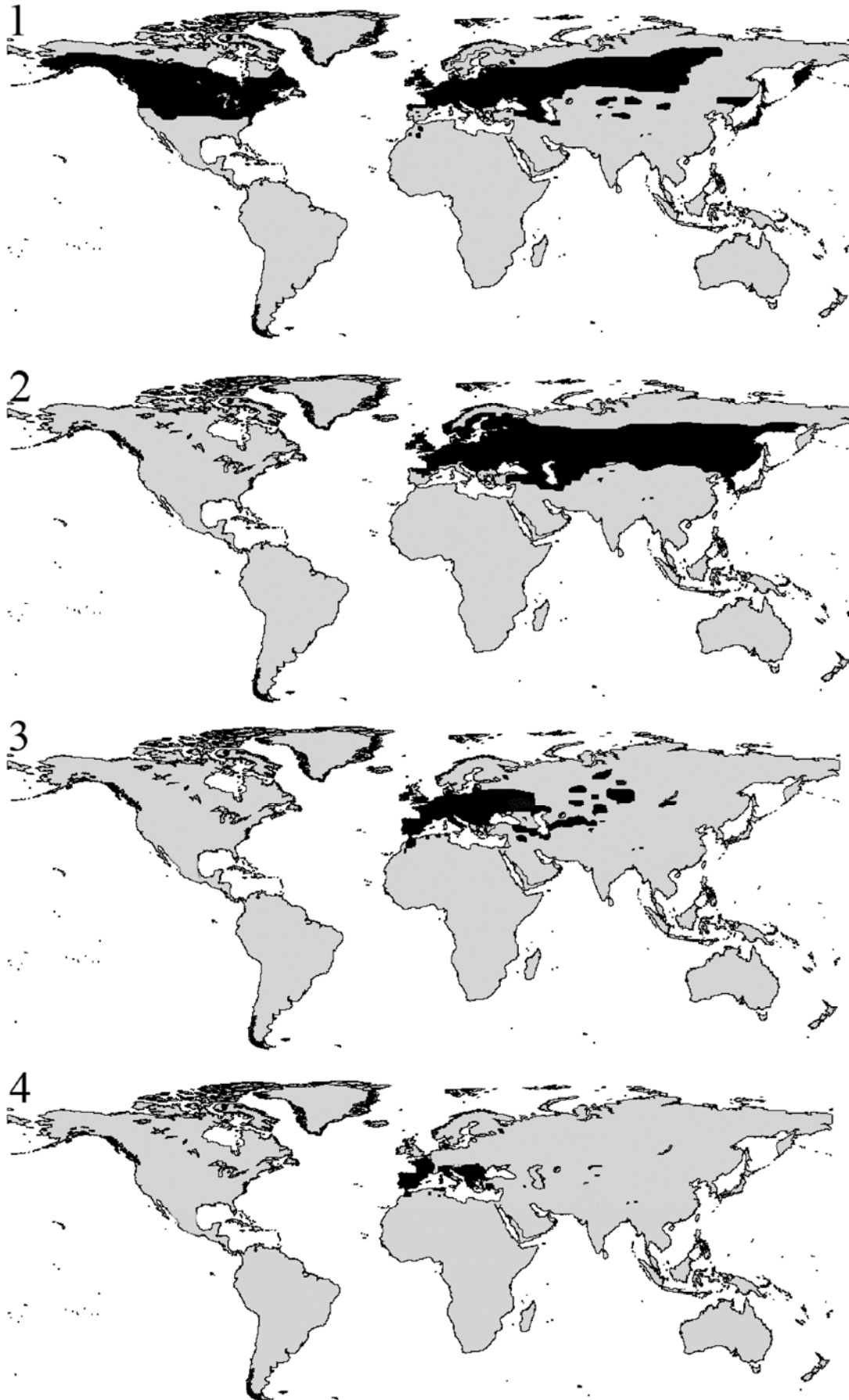
Su área de distribución abarca el noroeste de África y todo el norte del Mediterráneo, llegando hasta Asia Menor; en muchos casos, también hasta el centro o el norte de Europa.

Dumont (2003) considera a *Sympetrum fonscolombii* como elemento mediterráneo con afinidades irano-turanas. Esto puede parecer sorprendente dada la amplísima distribución africana de esta especie que cubre gran parte del continente (p. ej., es sumamente común en Sudáfrica, Tarboton & Tarboton, 2002). Sin embargo, y dado que *Sympetrum* Newman, 1833, es un amplio género de distribución exclusivamente holártica excepto por la especie en cuestión, podemos suponer una invasión de África posterior a su especiación y no al revés, por lo que aceptamos su criterio y lo consideramos como holomediterráneo.

