

COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE UNA COMUNIDAD DE LARVAS DE ODONATOS (*ZYGOPTERA* ε *ANISOPTERA*) EN UN RÍO DEL SE DE ESPAÑA: CUENCA DEL RÍO MULA (RÍO SEGURA)

M. L. Suárez*, R. Vidal-Abarca*, A. G. Soler* y C. Montes**

Recibido: febrero 1986

SUMMARY

Composition and structure of an odonate larvae community (*Zygoptera* ε *Anisoptera*) in the Mula river basin (Segura river, SE Spain)

Several dragonfly larvae were studied during two annual cycles in the same reach of a first order stream in the semiarid part of the Segura river basin (SE Spain). Analyses of habitat and seasonal segregation in relation to some physicochemical environmental parameters help to explain the assemblage of the dragonfly larvae population able of coexisting in a small stretch of a water course.

Key words: Odonates community. Mula river. SE Spain.

RESUMEN

Durante dos ciclos anuales se han estudiado varias poblaciones de larvas de odonatos que se desarrollan en el mismo segmento fluvial de un arroyo de primer orden perteneciente al sector semiárido de la cuenca del río Segura. La utilización del hábitat y la segregación estacional del crecimiento larvario en relación con algunas variables físico-químicas del medio permite explicar el conjunto de poblaciones de larvas de odonatos que pueden coexistir en una pequeña longitud de cauce.

Palabras clave: Comunidad. Odonatos. Río Mula.

INTRODUCCIÓN

Los Odonatos, tanto en su forma larvaria como adulta, constituyen un interesante material biológico para el desarrollo de estudios en diversos campos de ecología descriptiva, trófica, demográfica y aplicada. Este interés se ve reforzado al disponerse en numerosos países de un importante archivo de conocimientos sistemáticos y faunísticos, ya que el orden forma una unidad taxonómica pobre en especies en relación a otros grupos de insectos acuáticos y ha sido desde muy antiguo, por su vistosidad y facilidad de estudio, el centro de atención de numerosos naturalistas.

Las larvas, al igual que los adultos, poseen un diseño morfológico que sitúa funcionalmente a todo el grupo como típicamente depredador (WETSFALL, 1978; CORBERT, 1962, 1980),

que interacciona intensamente con una amplia gama de poblaciones, básicamente invertebrados acuáticos, que constituyen sus presas (PEARLSTONE, 1973; BENKE, 1976, 1978; CLOAREC, 1977). De esta forma, las poblaciones de odonatos, especialmente en su fase larvaria, juegan un papel fundamental en la organización de numerosos cuerpos de agua, ya sean leníticos o fluyentes, permanentes o temporales (BEREZINA, 1973).

Una de las cuestiones que más han atraído la atención de los investigadores que trabajan en este orden ha sido el estudio de las estrategias adaptativas utilizadas por las diferentes especies que forman un determinado conjunto de poblaciones de larvas con similares atribuciones funcionales (KORMONDY & GOMER, 1965; PAULSON & JENNER, 1971; BENKE & BENKE, 1975; JOHNSON & CROWLEY, 1980a;

* Departamento de Zoología. Facultad de Biología. Universidad de Murcia. Murcia.

** Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.

CROWLEY & JOHNSON, 1982). Dentro de esta línea de estudio este trabajo intenta poner de manifiesto algunas disimilaridades ecológicas basadas en la utilización del hábitat y la segregación temporal de una serie de poblaciones de larvas de odonatos que les permite coexistir en un pequeño segmento de cauce fluvial.

ÁREA DE ESTUDIO

El río Mula constituye una pequeña unidad de drenaje dentro de la cuenca del río Segura, situado en el centro de la región de Murcia, y con una superficie aproximada de 659km² (fig. 1). El río Pliego y la rambla de Perea son sus principales afluentes, en relación al caudal que le aportan.

El clima de la cuenca se caracteriza por su tendencia a la continentalidad, manteniendo valores medios de pluviosidad inferiores a 300 mm anuales, distribuidos a lo largo del ciclo anual de una manera irregular. Las lluvias se concentran de forma torrencial en otoño y provocan las avenidas o riadas, en este caso favorecidas por la fuerte pendiente del cauce del río. Las temperaturas medias, superiores a 15° C, y las débiles precipitaciones, determinan el casi permanente déficit hídrico que caracteriza a la cuenca.

El régimen hidrológico del río Mula es típicamente torrencial. Su módulo absoluto (0,55 m³/seg.) es el más débil de todos los afluentes del Segura, manteniendo una irregularidad interanual próxima, en algunos casos, a infinito. El comportamiento hidrológico de sus cursos de agua depende indirectamente del clima y directamente de las obras de regulación, que en la cuenca del Mula son especialmente abundantes. Este hecho determina que las líneas de flujo de los cursos de agua se presenten discontinuas. Entre sectores del cauce la comunicación aparece interrumpida, apreciándose tramos secos entre otros de aguas esporádicas que se organizan en charcas incomunicadas entre sí durante gran parte del año.

La acción combinada del clima, ausencia en sus vertientes de vegetación natural y el sustrato blando (margo-arcilloso) distribuido de forma general por toda la cuenca, además de contribuir al desarrollo de estos fenómenos hidrológicos, producen un paisaje de tipo abarrancado (*bad lands*).

El área de estudio se sitúa cerca del nacimiento del eje principal del río Mula, en el sector denominado Casas de Ucenda (fig. 1). Constituye un arroyo de primer orden con una altitud de 630 m, una pendiente del 1,33% y una

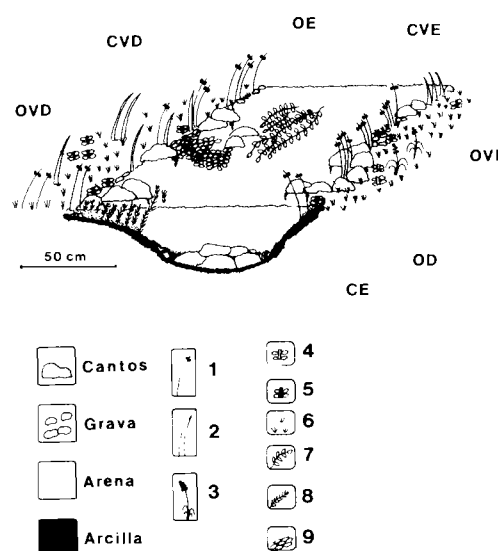


FIGURA 1. Situación geográfica del área de estudio. Características generales del sustrato y vegetación acuática junto con la localización de los hábitats considerados en el tramo del cauce estudiado. Para el significado de las iniciales de los hábitats, véase tabla I.

