

4/45

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS

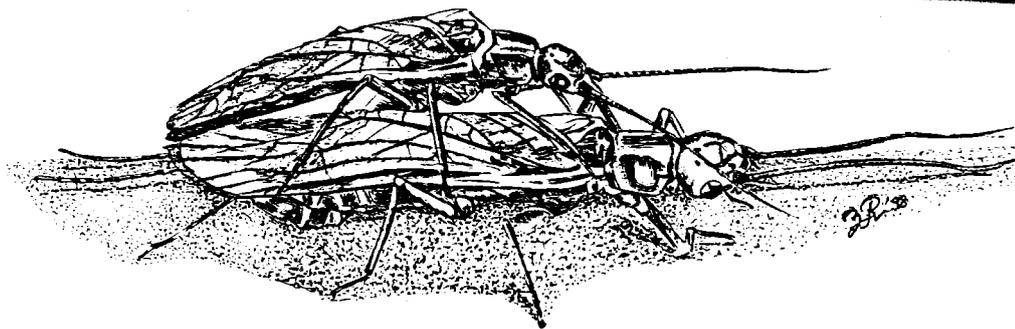


UNIVERSIDAD DE GRANADA
Facultad de Ciencias
Fecha 22/5/98
ENTRADA NUM. 1874

Departamento de Biología Animal y Ecología

Biología imaginal de los Plecópteros (Insecta, Plecoptera) de Sierra Nevada (Granada,
España)

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA
GRANADA
Nº Documento 613386177
Nº Copia 15476170



José Manuel Tierno de Figueroa

TESIS DOCTORAL

GRANADA, 1998

UNIVERSIDAD DE GRANADA
14 MAYO 1998
COMISION DE DOCTORADO

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS

Departamento de Biología Animal y Ecología

**Biología imaginal de los Plecópteros (Insecta, Plecoptera) de Sierra Nevada (Granada,
España)**

Memoria presentada por D. José Manuel Tierno de Figueroa para optar al grado de Doctor en
Ciencias Biológicas por la Universidad de Granada.

El Director



Fdo: Dr. Antonino Sánchez Ortega

El Doctorando



Fdo: José manuel Tierno de Figueroa

Granada, 1998

A mis padres

A Sonia

*Todo comenzó el día que me di cuenta
que desde mi ventana sólo podía ver
un trozo de cielo.
Sali fuera y miré a mi alrededor.
Nunca soñé que fuese tan inmenso [...]
No importa a dónde vaya;
siempre habrá recuerdos que evocar en mi mente.
Pero también habrá más que preguntarse
y más en lo que creer [...]
Cuanto más viva, más aprenderé.
Cuanto más aprenda,
más me daré cuenta de lo poco que sé.
Cada paso que dé,
cada página que vuelva,
cada milla que viaje,
sólo significará lo mucho que me queda por recorrer.
¿Qué hay de malo en desear más?
Si puedes volar, entonces elévate.
Con todo lo que hay,
¿por qué conformarse sólo
con un trozo de cielo?*

(Yentl, 1983)

AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mi más sincero agradecimiento a todas aquellas personas que, de un modo u otro, me han ayudado a la realización de esta memoria de tesis doctoral. Puede que olvide en este listado a algunos de ellos; si es así pido disculpas, aunque sé que son concededores de mi afecto y gratitud.

A mi director de tesis, el Dr. Antonino Sánchez-Ortega, por introducirme en el tema de los Plecópteros y por guiarme y ayudarme en su estudio durante todos estos años.

A todos y cada uno de los miembros del grupo de entomología acuática. A su director, el Dr. Javier Alba Tercedor, que me permitió incorporarme al grupo de investigación "Biología y Ecología de los Sistemas Acuáticos Lóticos". A la Dra. Carmen Zamora Muñoz que en todo momento estuvo dispuesta a prestar su ayuda ante cualquiera de mis consultas. A Julio Miguel Luzón Ortega cuya incalculable ayuda ha sido una constante en los últimos años.

A los compañeros del Departamento de Biología Animal y Ecología de la Facultad de Ciencias de Granada. A su director, el Dr. Felipe Pascual Torres, por permitirme la incorporación al Departamento. A la Dra. Amelia Ocaña Martín, que hace ya casi diez años me llevó por primera vez "de muestreo". A mis compañeros doctorandos, algunos de ellos ya doctores, alumnos internos y demás personal: Manuel, Eduardo, Montaña, Javier,... y el resto de la gente del Departamento. Muy especialmente a mi amigo Tomás Pérez Contreras con quien, además de cientos de cafés, he compartido tareas de estudio. A Juan Ramón Fernández Cardenete por ilustrar con su hermoso dibujo la portada de esta memoria.