Dado que en *Erythromma viridulum* la expansión oriental de su distribución es pequeña (norte de Israel, hasta los ríos Tigris y Éufrates: Dumont, 1991) y abarca toda la cuenca norte mediterránea, estando presente también en las montañas marroquíes, modificamos su carácter de pónico-oriental (Ocharan, 1988) a holomediterráneo, que refleja mejor su distribución.

*Erythromma lindeni* es trasladado también a este grupo (considerado como mediterráneo-occidental por Ocharan, 1988), ya que su distribución así lo aconseja. Está presente en el Magreb y en toda la cuenca norte y este del Mediterráneo (en el valle del Jordán parece habitar una subespecie endémica) incluidas las islas; con expansión hacia el norte (llega hasta Polonia).

El caso de *Brachytron pratense* es especial, ya que su distribución no se ajusta a ninguno de los elementos defini-



**Fig. 1-4.** Ejemplos de distribuciones mundiales de los distintos tipos de elementos biogeográficos. 1: Elemento holártico *Libellula quadrimaculata* Linnaeus, 1758. 2: Elemento eurosiberiano *Lestes sponsa* (Hansemann, 1823). 3: Elemento ponto-oriental *Ischnura pumilio* (Charpentier, 1825). 4: Elemento holomediterráneo *Coenagrion scitulum* (Rambur, 1842) (Datos extraídos de: Corbet *et al.*, 1960; Askew, 2004; Dijkstra & Lewington, 2006. Mapa base: Olson *et al.*, 2001).

dos por Ocharan (1988), aunque dicho autor lo clasifica como pónico-oriental. *B. pratense* forma un género mono-específico y su distribución actual se asemeja a la de una especie eurosiberiana distribuida tan sólo en Europa. Según un reciente análisis filogenético (von Ellenrieder, 2002), su grupo hermano es el género *Tetracanthagyna* Selys, 1883, con una distribución reducida al SE de la región Oriental (SE de Asia, Borneo e isla de Luzón) (Allen *et al.*, 1985). Se podría tratar de un taxón refugiado en la región mediterránea durante las glaciaciones, que posteriormente se ha expandido por Europa central y norte, quedando muy reducido en dicha región mediterránea. No puede ser considerado como un elemento eurosiberiano debido a que no lo es su centro de dispersión. En la Península Ibérica su presencia actual comprobada es testimonial. Mapas de distribución reciente (Dijkstra & Lewington, 2006) indican una mayor presencia en las partes mediterráneas central (Italia, islas Tirrenas) y oriental (península helena) y con expansión hacia el norte. En este contexto, resulta sumamente improbable plantear que se refugiara en el centro atlantomediterráneo, pudiendo estar en uno o varios de los otros centros mediterráneos (pontomediterráneo, adriatomediterráneo o tirreno). Probablemente deberíamos definir un nuevo tipo de elemento que abarcara los refugios de la parte central y oriental de la cuenca mediterránea (así como los elementos mediterráneo-occidentales han sido definidos con respecto a los refugios de la parte central y occidental) para describir esta distribución, y tal vez valorar la inclusión de alguna otra especie. No obstante, de momento lo clasificaremos como elemento holomediterráneo, aunque no se comporta como estos elementos, difiriendo bastante en su distribución.

Se ha decidido utilizar la distribución de *Coenagrion scitulum* como ejemplo de este tipo de elemento (figura 4).

#### Elementos mediterráneo-occidentales (MO)

Ocupan la parte del Mediterráneo occidental. Ocharan (1988) los define como distribuidos por el Magreb, la Península Ibérica, el sur de Francia, la península Italiana y sus islas. Provenirían de los centros de dispersión secundarios de Lattin atlantomediterráneo, tirreno y/o adriatomediterráneo.

*Calopteryx haemorrhoidalis haemorrhoidalis* aparece en Ocharan (1988) como elemento ibero-magrebí, dado que este autor aceptó la validez y presencia de la ssp. *occasi* Capra, 1945 que habitaría en el norte de Italia, sur de Francia y la franja sur de los Pirineos hasta el País Vasco. Sin embargo, la división en subespecies de este taxón es compleja, debido a la variabilidad en algunos de los caracteres con los que fueron descritas. Por otra parte, la validez de estos taxones no está del todo clara. En la Península Ibérica, Lieftinck (1966) asigna un macho proveniente de Jaca (Huesca) a la ssp. *occasi* Capra, 1945. Posteriormente, Ocharan Larrondo (1987) indica que ha estudiado ejemplares de esta subespecie de Vizcaya y considera acertada la asignación de Lieftinck. Esa distribución, manteniendo a *occasi* en el norte de Aragón, sigue apareciendo recientemente (Boudot en Ruppell *et al.*, 2005). No obstante, otros autores han expresado sus dudas sobre la validez de *occasi* o la han rechazado (Heymer, 1973; Compte Sart, 1963; Maibach, 1987; Grand & Boudot, 2006). Atendiendo a la descripción original, los machos de esta subespecie se diferenciarían por la coloración alar, presentando el cuarto distal de las alas anteriores aclarado (Capra, 1945). Los ejem-