1. *Scirpus holoschaenus*; 2. *Juncus subulatus*; 3. *Plantago maior*; 4. *Mentha aquatica*; 5. *Mentha suaveolens*; 6. *Paspalum vaginatum*; 7. *Potamogeton coloratus*; 8. *Chara vulgaris*; 9. *Apium* sp.

Geographic setting of the studied area. General characteristics of substrate and aquatic vegetation, with the habitats situation in the studied stretch stream. For the significance of the habitats initials, see table 1.

1. *Scirpus holoschaenus*; 2. *Juncus subulatus*; 3. *Plantago maior*; 4. *Mentha aquatica*; 5. *Mentha suaveolens*; 6. *Paspalum vaginatum*; 7. *Potamogeton coloratus*; 8. *Chara vulgaris*; 9. *Apium* sp.

superficie de cuenca drenada hasta el punto de muestreo de aproximadamente 35,5 km².

El trabajo se realizó a lo largo de 10 m de cauce. Esta sección se caracteriza por poseer una anchura media de 1,5 m y una profundidad media de 10 a 30 cm. La irregularidad espacio-temporal del flujo permite la existencia en una pequeña superficie fluvial de múltiples hábitats

con diferentes líneas de corriente y tipo de sustrato. A lo largo del cauce se encuentran diferentes zonas erosionales y deposicionales con varias combinaciones de textura según la proporción existente de cantos, gravas y arenas, todo ello embebido en una matriz arcillosa. El acúmulo de detritos en diferentes zonas del centro y orilla permite el desarrollo de manchas densas de macrófitos sumergidos: *Chara vulgaris* y *Potamogeton coloratus*.

La vegetación de las orillas está constituida por *Scirpus holoschoenus*, *Juncus subulatus*, *Mentha aquatica*, *M. suaveolens*, *Plantago maior* y *Apium sp.* Entre ellos se encuentra un denso tapiz de *Paspalum vaginatum*. En la figura 1 se esquematizan las condiciones ambientales generales del cauce estudiado.

MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo desde el mes de agosto de 1980 hasta marzo de 1982. Debido a las características hidrológicas deficitarias del ciclo 1981/82 la zona de estudio quedó completamente seca desde abril 1982, no siendo posible completar los dos ciclos anuales. Durante este período la velocidad media de la corriente en el tramo osciló entre 25 y 35 cm/sg. La temperatura media del agua fue de $20,5^{\circ}\text{C} \pm 0,75$ (n = 21), con una máxima de $26,5^{\circ}\text{C}$ en el mes de julio de 1980 y una mínima de $13,5^{\circ}\text{C}$ en enero de 1981.

En el cauce estudiado se seleccionaron distintos tipos de hábitats definidos por una serie de variables: velocidad de la corriente, profundidad del agua, textura y movilidad del sustrato, sedimentos y cobertura

de macrófitos. Estos parámetros se expresan en la zona en forma de gradientes interrelacionados y originados por el efecto diferencial de las líneas de corriente sobre el cauce. De una forma general, es posible encontrar en el sector siete tipos de ambientes más o menos homogéneos resultado de las combinaciones de varios de los factores físicos considerados. Estos hábitats poseen una expresión espacial en el cauce muy orientada según el gradiente centro-orilla. En la tabla I se resumen en una escala semicuantitativa las características ambientales más importantes de los hábitats considerados, y en la figura 1 se localizan especialmente en el tramo fluvial estudiado.

Mensualmente durante todo el período de estudio se tomaron muestras de larvas de odonatos en cada uno de los ambientes estudiados, registrándose cuantitativa y semicuantitativamente las variables físicas indicadas. Asimismo, se efectuaron medidas de una serie de parámetros químicos en una zona con procesos erosionales frente a otra con características de sedimentación (SUÁREZ, 1986). Hay que anotar que, dado el carácter más o menos irregular del flujo, no todos los meses podían encontrarse los distintos ambientes considerados. En total se tomaron 107 muestras.

Se efectuaron estimas de la densidad relativa de las poblaciones de larvas de odonatos mediante una unidad de esfuerzo que consistía en combinar la acción de dos mangas cuadradas de 20 y 35 cm de lado, respectivamente, con luz de malla de 200 μm (MONTES *et al.*, 1980). Se procuró evitar las zonas de interfase entre cada uno de los hábitats.

El material recolectado se conservó en alcohol de 75% con un poco de formol para endurecer las estructuras de las larvas recolectadas. Las muestras se lavaron en el laboratorio bajo una lluvia fina de agua sobre una columna de tamices de diferentes tamaños

TABLA I. Caracterización de los diferentes hábitats considerados en función de una serie de variables ambientales expresadas mediante una escala semicuantitativa.

Characterization of the different considered habitats as a function of some of the environmental factors, expressed by a semiquantitative scale.

HÁBITAT	CÓDIGO	VELOCIDAD CORRIENTE ^a	PROFUN- DIDAD ^b	SUSTRATO		SEDIMEN- TOS ^e	MACRO- FITOS ^f
				TEXTURA ^c	MOVI- LIDAD ^d		
Orilla deposicional	OD	0	1	1	2	3	0
Orilla deposicional con vegetación	OVD	0	1	0	2	3	3
Orilla erosional	OE	1	1	2	0	0	0
Orilla erosional con vegetación	OEV	1	1	1	1	1	4
Centro erosional	CE	3	3	2-3	0	0	0
Centro erosional con vegetación	CVE	2	2	1	1	2	4
Centro deposicional con vegetación	CVD	0	2	1	2	3	2

a: 0=nula (<5 cm/s); 1=baja (5-25 cm/s); 2=media (26-50 cm/s); 3=alta (>50 cm/s).

b: 1=baja (<10 cm); 2=media (10-25 cm); 3=alta (>25 cm).

c: 0=arcilla; 1=arena; 2=grava; 3=cantos.

d: 0=baja; 1=media; 2=alta.

e: 0=sin sedimentos; 1=pocos (<3 cm); 2=medio (3-10 cm); 3=altos (>10 cm).

f: 0=ausencia de cobertura; 1=5-10% cobertura; 2=10-30% cobertura; 3=30-70% cobertura; 4=>70% cobertura.

y se extrajeron las larvas visualmente en una bandeja transparente con diferentes tipos de iluminación.