A mis alumnos de prácticas de zoología general, algunos de ellos hoy amigos, por compartir conmigo muchas de sus preocupaciones y por permitirme realizar esa hermosa labor que es la docencia, estímulo continuo durante la realización de este trabajo.

Al Dr. K. W. Stewart, al Dr. K. Alexander y a J. Abbott por la ayuda prestada en el estudio de las llamadas sexuales durante mi estancia en el Department of Biological Sciences de la Universidad de North Texas (EEUU).

A los miembros del Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias de Granada, y especialmente a la Dra. Francisca Alba, por su ayuda en la determinación de los pólenes y diversos componentes vegetales en los estudios de alimentación.

Al Ministerio de Educación y Ciencia por concederme una Beca del Plan de Formación del Personal Investigador para la realización de la presente tesis.

A Mila, Juan, Juan ("el de Ronda"), Inma, María y todas esas personas estupendas que

estuvieron a mi lado durante todos estos años dándome su ánimo, su ayuda, su compañía y su amistad.

A mis padres que me apoyaron siempre en cada uno de mis sueños y que me enseñaron que "nada es imposible", por todo lo que me han ofrecido y me continúan ofreciendo, por su enorme capacidad de entrega y por un millón de cosas más. A mis hermanos y cuñados, y mi familia en general, siempre dispuestos a prestarme su ayuda aunque para ello tuviesen que desplazarse muchos kilómetros. A esas personas maravillosas que desgraciadamente ya no están aquí, Manuel, Mercedes y Ángeles, cuya influencia ha sido decisiva en mi trabajo y en mi forma de ver el mundo, cuya ausencia no puede ser reemplazada por nada ni por nadie. A Sonia, por todo lo que supone para mí.

ÍNDICE

| | |
|---|-----------|
| 1. INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| 2. ANTECEDENTES..... | 7 |
| 2.1. Antecedentes y estado actual del tema..... | 9 |
| 2.2. Antecedentes del estudio de la Biología Imaginal de Plecópteros en la Península Ibérica..... | 11 |
| 2.3. Antecedentes del estudio de Plecópteros en Sierra Nevada..... | 12 |
| 3. ÁREA DE ESTUDIO..... | 15 |
| 3.1. Introducción..... | 17 |
| 3.2. Estaciones de muestreo..... | 19 |
| 3.2.1. Estación 1 (E1)..... | 19 |
| 3.2.2. Estación 2 (E2)..... | 20 |
| 3.2.3. Estación 3 (E3)..... | 21 |
| 3.2.4. Estación 4 (E4)..... | 21 |
| 3.2.5. Estación 5 (E5)..... | 22 |
| 3.2.6. Estación 6 (E6)..... | 23 |
| 3.2.7. Estación 7 (E7)..... | 23 |
| 3.2.8. Estación 8 (E8)..... | 24 |
| 3.2.9. Estación 9 (E9)..... | 24 |
| 3.2.10. Estación 10 (E10)..... | 25 |
| 3.2.11. Estación 11 (E11)..... | 26 |
| 4. MATERIAL Y MÉTODOS..... | 27 |
| 4.1. Período de muestreo..... | 29 |
| 4.2. Método de captura y mantenimiento en laboratorio..... | 30 |
| 4.3. Fenología..... | 32 |
| 4.4. Biometría..... | 35 |