plares que hemos capturado en Aragón presentan una cierta variabilidad con respecto a este carácter, pudiendo extenderse la mancha alar hasta el ápice o presentando la parte distal aclarada. En la Colección de Artrópodos del Departamento de Biología de Organismos y Sistemas se encuentran depositados ejemplares de otras regiones ibéricas con las mismas características. Por lo tanto, debemos asignar los ejemplares ibéricos a la subespecie nominal, dentro de cuyo rango de variación entrarían los ejemplares anteriormente adscritos a la ssp. *occasi*. Incluida en su momento (Ocharan, 1988) debemos eliminar esta subespecie del catálogo de los odonatos ibéricos y considerar a *C. h. haemorrhoidalis* como elemento mediterráneo-occidental.

*Chalcolestes viridis* ocupa una gran parte de la sub-cuenca occidental del Mediterráneo: Magreb, Península Ibérica, Francia, Italia y las islas comprendidas en esa área. Además, presenta una fuerte expansión hacia el norte y el noreste (a través de Europa central). El límite sureste de su distribución no se conoce con precisión, debido a la confusión con la otra especie del género, la muy similar *Chalcolestes parvidens* Artobolevskii, 1929. *C. parvidens*, anteriormente considerada como subespecie de *C. viridis*, se distribuye fundamentalmente por el oriente del Mediterráneo: Grecia, Balcanes y, en menor medida, Caucaso y Oriente Medio. Teniendo en cuenta esas distribuciones, no podemos mantener la clasificación de *C. viridis* como elemento holomediterráneo que diera Ocharan (1988), ya que podemos descartar muy probablemente su refugio durante las glaciaciones en el centro secundario de dispersión pontomediterráneo (que sería el adecuado por su distribución para *C. parvidens*), y debemos clasificarlo como elemento MO.

La distribución de *Boyeria irene* es considerada por Ocharan (1988) como un elemento IM. Sin embargo, su distribución abarca, además de la Península Ibérica y parte del Magreb, el sur, centro y parte del Norte de Francia, la parte occidental de Italia, Sicilia y las islas tirrenas (en Creta habita la especie vicaria *B. cretensis* Peters, 1991) (Dijkstra & Lewington, 2006), por lo que no sería un elemento IM tal y como lo define Ocharan (1988). No es posible determinar con seguridad su dispersión reciente a partir del centro secundario atlantomediterráneo y por tanto, consideramos este taxón como elemento MO.