Aunque no se hizo de forma sistemática, la toma de muestras se completó con la recogida manual de exuvias y adultos con una manga entomológica. Las larvas y adultos fueron identificados utilizando como base los trabajos generales de CONCI & NIELSEN (1956), AGUESSE (1968), HAMMOND (1977) Y RADOLFZELL (1979). En todas las larvas recogidas se midió la anchura máxima de la cápsula cefálica y la longitud de la cubierta alar utilizando un ocular micrométrico. De esta forma cada ejemplar era asignado a un determinado estado larvario siguiendo los criterios de BENKE (1970).

El macrobentos fluvial del cauce se caracteriza por la abundancia de moluscos (*Melanopsis praemorsa*, *Pisidium obtusale*), anfípodos (*Echinogammarus obtusidens*), efímeras (*Baetis muticus*, *Caenis macrura*) y tricópteros (*Hydropsyche* spp).

RESULTADOS

ASPECTOS ESTRUCTURALES DE LA COMUNIDAD

En total se han recogido 936 ejemplares de larvas de odonatos pertenecientes a 12 especies (9 anisópteros frente a 3 zigópteros) distribuidos en 7 familias. En la tabla II se muestra la utilización global del espacio de cauce estu-

diado mediante el número de individuos capturados en cada uno de los hábitats y durante los dos ciclos estudiados. A excepción de *Anax imperator* y *Orthetrum cancellatum*, que poseen una considerable plasticidad ecológica y colonizan preferentemente sistemas leníticos, el resto de las especies han sido asociadas a cauces fluviales permanentes con aguas limpias (ROBERT, 1958; AGUESSE, 1960, 1968). Menos algunas sustituciones de carácter regional, la mayoría de las especies citadas aparecen juntas en los mismos cursos de agua (WENGER, 1959; JARRY & VIDAL, 1960). De todas formas algunas de ellas han sido localizadas reproduciéndose en aguas estancadas: *O. coeruleus*, *C. viridis* (COMPTE, 1965), *G. pulchellus* (AGUESSE, 1968).

Una forma gráfica de visualizar cuantitativamente las relaciones generales entre los elementos que componen una comunidad es mediante la representación de la distribución de la abundancia relativa (dominancia) de las poblaciones que la componen en una secuencia decreciente (MAY, 1981) o por el análisis gráfico de las relaciones (frecuencia-dominancia) (ONO, 1960). En la figura 2 se representan ambos tipos de gráficos para la comunidad de larvas de odonatos estudiada. La división de clases frecuencia-dominancia de la figura 2a se ha

TABLA II. Número total de individuos de larvas de odonatos recogidos en cada uno de los hábitats considerados durante los dos ciclos estudiados. Se indica para cada especie el código utilizado en los análisis.

Total number of odonates larvae collected in each one of the considered habitats during the two studied cycles. The code used, for each species is given.

	CÓDIGO	1980-1981							1981-1982						
		OD	OVD	OE	OVE	CE	CVE	CVD	OD	OVD	OE	OVE	CE	CVE	CVD
Platycnemidae															
<i>Platycnemis latipes</i> Ramb.	Pl	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	5
Lestidae															
<i>Chalcolestes viridis</i> (Vanderl.)	Cv	0	0	0	0	1	0	0	0	7	1	0	1	0	0
Agrionidae															
<i>Calopteryx haemorrhoidalis</i> (Vanderl.)	Ch	0	10	3	147	21	27	25	1	2	1	32	5	6	4
Gomphidae															
<i>Gomphus pulchellus</i> Selys.	Gp	1	1	0	33	12	8	9	0	0	3	1	27	40	21
<i>Onychogomphus uncatu</i> (Charp.)	Ou	1	0	1	16	81	7	2	1	1	0	1	93	23	4
Aeschnidae															
<i>Boyeria irene</i> (Fonsc.)	Bi	0	0	0	7	13	20	2	0	0	0	0	22	11	7
<i>Anax imperator</i> Leach	Ai	0	1	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	1
Cordulegasteridae															
<i>Cordulegaster boltonii</i> (Latr.)	Ca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>C. bidentatus</i> Selys.	Cb	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0
Libellulidae															
<i>Orthetrum brunneum</i> (Fonsc.)	Ob	0	16	1	0	0	0	0	1	18	1	0	2	7	0
<i>O. cancellatum</i> (L.)	Oca	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>O. coeruleus</i> (Fabr.)	Oc	2	0	0	12	11	9	8	1	0	1	0	4	3	12

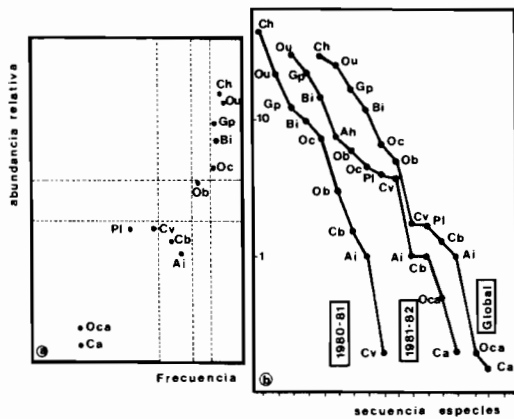


FIGURA 2. Características estructurales de la comunidad de larvas de odonatos estudiada. Para las abreviaturas de las especies, véase tabla II.

Structural features of the studied odonate larvae community. For the species abbreviation, see table II.

realizado siguiendo los criterios de SANTOS (1983).

Se aprecia (fig. 2a) que la comunidad está formada por unas pocas especies (5) que poseen valores elevados de dominancia y se presentan de una forma continuada durante todo el período de estudio: *Calopteryx haemorrhoidalis*, *Boyeria irene*, *Onychogomphus uncatatus*, *Gomphus pulchellus* y *Orthetrum coerulescens*. *O. brunneum* se sitúa a modo de bisagra entre este grupo fundamental y otro con un papel secundario (en cuanto sus valores de frecuencia-dominancia) que se presenta en la zona con bajas densidades y frecuencias medias o bajas: *Chalcolestes viridis*, *Cordulegaster bidentatus*, *Anax imperator*, *Platycnemis latipes*, *Orthetrum coerulescens* y *Cordulegaster boltonii*. La distribución de abundancias relativas (fig. 2b) presenta características estructurales similares. Nótese el cambio de posición de *C. haemorrhoidalis* para el ciclo 1981/82, provocado por la reducción considerable de los caudales medios y la limpieza esporádica de la vegetación acuática.