| | |
|--|-----------|
| 4.5. Estudio biométrico de la relación tamaño de la hembra/eficacia reproductora en <i>Isoperla nevada</i> | 40 |
| 4.6. Alimentación..... | 41 |
| 4.7. Comportamiento de cópula..... | 43 |
| 4.8. Comunicación..... | 44 |
| 4.9. Puesta y huevos..... | 45 |
| 5. FENOLOGÍA..... | 47 |
| 5.1. Fenología..... | 49 |
| 5.2. Especies colectadas y periodos de vuelo..... | 51 |
| 5.2.1. <i>Isoperla grammatica</i> | 52 |
| 5.2.2. <i>Isoperla nevada</i> | 53 |
| 5.2.3. <i>Perla marginata</i> | 54 |
| 5.2.4. <i>Chloroperla nevada</i> | 56 |
| 5.2.5. <i>Amphinemura triangularis</i> | 57 |
| 5.2.6. <i>Protonemura alcazaba</i> | 57 |
| 5.2.7. <i>Protonemura meyeri</i> | 59 |
| 5.2.8. <i>Nemoura cinerea</i> | 60 |
| 5.2.9. <i>Capnia nigra</i> | 61 |
| 5.2.10. <i>Capnioneura mitis</i> | 61 |
| 5.2.11. <i>Leuctra andalusiaca</i> | 64 |
| 5.2.12. <i>Leuctra franzi paenibetica</i> | 66 |
| 5.2.13. <i>Leuctra fusca</i> | 66 |
| 5.2.14. <i>Leuctra iliberis</i> | 67 |
| 5.2.15. <i>Leuctra inermis</i> | 68 |
| 5.2.16. <i>Leuctra maroccana</i> | 70 |
| 5.3. Categorías fenológicas basadas en los periodos de vuelo..... | 73 |
| 5.4. Duración del periodo de vuelo..... | 77 |
| 5.5. Sucesión de especies afines..... | 78 |
| 5.6. Razón de sexos..... | 80 |
| 5.7. Diferencia de los periodos de vuelo entre sexos..... | 82 |

ÍNDICE

| | |
|--|------------|
| 5.8. La luz y la emergencia de <i>Capnioneura mitis</i> y otras especies de Plecópteros..... | 84 |
| 6. BIOMETRÍA..... | 89 |
| 6.1. Introducción..... | 91 |
| 6.2. Resultados..... | 92 |
| 6.2.1. <i>Isoperla grammatica</i> | 93 |
| 6.2.2. <i>Isoperla nevada</i> | 96 |
| 6.2.3. <i>Perla marginata</i> | 101 |
| 6.2.4. <i>Chloroperla nevada</i> | 102 |
| 6.2.5. <i>Amphinemura triangularis</i> | 107 |
| 6.2.6. <i>Protonemura alcazaba</i> | 112 |
| 6.2.7. <i>Protonemura meyeri</i> | 115 |
| 6.2.8. <i>Nemoura cinerea</i> | 120 |
| 6.2.9. <i>Capnia nigra</i> | 121 |
| 6.2.10. <i>Capnioneura mitis</i> | 121 |
| 6.2.11. <i>Leuctra andalusiaca</i> | 127 |
| 6.2.12. <i>Leuctra franzi paenibetica</i> | 132 |
| 6.2.13. <i>Leuctra fusca</i> | 132 |
| 6.2.14. <i>Leuctra iliberis</i> | 138 |
| 6.2.15. <i>Leuctra inermis</i> | 140 |
| 6.2.16. <i>Leuctra maroccana</i> | 142 |
| 6.3. Discusión general..... | 146 |
| 7. ALIMENTACIÓN..... | 151 |
| 7.1. Introducción..... | 153 |
| 7.2. Alimentación en perloideos..... | 154 |
| 7.2.1. <i>Perla marginata</i> | 154 |
| 7.2.2. <i>Isoperla grammatica</i> | 157 |
| 7.2.3. <i>Isoperla nevada</i> | 159 |
| 7.2.4. <i>Chloroperla nevada</i> | 162 |
| 7.2.5. Discusión general..... | 162 |

| | |
|---|-----|
| 7.3. Alimentación en nemuroideos..... | 170 |
| 7.3.1. <i>Amphinemura triangularis</i> | 170 |
| 7.3.2. <i>Protonemura alcazaba</i> | 170 |
| 7.3.3. <i>Protonemura meyeri</i> | 172 |
| 7.3.4. <i>Nemoura cinerea</i> | 173 |
| 7.3.5. <i>Capnia nigra</i> | 173 |
| 7.3.6. <i>Capnioneura mitis</i> | 175 |
| 7.3.7. <i>Leuctra andalusiaca</i> | 175 |
| 7.3.8. <i>Leuctra franzi paenibetica</i> | 177 |
| 7.3.9. <i>Leuctra fusca</i> | 177 |
| 7.3.10. <i>Leuctra iliberis</i> | 177 |
| 7.3.11. <i>Leuctra inermis</i> | 178 |
| 7.3.12. <i>Leuctra maroccana</i> | 181 |
| 7.3.13. Discusión general..... | 181 |
| | |
| 8. REPRODUCCIÓN I (COMUNICACIÓN) | 185 |
| Las llamadas del macho de <i>Isoperla nevada</i> | |
| 8.1. Introducción..... | 187 |
| 8.2. Resultados y discusión..... | 190 |
| | |
| 9. REPRODUCCIÓN II (COMPORTAMIENTO DE CÓPULA) | 193 |
| 9.1. Introducción..... | 195 |
| 9.2. Comportamiento de cópula en las especies estudiadas..... | 196 |
| 9.2.1. <i>Leuctra fusca</i> | 196 |
| 9.2.2. <i>Leuctra andalusiaca</i> | 199 |
| 9.2.3. <i>Capnioneura mitis</i> | 202 |
| 9.2.4. <i>Protonemura meyeri</i> | 203 |
| 9.2.5. <i>Isoperla nevada</i> | 204 |
| 9.2.6. Comportamientos erróneos de cópula..... | 206 |
| 9.3. Discusión general sobre el comportamiento de cópula..... | 208 |