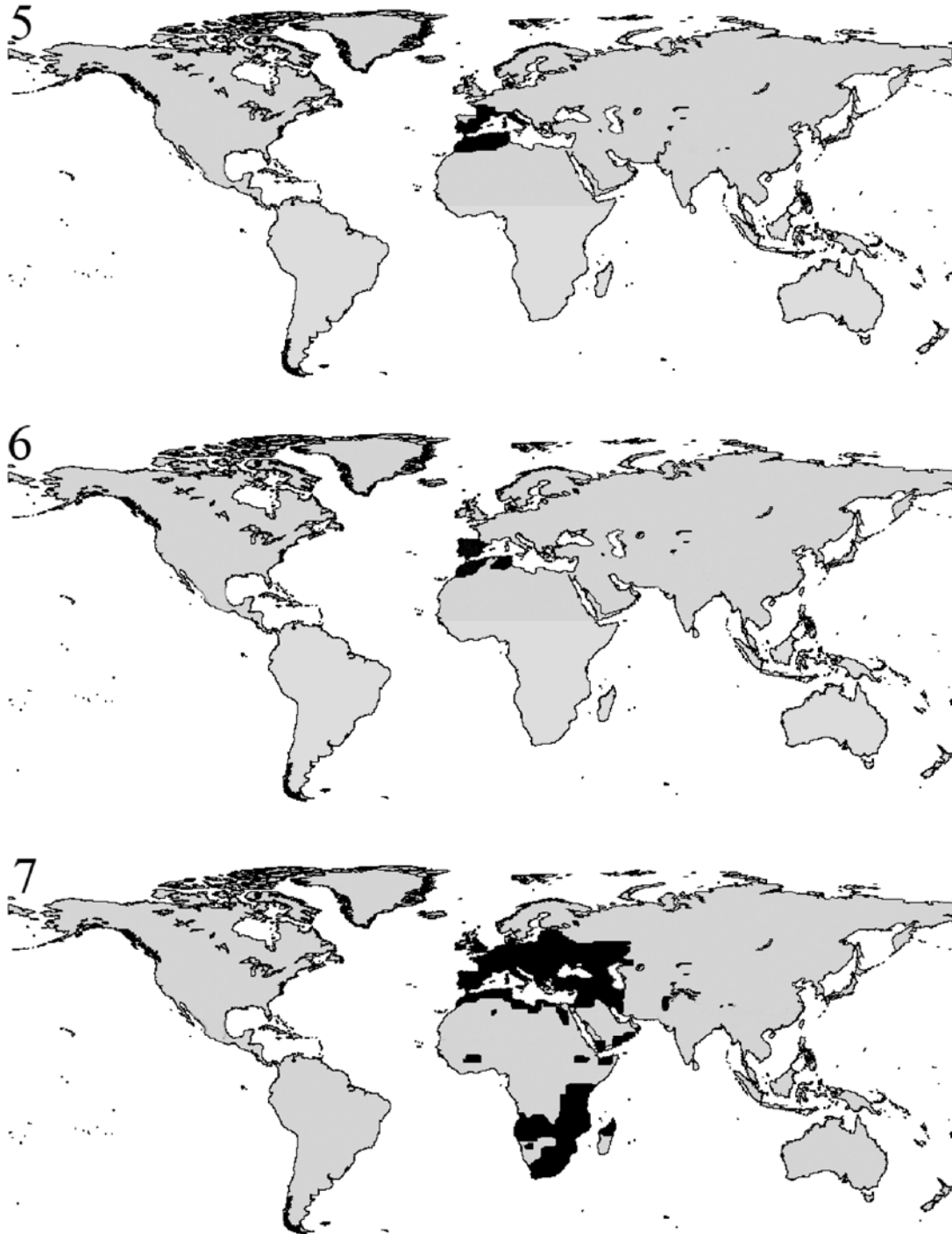
*Cordulegaster boltonii* es considerado como un elemento holomediterráneo por Ocharan (1988). Sin embargo, falta en toda la parte oriental de la cuenca mediterránea, región que ocupan otras especies de *Cordulegaster* (ver lo dicho en *Cordulegaster bidentata*). Su distribución aconseja clasificarlo como elemento mediterráneo-occidental, si bien con una importante expansión hacia el norte y el noreste.

Se ha decidido utilizar la distribución de *Calopteryx haemorrhoidalis haemorrhoidalis* como ejemplo de este tipo de elemento (figura 5).

#### Elementos ibero-magrebíes (IM)

Área de distribución limitada a la Península Ibérica y el NW paleártico de África, en bastantes casos abarca también el SW-S de Francia (hasta la Liguria italiana). Su refugio glacial y posterior centro de expansión estaría en el centro secundario atlantomediterráneo de De Lattin.

Las poblaciones ibéricas de *Lestes virens virens* presentan diferencias (principalmente de coloración, y en especial del pterostigma) frente al resto de poblaciones europeas,



**Fig. 5-7.** Ejemplos de distribuciones mundiales de los distintos tipos de elementos biogeográficos. 5: Elemento mediterráneo-occidental *Calopteryx haemorrhoidalis haemorrhoidalis* (Van der Linden, 1825). 6: Elemento ibero-magrebí *Ischnura graellsii* (Rambur, 1842). 7: Elemento etiópico *Anax imperator* Leach, 1815. (Datos extraídos de: Corbet *et al.*, 1960; Askew, 2004; Dijkstra & Lewington, 2006. Mapa base: Olson *et al.*, 2001).

unas adscritas a la subespecie *L. v. vestalis* Rambur, 1842 y otras supuestamente a la subespecie nominal. Hay que hacer notar que existe un buen número de formas asociadas entre sí y con esta especie cuyo estatus taxonómico no está claro (*L. virens virens*, *L. virens vestalis*, *L. virens marikowskii* Belyshev, 1961 y *L. numidicus* Samraoui, Weekers & Dumont, 2003). No obstante, las poblaciones ibéricas deben ser adscritas a la subespecie nominal, ya que la localidad típica de la especie es Lusitania. La distribución de esta

subespecie se corresponde claramente con un elemento ibero-magrebí.