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL POR HÁBITATS

La segregación horizontal en distintos estratos sobre una determinada superficie ha sido uno de los argumentos que más han contribuido a explicar la presencia conjunta en pequeños espacios de un considerable número de poblaciones de larvas de odonatos (JOHNSON & CROWLEY, 1980b; CROWLEY & JOHNSON, 1982).

Al objeto de detectar las tendencias de disposición espacial de las cinco poblaciones larvares que forman básicamente la comunidad de odonatos en el cauce estudiado se realizó un análisis discriminante de los hábitats por pasos sucesivos según el programa P7M de la serie BMDP (DIXON & BROWN, 1979). Se consideraron únicamente aquellas muestras de los hábitats en que se recogió algún individuo de alguna de las cinco poblaciones consideradas (74 muestras).

En el segundo paso del análisis se acumuló un 81% de la variabilidad total de los datos, obteniéndose una correlación canónica de 0,74. Solamente resultaron altamente significativas para discriminar diferencias estructurales entre hábitats dos variables: *C. haemorrhoidalis*, con un coeficiente para la primera variable canónica de 4,92 y *O. uncatatus*, con un coeficiente para la misma variable de -7,67. La figura 3 muestra la dispersión a lo largo del primer eje canónico de las muestras de cada tipo de hábitat agrupadas por el valor medio de sus coordenadas.

Sólo dos poblaciones poseen una tendencia constante, durante todo el período de estudio, a situarse en un espacio determinado. *C. haemorrhoidalis* se localiza preferentemente en las zonas de orillas con una vegetación de *Chara* y sometidas a líneas de corrientes. Estas observaciones coinciden con las realizadas por otros autores (HEYMER, 1972; FERRERAS, 1982). En este hábitat se localizan las larvas de estadios más pequeños, mientras que las de mayor tamaño ocupan también otras zonas del centro del cauce. Este comportamiento puede interpretarse como un mecanismo para disminuir la presión a que se encuentra sometida la comunidad de odonatos por la presencia de poblaciones de peces. Éstos constituyen la causa más importante de la mortalidad de las larvas de odonatos (BENKE, 1978; MONTES *et al.*, 1982). En la zona estudiada es frecuente en las orillas la presencia de grupos de individuos de tamaño pequeño de *Barbus sclateri*. Los hábitats de orilla sin vegetación resultan ser los más pobres en individuos de larvas de odonatos (tabla II). *O. uncatatus* tiende a situarse en las zonas centrales del cauce con máxima corriente y desprovistas de vegetación acuática.

Las tres especies restantes no parecen tener una tendencia muy clara a situarse en un ambiente determinado (fig. 4). Tan sólo *Boyeria irene*, como ya han anotado otros autores (AGUESSE, 1968; SCHIMIDT, 1952; WENGER, 1959), prefiere espacios con vegetación de macrófitos o raíces y corrientes moderadas.

Para caracterizar multidimensionalmente el ambiente físico donde se disponen las dos poblaciones de larvas de odonatos con tendencias

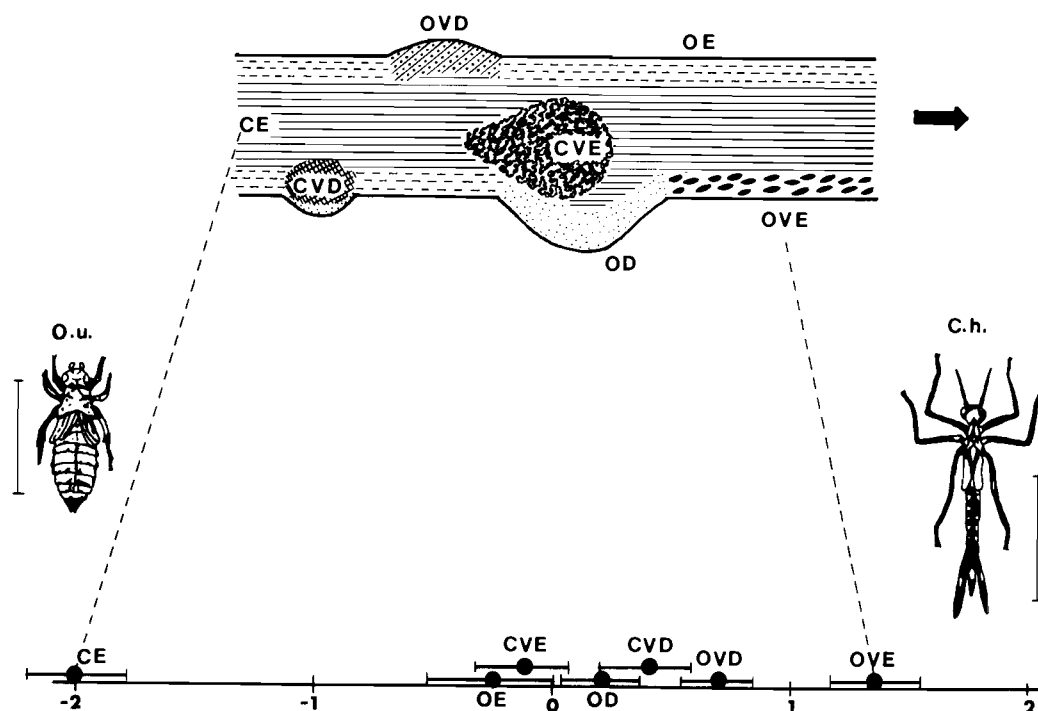


FIGURA 3. Distribución de grupos de muestras de cada tipo de hábitat a lo largo del primer eje canónico del análisis discriminante. Se ha representado el valor medio de las coordenadas de cada grupo junto con la desviación típica. Para el significado de las iniciales de los hábitats, véase la tabla I. Asimismo, se representan, en los extremos del eje, las siluetas de las dos especies que más contribuyen a la determinación de tipos diferentes de hábitats.

Sampling groups distribution of each kind of habitat along the first canonic axis of the discriminative analysis. The medium value of each group coordinate is represented with the standard deviation. For habitats symbols, see table I. At the axe's end the two species are outlined which contribution to the determination of the different habitats is greater.

espaciales definidas, se realizó un análisis factorial (Factor Analysis: BMDP-P4M) sobre una matriz semicuantitativa de seis variables ambientales medidas en cada uno de los hábitats muestreados con presencia de alguna de estas larvas (74 muestras). En la tabla III se expresan los factores de carga rotados para los dos primeros ejes del análisis. Se aprecia que el primer eje recoge la variación conjunta de aquellos parámetros que caracterizan hábitats con un importante acúmulo de detritos (OD, OVD, CVD), mientras que el segundo define ambientes de aguas más rápidas y mayor profundidad (CE).