| | |
|---|-----|
| 10. REPRODUCCIÓN III (HUEVOS Y PUESTAS) | 215 |
| 10.1. Introducción..... | 217 |
| 10.2. Características de los huevos y puestas de las especies estudiadas..... | 219 |
| 10.2.1. <i>Isoperla grammatica</i> | 219 |
| 10.2.2. <i>Isoperla nevada</i> | 220 |
| 10.2.3. <i>Perla marginata</i> | 223 |
| 10.2.4. <i>Chloroperla nevada</i> | 225 |
| 10.2.5. <i>Amphinemura triangularis</i> | 225 |
| 10.2.6. <i>Protonemura alcazaba</i> | 227 |
| 10.2.7. <i>Protonemura meyeri</i> | 227 |
| 10.2.8. <i>Nemoura cinerea</i> | 228 |
| 10.2.9. <i>Capnia nigra</i> | 231 |
| 10.2.10. <i>Capnioneura mitis</i> | 232 |
| 10.2.11. <i>Leuctra andalusiaca</i> | 235 |
| 10.2.12. <i>Leuctra franzi paenibetica</i> | 235 |
| 10.2.13. <i>Leuctra fusca</i> | 236 |
| 10.2.14. <i>Leuctra iliberis</i> | 239 |
| 10.2.15. <i>Leuctra inermis</i> | 239 |
| 10.2.16. <i>Leuctra maroccana</i> | 240 |
| 10.3. Discusión..... | 241 |
| 10.4. Relaciones biométricas entre tamaño de la hembra y fecundidad en <i>I. nevada</i> | 246 |
| | |
| 11. CONCLUSIONES | 251 |
| | |
| 12. BIBLIOGRAFÍA | 259 |
| | |
| 13. APÉNDICE I (TEMPERATURAS) | 291 |
| | |
| 14. APÉNDICE II (TABLAS DE CAPTURA) | 295 |



1. INTRODUCCIÓN



En algunos grupos de insectos acuáticos, como los efemerópteros, los plecópteros y los tricópteros, se desarrollan ciclos de vida caracterizados por una fase imaginal de vida muy corta (desde algunas horas a pocas semanas), en comparación con la duración de las fases juveniles, cuyo desarrollo tarda en completarse entre uno y varios años (BUTLER, 1984). A esto hay que añadir el hecho de que las fases juveniles de estos grupos son menos conservadoras, debido a que muchas de las presiones selectivas que actúan sobre estas especies lo hacen sobre los estados inmaduros (HYNES, 1984).

Este hecho, junto con la mayor facilidad de captura de las fases inmaduras, ha ocasionado que ciertos aspectos de la biología y ecología de estos grupos (alimentación, factores que afectan a su distribución, relaciones con otras especies animales, etc.), estén mejor estudiadas en estas fases juveniles, mientras que en los imagos se ha profundizado más en los aspectos relacionados con la sistemática, los períodos de vuelo, la anatomía, y menos en otros aspectos típicos de estas fases, como por ejemplo la reproducción.

Para estudios de biología imaginal, destacan los plecópteros por ser un grupo cuya anatomía es bien conocida (BRINCK, 1956; ZWICK, 1973b), son abundantes, al menos algunas especies, y, tanto ninfas como adultos, son fáciles de capturar; se pueden criar bien en instalaciones adecuadas, y presentan comportamientos, tanto en su alimentación como en su reproducción, relativamente fáciles de estudiar en el laboratorio. No obstante, son muchos los aspectos de la vida adulta de los plecópteros que son escasamente conocidos, a pesar de que, contrariamente a lo que se suele creer, pueden desarrollar una gran actividad (ZWICK, 1990).