Se mantiene en el catálogo, como elemento iberomagrebí, a *Calopteryx haemorrhoidalis asturica*, por presentar características fenotípicas distintas a los ejemplares de la especie del resto de la Península, aunque ver lo dicho para *Calopteryx haemorrhoidalis* en los elementos MO.

Se ha decidido utilizar la distribución de *Ischnura graellsii* como ejemplo de este tipo de elemento (figura 6).

## Elementos eti6picos (ET)

Su 1rea de distribuci3n est1 centrada en el 1frica tropical y subtropical, siendo generalmente la de los taxones que llegan hasta la Península Ibérica muy amplia.

*Anax imperator* figura en Ocharan (1988) como elemento p3ntico-oriental. Se trata sin duda de un error, ya que su 1rea de distribuci3n se adecua con la de un elemento eti6pico expandido hacia el norte y el este, y as1 lo consideraremos. Precisamente se ha decidido utilizar la distribuci3n de *Anax imperator* como ejemplo de este tipo de elemento (figura 7).

## La odonatofauna de Arag3n en el contexto ibérico

La composici3n zoogeogr1fica de la odonatofauna de la Península Ibérica, de Arag3n y de otras comunidades aut3nomas de las que se tienen datos, se indica en la figura 8.

Por lo que respecta a la odonatofauna ibérica se trata de una fauna esencialmente mediterr1nea (66% de sus elementos) con un componente n3rdico (21% de elementos eurosiberianos y hol1rticos) y cierta influencia eti6pica (13%). Entre los elementos mediterr1neos destacan los elementos ibero-magreb1es, algo m1s de la quinta parte de las especies presentes en la Península Ibérica, que tienen una distribuci3n reducida, si bien no podemos hablar de aut3nticos endemismos ibéricos.

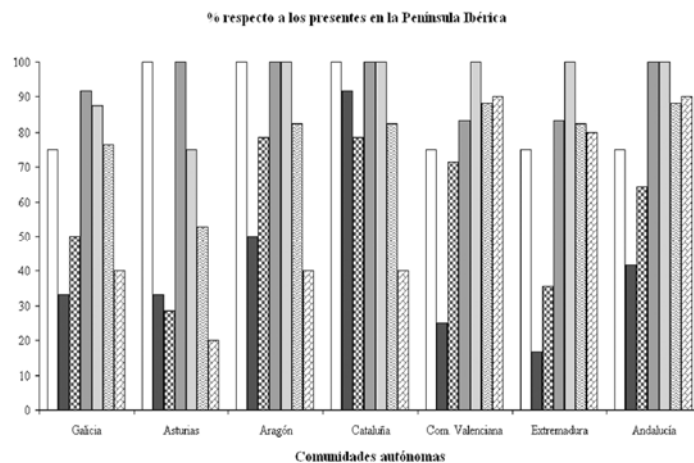
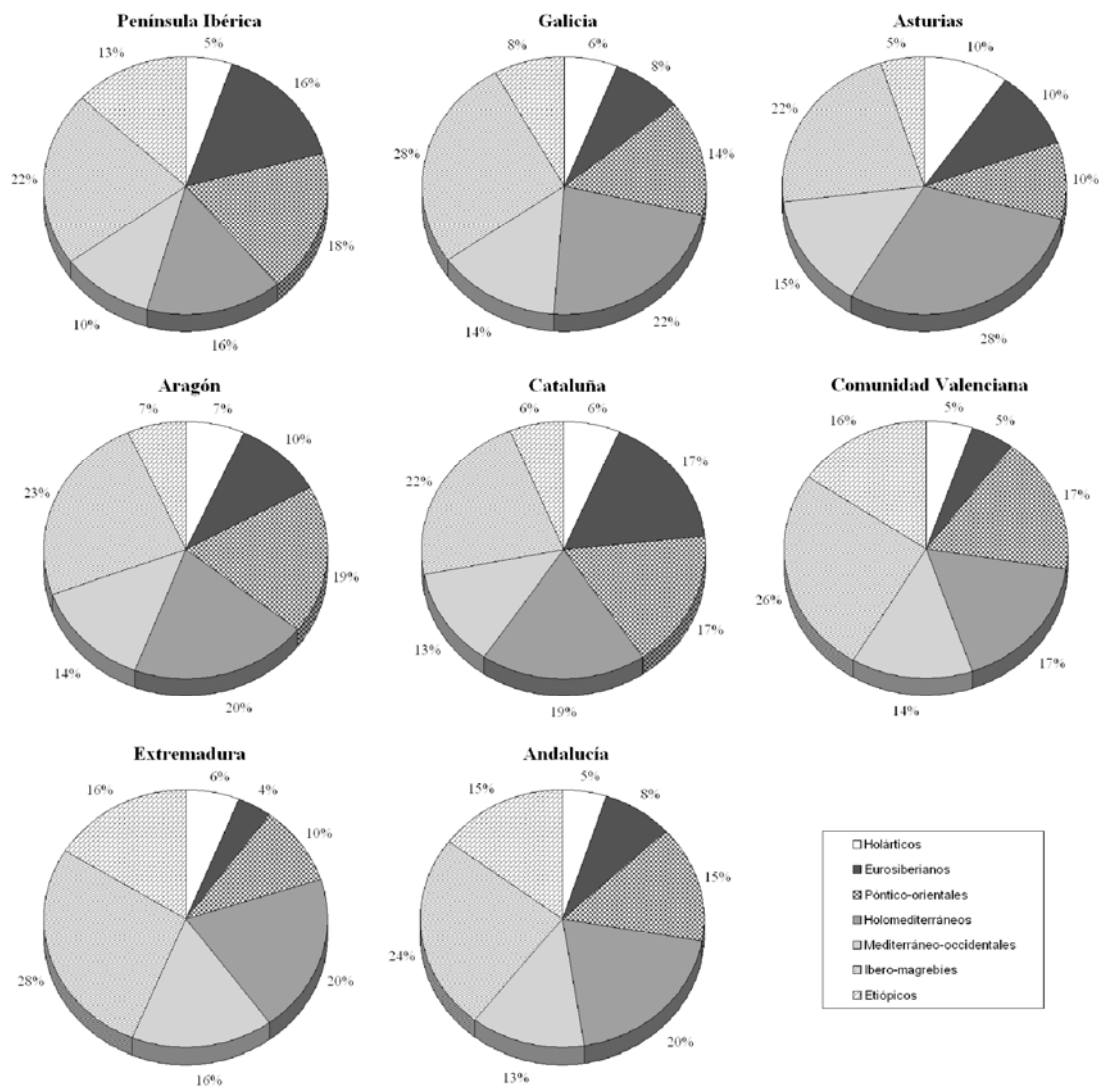
La odonatofauna de Arag3n sigue las mismas l1neas generales. Se han encontrado en Arag3n todos los elementos hol1rticos, holomediterr1neos y mediterr1neo-occidentales presentes en la Península Ibérica. La falta de seis elementos eti6picos que no llegan hasta aqu1 en su distribuci3n y de cinco elementos eurosiberianos que s3lo se han encontrado hasta ahora en Catalu1a, incrementa el porcentaje de los tres tipos citados en primer lugar.