En la tabla IV se representan los estadísticos de algunas variables fisicoquímicas de acción controlante para los dos grupos de hábitats. A excepción de la clorofila *a* no existen diferencias significativas (t-test) para los ciclos y cauce estudiado entre las zonas de erosión y sedimentación. Hay que notar que los hábitats de-

posicionales elegidos para las medidas estaban desprovistos de vegetación acuática. Ambientes sin corriente y con abundante tapiz de macró-

TABLA III. Factores de carga rotados para los dos primeros componentes del análisis factorial de una matriz de variables ambientales.

Rotated loading factors for the two first components of the factor analysis from the matrix of environmental variables.

	EJES	
	I	II
Sedimentos	0.98	0.00
Movilidad del sustrato	0.95	0.00
Textura	-0.69	0.30
Profundidad	0.27	0.86
Corriente	0.00	0.74
Macrófitos	0.31	-0.68
% Varianza explicada	48.90	28.40

TABLA IV. Estadísticos de algunos parámetros fisicoquímicos medidos durante el período de estudio en áreas con procesos de sedimentación y erosión. Se indica el valor de t para la comparación entre medias.

Statistics for some of the physico-chemical parameters analyzed during the studied period in areas with sedimentation and erosion processes. The value of t (t-test) for mean comparison is given.

	ZONA DEPOSICIONAL				ZONA EROSIONAL				t
	$\bar{X} \pm$	S \bar{X}	C.V.	RANGO	$\bar{X} \pm$	S \bar{X}	C.V.	RANGO	
Conductividad (μ S)	838.8 \pm	30.60	15.8	1050-440	880.50 \pm	30.50	15.4	1150-800	0.43
Temperatura ($^{\circ}$ C)	21.0 \pm	1.73	18.4	27-14	20.20 \pm	1.38	15.3	26-13	0.77
Oxígeno disuelto (mg/l)	9.4 \pm	0.30	15.1	13-5.50	9.30 \pm	0.35	16.5	11.2-7.70	0.21
pH	7.9 \pm	0.04	2.0	8.2-7.60	8.02 \pm	0.04	2.0	8.3-7.90	0.66
Alcalinidad (meq/l)	3.9 \pm	0.15	16.5	4.7-1.40	3.9 \pm	0.15	16.2	4.3-1.40	0.05
Nitrógeno total (μ gat-N/l)	65.3 \pm	15.30	104.8	312.4-5.56	65.40 \pm	11.60	79.7	220.3-5.28	0.04
Ortofosfato (μ gat-P- PO_4 /l)	1.4 \pm	0.58	223.7	14.6-0.00	0.53 \pm	0.21	173.1	3.9-0.00	1.18
Clorofila «a» (mg/m 3)	2.2 \pm	0.40	82.9	5.1-0.05	0.96 \pm	0.23	94.3	00.98-0.00	2.67**

** p < 0.01.

fitos deben registrar considerables pulsos diarios para algunas de estas variables, en contraposición a las zonas con dominancia de procesos erosivos.

Las correlaciones entre las coordenadas del primer eje canónico del análisis discriminante de los hábitats y las coordenadas de los dos primeros ejes del análisis factorial realizado sobre la matriz de variables ambientales se expresan en la tabla V. Asimismo, también se presentan las correlaciones con el mismo eje de los dos primeros componentes obtenidos en el análisis factorial efectuado sobre una matriz confeccionada con los valores medios entre zonas de deposición y erosión de 22 variables fisicoquímicas registradas mensualmente durante todo el período de estudio (temperatura puntual del agua, temperaturas máxima y mínima, pH, conductividad, sólidos en suspensión, transparencia del agua, alcalinidad, cloruros, dureza, calcio, magnesio, oxígeno disuelto, DBO, DQO, nitratos amonio, ortofosfatos, sulfatos, silicatos, clorofila a e índice pigmentario). El primer eje (19% de varianza absorbida) adquiere un sentido estacional al quedar definido positivamente por las diferentes medidas de la temperatura, y el segundo (12.3%) recoge la variación temporal de la producción primaria del plancton, al estar correlacionado positivamente con la concentración de clorofila a. Más detalles sobre la interpretación de este análisis factorial en relación a otros cuadros químicos dentro de la cuenca pueden encontrarse en SUÁREZ (1986).

Se aprecia que la distribución espacial de las poblaciones de *C. haemorrhoidalis* y *O. uncatius* está fuertemente afectada ($P < 0.001$) por la velocidad de la corriente, profundidad y cobertura de macrófitos, así como, aunque menos

intensamente, por el acúmulo de detritos y la textura del sustrato. El ambiente de *C. haemorrhoidalis* queda definido esencialmente por zonas con profundidad y corriente baja, pero con una cobertura considerable de macrófitos. *O. uncatius* se restringe a las zonas de rápidos con una cierta profundidad y sustrato de textura media. La distribución estacional de todo un grupo de variables fisicoquímicas no parece intervenir en la distribución espacial de esta comunidad.

DESARROLLO LARVARIO

No ha sido posible elaborar las curvas de la media de los estadios larvarios frente al tiempo (BENKE, 1970) para la mayoría de las cinco poblaciones fundamentales. Los motivos han sido para unas poblaciones la recolección de un número considerablemente pequeño de larvas (*O. coerulescens*) y para otras la falta aparente de sincronización en su desarrollo larvario o la coexistencia de individuos de más de una generación. Los valores elevados de las varianzas (3 a 8) de la estima de la media de los estadios larvarios para la mayoría de las poblaciones denuncian la presencia de clases de tamaño muy diferentes y las fluctuaciones temporales de ésta, variabilidad en los datos que está relacionada con la toma de las muestras.

Las condiciones ambientales de la zona de estudio definida por un caudal medio más o menos irregular, pero permanente y temperaturas medias del agua elevadas durante todo el año y sin rangos extremos (20,5 \pm 0,75), conforman un medio muy adecuado para el crecimiento de poblaciones de odonatos con diferentes tipos de ciclo de vida.

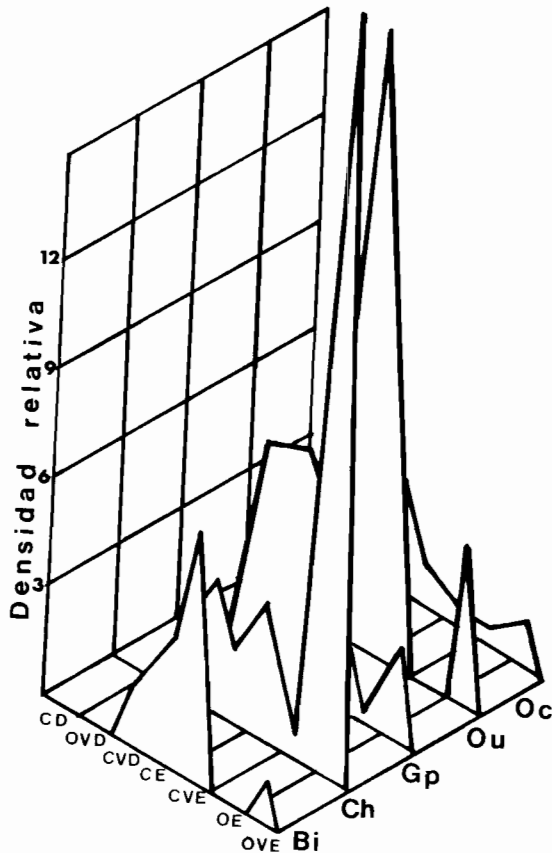


FIGURA 4. Distribución de la densidad relativa por hábitats para todo el período de estudio de las cinco poblaciones fundamentales que coexisten en el segmento de cauce estudiado. Para el significado de las iniciales de los hábitats, véase tabla I, y para las abreviaturas de las especies, tabla II.

Relative density distribution by habitats for the whole studied periode of the five fundamental poblations which coexist in the studied stretch stream. For the significance of the habitats' symbols, see table I, and for the species' abbreviations, table II.

La existencia en la bibliografía de datos que indican ciclos de desarrollo de más de un año para la mayoría de las poblaciones más importantes consideradas, *C. haemorrhoidalis* (COMPTE, 1963), GOMPHIDAE (ROBERT, 1958), *B. irene* (WENGER, 1959), podría explicar, en principio, las diferencias de tamaño encontradas en las muestras. Para evitar este problema y suponiendo la existencia de sincronización en el desarrollo, en vez de considerar un solo valor medio para todos los estadios recogidos en cada muestra, las larvas se agrupaban en intervalos separados por la ausencia de más de dos estadios intermedios y se calculaban sus

medias. De esta forma pudo obtenerse un patrón coherente de desarrollo para *O. uncatius* (fig. 5).

Esta especie parece necesitar más de un año para completar su crecimiento larvario. En la zona estudiada parece iniciarlo al final del verano para terminar en la primavera del segundo año. De esta forma, en cada momento coexisten poblaciones de dos generaciones con más de dos estadios de diferencia. Se recogieron exuvias y adultos desde finales de marzo. Los adultos vuelan en la zona hasta finales de septiembre.

El desarrollo de *C. haemorrhoidalis* en la zona, se caracteriza por la abundancia continuada de individuos de diferentes estadios, la mayoría de tamaños pequeños ($F=3$), lo que indica una alta tasa de mortalidad, posiblemente debida a la presión de depredadores y a los cambios sufridos en su hábitats preferenciales por la intervención humana. La presencia continuada de larvas de pequeño tamaño y la posesión de un período muy amplio de vuelo (finales de febrero hasta noviembre) indicaría que en la zona de estudio esta especie podría realizar más de una generación completa o parcial al año.

B. irene parece tener en el cauce un ciclo bianual, aunque se han detectado indicios de la existencia de dos tasas diferentes de crecimiento como ocurre en otros *Aeschnidae* (CORBERT, 1957; AGUESSE & TESTARD, 1967; 1968). Este tipo de estrategia posee un notable efecto en la organización de las comunidades de larvas de odonatos y sus presas. Se han encontrado larvas en el último estado ($F = 0$) en abril y exuvias en julio.

El libelúlido *O. coeruleus* podría estar segregado temporalmente de los gónfidos *O. un-*

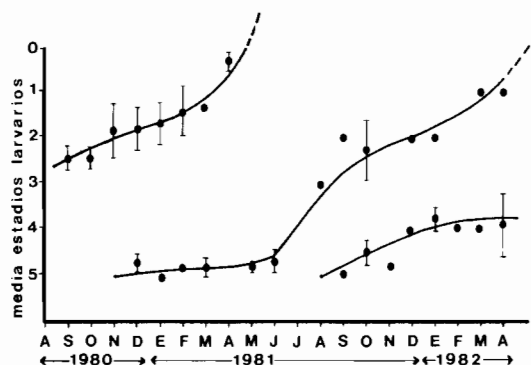


FIGURA 5. Curvas de desarrollo de *O. uncatius*. Las líneas a trazos indican las tendencias esperadas.

O. uncatius development curves. Dotted lines suggest the awarted trends.

catus y *G. pulchellus*. FERRERAS (1982) clasifica para Sierra Morena al principio de ellos como una especie de verano en el sentido de CORBERT (1962), mientras que considera los otros dos como especies típicas de primavera. Sin embargo, CONESA & GARCÍA (1983) dan para *O. coerulea* en la provincia de Málaga un período de vuelo más amplio (desde primeros de abril). No se poseen datos suficientes para anotar alguna hipótesis sobre el ciclo de esta especie en la zona, aunque para las dos especies de gónfidos, pero con rangos más amplios, el período de vuelo es similar al de la Sierra de Córdoba. De todas formas, la clasificación de especies de primavera-verano parece que no funciona en latitudes medias y bajas (PAULSON & JENNER, 1971).

DISCUSIÓN

Los datos aquí presentados sirven como una introducción para un estudio más detallado sobre la distribución de recursos, en áreas de coexistencia de una comunidad de organismos, con igual categoría funcional. Un trabajo más preciso que permita delimitar en la toma de las muestras los hábitats efectivos para reducir la variabilidad operativa de los datos (RESH, 1979); un análisis multifactorial de la utilización del hábitat (SHELDON, 1980a; HUGGINS & DUBOIS, 1982); un estudio de la morfología funcional de las especies que forman el conjunto de larvas de odonatos (SHELDON, 1980b), junto con la recogida sistemática de exuvias y adultos (BENKE & BENKE, 1975), todo ello apoyado con experimentos de laboratorio y campo (BENKE, 1978), permitirán dilucidar claramente los mecanismos de organización de esta comunidad de depredadores en un espacio reducido. De todas formas, es posible apuntar algunas de las estrategias utilizadas por sus elementos.