Al comparar la composici3n de las odonatofaunas de distintas comunidades aut3nomas, los resultados se aproximan a los esperados dada su situaci3n en la Península Ibérica. As1, en Catalu1a es donde mayor porcentaje representan los elementos eurosiberianos (debido a las especies que s3lo han sido capturadas en los Pirineos catalanes) y con el mismo n3mero de especies del resto de elementos que Arag3n. En Asturias observamos una peque1a disminuci3n del n3mero de elementos eurosiberianos (por su lejan1a a los Pirineos) y una mayor disminuci3n en cuanto a los elementos eti6picos, ibero-magreb1es y mediterr1neo-occidentales. En el caso de las comunidades del levante y sur peninsular (Comunidad Valenciana, Andaluc1a, Extremadura) aparece una mayor importancia de los elementos eti6picos (de los que se han encontrado en esas comunidades m1s especies) y una disminuci3n de la de los eurosiberianos.

## Bibliograf1a

- ANSELIN, A. & I. HOSTE 1996. Dragonfly records from the Sierra de la Demanda and the Sierra de Urb13n, Spain, with notes on habitat and altitudinal range. *Studies on Iberian Dragonflies. Adv. Odonatol.*, **Suppl. 1**: 9-12.
- ALLEN, D., L. DAVIES & P. TOBIN 1984. *The dragonflies of the world: a systematic list of the extant species of Odonata. Vol. 1. Zygoptera, Anisozygoptera*. Societas Internationalis Odonatologica, Utrecht, 127 pp.
- ALLEN, D., L. DAVIES & P. TOBIN 1985. *The dragonflies of the world: a systematic list of the extant species of Odonata. Vol. 2. Anisoptera*. Societas Internationalis Odonatologica, Utrecht, 151 pp.
- ASKEW, R. R. 2004. *The dragonflies of Europe (revised edition)*. Harley Books, Colchester, 308 pp.
- AZPILICUETA AMOR1N, M., C. REY RA1O, F. DOCAMPO BARRUECO, X. C. REY MU1IZ & A. CORDERO RIVERA 2007. A preliminary study of biodiversity hotspots for odonates in Galicia, NW Spain. *Odonatologica*, **36**: 1-12.
- BAIXERAS, J., J.M. MICHELENA, P. GONZ1LEZ, F. OCHARAN, C. QUIRCE, M.A. MARCOS, E. SOLER, J. DOMINGO, S. MONTAGUD, A. GUTIÉRREZ & M. ARLES 2006. *Les libèl·lules de la Comunitat Valenciana*. Generalitat Valenciana, Conselleria de Territori i Habitatge, Valencia, 170 pp.
- BONET BETORET, C. 1992. Sobre algunas especies raras de libelulidos en Espa1a. *Navasia*, **1**: 4.
- CAPRA, F. 1945. Odonati di Liguria. *Annali del Museo civico di Storia Naturale di Genova*, **62**: 253-275.
- COMPTE SART, A. 1963. Revisi3n de los odonatos de Baleares. *Publ. Inst. Biol. Apl. Barc.*, **35**: 33-81.
- CORBET, P. S. 2000. The first recorded arrival of *Anax junius* Drury (Anisoptera: Aeshnidae) in Europe: a scientist's perspective. *International Journal of Odonatology*, **3**: 153-162.
- CORBET, P. S., C. LONGFIELD & N. W. MOORE 1960. *Dragonflies*. Collins, Londres, 260 pp.
- DANTAR J. & R. MART1N 1999. *Somatochlora metallica* (Van der Linden, 1825) (Odonata: Corduliidae) y *Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier, 1825) (Odonata: libellulidae), dos nuevas especies de libelulas para la Península Ibérica. *Bolet1n de la Asociaci3n espa1ola de Entomolog1a*, **23**(1-2): 147.
- DARWIN, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, Londres, 502 pp.
- DIJKSTRA, K-D.B. & R. LEWINGTON (eds.) 2006. *Field guide to the dragonflies of Britain and Europe*. British Wildlife Publishing, Dorset, 320 pp.
- DUMONT, H.J. 1991. *Odonata of the Levant*. Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalén, 297 pp.
- DUMONT, H.J. 2003. Odonata from the Republic of Mongolia and from the autonomous Region of Inner Mongolia. *International Journal of Odonatology*, **6**: 127-146.
- ELIAS, S. A. 1994. *Quaternary insects and their environments*. Smithsonian Institution Press, Washington, 284 pp.
- FERRERAS-ROMERO, M. 1989. Los odonatos de Andaluc1a (Espa1a). An1lisis zoogeogr1fico. *Misc. Zool.*, **13**: 63-71.
- GRAND, D. & J. P. BOUDOT. 2006. *Les libellules de France, Belgique et Luxembourg*. Biotope, Mèze, 480 pp.
- HENGVELD, R. 1990. *Dynamic biogeography*. Cambridge University Press, Cambridge, 249 pp.
- HEYMER, A. 1973. *Verhaltensstudien an prachlibellen*. Verlag Paul Parey, Berl1n, 100 pp.
- HICKLING, R., D.B. ROY, J.K. HILL & C.D. THOMAS 2005. A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology*, **11**: 502-506.
- HUGGETT, R. J. 1998. *Fundamentals of Biogeography*. Routledge, Londres, 261 pp.





**Fig. 8.** Comparación de la composición biogeográfica de la odonofauna aragonesa en el contexto ibérico. Se han incluido aquellas regiones con un conjunto de datos importante: Galicia (Azpilicueta Amorín *et al.*, 2007), Asturias (Ocharan & Torralba Burrial, 2004), Aragón (Torralba Burrial & Ocharan, 2005), Cataluña (Martín Casacuberta, 2003), Comunidad Valenciana (Baixeras *et al.*, 2006), Extremadura (Pérez-Bote *et al.*, 2006) y Andalucía (Ferrerías-Romero, 1989).