La segregación temporal constituye un mecanismo muy frecuente para disminuir o eliminar la presión competitiva entre dos poblacio-

nes con características ecológicas similares (BENKE, 1970; GRANT & MACKAY, 1969). En el caso estudiado parece ser la vía empleada por algunas de las especies (*O. coerulea*, *G. pulchellus* y *O. uncatatus*), aunque la presencia de más de una generación puede complicar considerablemente el cuadro de interrelaciones competitivas. La heterogeneidad del medio o la variedad de espacios diferentes que posee un determinado cuerpo de agua condiciona la riqueza de especies de odonatos que puedan coexistir (AGUESSE, 1960).

Las larvas de odonatos han sido presentadas frecuentemente como buenos indicadores de las condiciones naturales de los medios acuáticos donde viven (FERNET & PILON, 1970; ROBACK, 1974), asociando poblaciones o comunidades a determinadas masas de agua como ríos, arroyos, lagos, charcas, etc. (FERRERAS, 1984). Esta forma de actuar ha resultado a veces errónea, ya que las comunidades de larvas de odonatos responden más a características locales del ambiente (hábitats) que a las del ecosistema acuático en general. Sólo diferencias marcadas en la composición química del agua, fundamentalmente en el grado de mineralización, generan, a escala regional, distintos tipos de comunidades. La persistencia del agua, la velocidad de la corriente, la profundidad, la naturaleza del sustrato y la vegetación acuática, junto con determinadas características intrínsecas de cada tipo de desarrollo larvario parecen ser los factores más directos que controlan su distribución (CHELMICK *et al.*, 1980; COMPTE, 1965; KORMONDY & GOWER, 1965; HUGGINS & DUBOIS, 1982; MONTES *et al.*, 1982). Con tal que se den una serie de condiciones microambientales podrá encontrarse una misma comunidad de larvas de odonatos indistintamente en una charca o en un remanso del río. Así, en la zona de estudio las especies catalogadas como características de charcas y lagunas se sitúan en el cauce en los hábitats deposicionales, preferentemente con vegetación acuática (tabla II). La tabla V muestra cómo la distribución espacial de la comunidad estudiada

TABLA V. Correlaciones entre las coordenadas del primer eje canónico del análisis discriminante por hábitat y las coordenadas de los dos primeros ejes de los análisis factoriales realizados sobre una matriz de factores ambientales fisicoquímicos del agua.

Correlations between the first canonic axis coordinates of the discriminative analysis (representing habitats) and the two first axes of factor analysis coordinates defined over a water physico-chemical environmental factor matrix.

I eje canónico	EJES MATRIZ AMBIENTAL		EJES MATRIZ FISICOQUÍMICA	
	I	II	I	II
	0.22*	-0.60***	0.15	-0.10

* $p < 0.05$ *** $p < 0.001$.

se encuentra más ligada a factores derivados de la intensidad de las líneas de corriente (sedimentos, naturaleza del sustrato, etc.) que a las características químicas del medio. El cuadro químico serviría para delimitar los rangos generales de tolerancia o su macrodistribución. De todas formas, existen factores más finos no evaluados (calidad de la materia orgánica particulada y su comunidad de microorganismos asociada, fuente alimenticia, etc.), que con seguridad también determinarían su relación con el medio (MINSHALL, 1984). Sería más correcto, por tanto, asociar las poblaciones de larvas de odonatos con las características fisiológicas de sus hábitats, aunque evidentemente éstas se encuentran muy ligadas a un determinado tipo de ecosistema acuático.

Un mosaico variable en el espacio y en el tiempo de tipos distintos de hábitats, como los existentes en la zona de estudio, permite una diferenciación de nichos y explica la presencia conjunta de múltiples especies ecológicamente relacionadas (12 especies en la zona). Cualquier tipo de actuación sobre el cauce, ya sea alterando su régimen natural de caudales, canalización o limpieza de la vegetación acuática, repercutirá negativamente sobre toda la comunidad de insectos acuáticos en general, y de odonatos en particular.

AGRADECIMIENTOS

Manuel Ferreras nos ayudó a determinar algunos ejemplares de larvas de odonatos.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUESSE, P. 1960. Notes sur l'écologie des Odonates de Provence. *Ann. Bio.*, 36: 217-230.
- 1968. *Les Odonates de l'Europe Occidentale, du Nord de l'Afrique et des Îles Atlantiques*. Masson. Paris.
- AGUESSE, P. & TESTARD, P. 1967. Développement et productivité des larves d'Aeschnidae (Odonata). In: *Problemes de Productivité Biologique* (M. LAMOTTE & F. BOURLIERE, Eds.). Masson. Paris.
- 1968. Les variations du rendement de la nourriture chez les larves d'Aeschnidae en fonction de leur vitesse de croissance. *Ann. Limnol.*, 4 (2): 108-199.
- BENKE, A. C. 1970. A method for comparing individual growth rates of aquatic insects with special reference to the Odonata. *Ecology*, 51: 328-331.
- 1976. Dragonfly production and prey turnover. *Ibid.*, 57: 915-927.
- 1978. Interactions among coexisting predators. A field experiment with dragonfly larvae. *J. Anim. Ecol.*, 47: 335-350.
- BENKE, A. C. & BENKE, S. S. 1975. Comparative dynamics and life histories of coexisting dragonfly populations. *Ecology*, 56: 335-350.
- BEREZINA, N. A. 1973. The role of some representatives of Odonata, Hemiptera and Coleoptera in the freshwater trophic systems. In: *Trophology of aquatic animals. Results and Problems*. Nauka. Moscow (en ruso).
- CHELMICK, D., HAMMOND, C., MOORE, N. & STUBBS, A. 1980. *The Conservation of Dragonflies*. Nature conservancy Council.
- CLOAREC, A. 1977. Alimentation de larves d'*Anax imperator* Leach dans un milieu naturel. *Odonatologica*, 6: 227-243.
- COMPTE, A. 1963. Revisión de los Odonatos de las Baleares. *P. Inst. Biol. Apl.*, 35:33-81.
- 1965. Distribución ecológica y biocenosis de los Odonatos ibéricos. *Ibid.*, 39: 33-64.
- CONCI, C. & NIELSEN, C. 1956. *Fauna d'Italia 1. Odonata*. Calderini. Bologna.
- CONESA, M. A. & GARCÍA, J. C. 1983. Introducción al estudio de los Odonatos de la provincia de Málaga (España). *Act. I. Congreso Iber. Entomol.*: 187-200.
- CORBET, P. S. 1957. The life history of Emperor Dragonfly *Anax imperator* Leach. *J. Anim. Ecol.*, 26: 1-69.
- 1962. *A Biology of Dragonflies*. Witherby. London.
- 1980. Biology of Odonata. *Ann. Rev. Entomol.*, 25: 189-217.
- CROWLEY, P. H. & JOHNSON, D. M. 1982. Habitat and seasonality as niche axes in an odonate community. *Ecology*, 153 (4): 1.064-1.077.
- DIXON, W. S.; BROWN, M. B. (Eds.) 1979. *BMDP-79. Biomedical Computer Programs. P-series*. University of California Press.
- FERNET, L. & PILON, J. G. 1970. Les Odonates indicateurs de la nature du milieu. *Naturaliste Can.*, 97: 401-420.
- FERRERAS, M. 1982. Odonatos de Sierra Morena Central (Córdoba). Aspectos faunísticos. *Bolo Asoc. Esp. Entomol.*, 5: 13-23.
- 1984. The Odonate communities associated with distinct aquatic environments of the Sierra Morena (Andalusia), Spain. *Notul. Odonatol.*, 2 (4): 57-61.
- GRANT, P. R. & MACKAY, R. J. 1969. Ecological segregation of systematically related stream insects. *Can. J. Zool.*, 47: 691-694.
- HAMMOND, C. O. 1977. *The dragonflies of Great Britain and Ireland*. Harley Books.
- HEYMER, A. 1972. Comportement social et territorial des Caloptera (Odon. Zygoptera). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 8 (1): 3-53.
- HUGGINS, D. G. & DUBOIS, M. B. 1982. Factors affecting microdistribution of two species of burrowing dragonfly larvae, with notes on their biology (Anisoptera; Gomphidae). *Odonatologica*, 11 (1): 1-14.
- JARRY, O. & VIDAL, D. 1960. Introduction a l'étude écologique des Odonates de la Région Montpellieraine. *Vie Milieu*, 11: 261-283.
- JOHNSON, D. M. & CROWLEY, P. H. 1980a. Habitat and seasonal segregation among coexisting odonate larvae. *Odonatologica*, 9 (4): 297-308.
- 1980b. Odonate «hide and seek» habitat-specific rules? In: *The evolution and Ecology of Zoo-*

- plankton populations (W. C. Kerfoot, Ed.). Univ. Press New England. Hanover.
- KORMONDY, E. J. & GOWER, J. L. 1965. Life history variations in an association of Odonata. *Ecology*, 46: 882-886.
- MAY, R. M. 1981. Patterns in multi-species communities. In: *Theoretical Ecology: Principles and Application* (R. M. May, Ed.): 197-227. Blackwell. London.
- MINSHALL, G. W. 1984. Aquatic insect substratum relationships. In: *The Ecology of Aquatic Insect* (V. H. Resh & D. W. Rosenburg Eds.): 358-450. Praeger. New York.
- MONTES, C., RAMÍREZ-DÍAZ, L. & SOLER, A. G. 1980. Las taxocenosis de coleópteros acuáticos como indicadores ecológicos en el río Ribera de Huelva (Sevilla). Aspectos metodológicos. *An. Univ. Murcia*, 33 (1-2): 21-40.
- 1982. Variación estacional de las taxocenosis de odonatos, coleópteros y heterópteros acuáticos en algunos ecosistemas del bajo Guadalquivir (SW España) durante un ciclo anual. *Ibid.*, 38 (1-4): 19-100.
- ONO, U. 1960. An ecological study of the brachyuran community in Tomoka Bay, Amkensis. *Rev. Oceanogr. Works Jap.*, 5: 199-210.
- PAULSON, D. R. & JENNER, C. E. 1971. Population structure in over-wintering larval Odonata in North Carolina in relation to adult flight season. *Ecology*, 52: 96-107.
- PEARLSTONE, P. S. M. 1973. The food of damselfly in Marion Lake, British Columbia. *Syesis*, 6: 33-39.
- RADOLFZELL, U.F. 1979. Bildbestimmungsschlüssel Mitteleuropäischer Libellen-Larven (Insecta: Odonata). *Stuttugarten Beitr. Naturk. (A)*, 333 (17): 1-17.
- RESH, V. H. 1979. Sampling variability and life history features: basic considerations in the design of aquatic studies. *J. Fish Res. Board Can.*, 36: 290-311.
- ROBACK, S. S. 1974. Insects. (Arthropoda: Insecta). In: *Pollution Ecology of Freshwater Invertebrates* (C. W. Hart & S. L. Fuller, Eds.): 314-372. Academic Press. New York.
- ROBERT, P. O. 1958. *Les Libellules (Odonates)*. Delachaux et Niestlé. Genève.
- SANTOS, A. de los. 1983. *Biología y ecología de dos comunidades mediterráneas de coleópteros terrestres de superficie*. Tesis Doctoral. Universidad de Murcia.
- SCHMIDT, E. 1952. Fang und Aufzucht der larve von *Boyeria irene* (Fonsc.) *Op. Entom*, 17.
- SHELDON, A. L. 1980a. Resource division by perlid stoneflies (Plecoptera) in a lake outlet ecosystem. *Hydrobiologia*, 71: 155-161.
- 1980b. Coexistence of perlid stoneflies (Plecoptera): predictions from multivariate morphometrics. *Ibid.*, 71: 99-105.
- SUÁREZ, M. L. 1986. *Estructura y dinámica de la composición fisicoquímica de las aguas superficiales de una cuenca de características semiáridas del sureste español (Río Mula: Cuenca del Segura)*. Tesis Doctoral. Universidad de Murcia.
- WENGER, O. P. 1959. Die beiden formen von *Boyeria irene*. *Bull. Soc. Entom. Suisse*, 32: 304-310.
- WETSFALL, M. J. 1978. Odonata. In: *An introduction to the Aquatic Insects of North America* (R. Merrit & K. W. Cummins, Eds.): 81-98. Kendall.