- LATTIN, G. DE 1967. *Grundriss der Zoogeographie*. Jena.
- LIEFTINCK, M. A. 1966. A survey of the dragonfly fauna of Morocco (Odonata). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **42**: 1-63.
- LÓPEZ BERMÚDEZ, F., A. GÓMEZ OTIZ & B. TELLO RIPA 1989. El relieve. En: *Geografía de España*, Ed. Planeta, Barcelona, Tomo 1, pp. 86-231.
- MAIBACH, A. 1987. Révision systématique du genre *Calopteryx* Leach pour l'Europe occidentale (Zygoptera: Calopterygidae). 3. Révision systematique, étude bibliographique, désignation des types et clé de détermination. *Odonatologica*, **16**: 145-174.
- MARTÍN, R. 1995. Una excursión a los lagos de Meranges (Pirineos de Girona). *Navasia*, **4**: 6.
- MARTÍN CASACUBERTA, R. 2003. Odonatos de Cataluña: catálogo y análisis geográfico. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, **28** (1-2): 55-69.
- MARTÍN-PIERA, F. & I. SANMARTÍN 1999. Biogeografía de áreas y biogeografía de artrópodos holárticos y mediterráneos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **26**: 535-560.
- MORRONE, J. J. & J. V. CRISCI. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**: 373-401
- MÜLLER, P. 1974. *Introducción a la Zoogeografía*. (Edición 1979). Editorial Blume, Barcelona, 232 pp.
- OCHARAN, F. J. 1988. Composición de la odonofauna ibérica. *Rev. Biol. Univ. Oviedo*, **6**: 83-93.
- OCHARAN, F. J. & A. TORRALBA BURRIAL 2004. La relación entre los odonatos y la altitud: el caso de Asturias (Norte de España) y la Península Ibérica (Odonata). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **35**: 103-116.
- OCHARAN LARRONDO, F. J. 1987. *Los Odonatos de Asturias y de España. Aspectos sistemáticos y faunísticos*. Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo, Oviedo, 983 pp.
- OLSON, D. M., E. DINERSTEIN, E. D. WIKRAMANAYAKE, N. D. BURGESS, G. V. N. POWELL, E. C. UNDERWOOD, J. A. D'AMICO, I. ITOUA, H. STRAND, J. C. MORRISON, C. J. LOUCKS, T. F. ALLNUTT, T. H. RICKETTS, Y. KURA, J. F. LAMOREUX, W. W. WETTENGEL, P. HEDAO & K. R. KASSEM 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience*, **51**: 933-938.
- PAULSON, D. R. 2001. Recent Odonata records from southern Florida - effects of global warming? *International Journal of Odonatology*, **4**: 57-69.
- PÉREZ-BOTE, J. L., J. M. TORREJÓN, F. FERRI, A. J. ROMERO, J. M. GARCÍA & A. GIL 2006. Aproximación al atlas odonológico de Extremadura (SO de la Península Ibérica) (Odonata). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **39**: 329-343.
- RÜPPELL, G., D. HILFERT-RÜPPELL, G. REHFELDT & C. SCHÜTTE 2005. *Die prachlibellen Europas*. Gattung Calopteryx. Westarp Wissenschaften, Hohenwarleben, 255 pp.
- SANMARTÍN, I., H. ENGHOFF & F. RONQUIST 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biol. J. Linnean Soc.*, **73**: 345-390.
- STERNBERG, K. 1998. Die postglaziale besiedlung Mitteleuropas durch libellen, mit besonderer Berücksichtigung Südwestdeutschlands (Insecta, Odonata). *Journal of Biogeography*, **25**: 319-337.
- ST. QUENTIN, D. 1960. Die Odonatenfauna Europas, ihre Zusammensetzung und Herkunft. *Zool. Jahrb. (Syst.)*, **87**: 301-316.
- TARBOTON, W. & M. TARBOTON 2002. *A field guide to the dragonflies of South Africa*. Publicado por los autores, Modimolle, 97 pp.
- TORRALBA BURRIAL, A. & F. J. OCHARAN 2005. Catálogo de los odonatos de Aragón (Odonata). *Catalogus de la entomofauna aragonesa*, **32**: 3-25.
- TSUDA, S. 1991. *A distributional list of world Odonata*. Publicado por el autor, Osaka, 362 pp.
- TUXEN, S. L. 1976. Odonata. *Zoology of Iceland*, **3**(39a): 1-7.
- VIGNA TAGLIANTI, A., P. A. AUDISIO, C. BELFIORE, M. BIONDI, M. A. BOLOGNA, G. M. CARPANETO, A. DE BIASE, S. DE FELICI, E. PIATTELLA, T. RACHELI, M. ZAPPAROLI & S. ZOIA 1992. Riflessioni di gruppo sui corotipi fondamentali della fauna W-paleartica ed in particolare italiana. *Biogeographia*, **16**: 159-179.
- VILÀ VALENTÍ, J. 1989. Estudios geográficos sobre España y visión de conjunto. En: *Geografía de España*, Ed. Planeta, Barcelona, Tomo 1, pp. 37-85.
- VON ELLENRIEDER, N. 2002. A phylogenetic analysis of the extant Aeshnidae (Odonata: Anisoptera). *Systematic Entomology*, **27**: 437-467.
- WALLACE, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals. With a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface*. Harper & brothers, Nueva York, 2 vol.: 527 + 618 pp.