El objetivo de la presente tesis es ahondar en el conocimiento de la biología imaginal de este grupo de insectos en un área, Sierra Nevada, en la que aspectos como la taxonomía, faunística y ciclos de vida habían sido estudiados previamente (ver capítulo de Antecedentes). Para ello hemos comenzado estudiando los períodos de vuelo de las distintas especies, y dentro de éste aspectos tales como la sucesión de especies afines, la proporción entre sexos, la existencia de protandria, etc. (capítulo 5). En este mismo capítulo hemos discutido la importancia de la luz en la emergencia en base a experiencias de laboratorio. En el siguiente capítulo (capítulo 6) hemos realizado un estudio biométrico de las distintas especies, se ha estudiado la variación del tamaño entre estaciones de muestreo, así como la variación de tamaño a lo largo del período de vuelo de

cada especie. En el capítulo 7, hemos determinado los componentes de la dieta de las especies en estudio, tratando a hembras y machos por separado. En el capítulo 8 se describe la llamada vibracional intersexual del macho de *Isoperla nevada* comparándola con la de *I. grammatica*, especie muy afín a la anterior. El comportamiento de cópula (pautas de aproximación y comienzo del apareamiento, duración de la cópula, intentos de desplazamiento por parte de ejemplares ajenos a la cópula y su efecto en la duración de ésta, etc.) ha sido estudiado en el capítulo 9. En el siguiente capítulo (capítulo 10) se analizan las características morfológicas de los huevos de las especies en estudio y se aporta información sobre las puestas (número de huevos que las componen, número de puestas por hembra, etc.), así como de la fecundidad de la hembra. En este mismo capítulo se estudia la variación en el tamaño de puesta en la especie *I. nevada* a lo largo de su periodo de vuelo y la relación tamaño de la hembra y tamaño de la puesta. Las conclusiones más relevantes de nuestro estudio quedan recogidas en el capítulo 11.

Son muchos los argumentos que justifican el interés de profundizar en el conocimiento de un grupo animal como el que nos ocupa, muchos de ellos comunes a otros organismos o incluso a la totalidad de los seres vivos, y que tratamos de resumir a continuación:

1. Los plec6pteros, dada su escasa capacidad de dispersi6n y su elevada tasa de especiaci6n, constituyen valiosas herramientas en estudios biogeogr6ficos (ZWICK, 1980; BRITAIN, 1990).

2. Aunque el n6mero de especies conocidas para este grupo no es muy elevado, en torno a unas 2000, su papel en los sistemas acu6ticos l6ticos es enorme (HYNES, 1976) y constituyen una parte fundamental de dichos ecosistemas, en los que pueden llegar a ser dominantes (STEWART y STARK, 1988).

3. Su estudio contribuye a aumentar el conocimiento cient6fico y cultural. Concretamente los estudios en su biolog6a (en aspectos tales como los mecanismos de la reproducci6n) se basan en pilares con cierta constancia entre todos los organismos vivos y trasciende m6s all6 del grupo en estudio.

4. Desde el punto de vista de su inter6s econ6mico, ha sido se6alado el efecto negativo de algunas especies de plec6pteros durante su estadio adulto al alimentarse sobre 6rboles frutales (NEWCOMER, 1918), as6 como su importancia en la dieta de especies con inter6s econ6mico

como la trucha y otros peces (TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1997a).

5. Se puede señalar también un interés deportivo. Tradicionalmente han sido utilizados por los pescadores imitaciones artificiales de plecópteros, junto con otros insectos acuáticos, en la modalidad de pesca denominada "con mosca" (TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1997a), práctica cuyo origen se remonta mucho tiempo atrás; de hecho, la cita más antigua en la literatura del uso de imitaciones de plecópteros en la pesca data de hace cinco siglos (En: LEISER y BOYLE, 1982).

6. Presentan una elevada sensibilidad a la contaminación por lo que han sido habitualmente empleados como bioindicadores de buena calidad de agua. El estudio de su conservación arroja luz sobre el estado de conservación de nuestros ríos y su relación con la actividad humana (SÁNCHEZ-ORTEGA y TIERNO, 1996; TIERNO y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996).

7. Podemos aportar también argumentos éticos y conservacionistas: sólo conociendo a estas especies, su distribución y su biología, podremos conservarlas y protegerlas, evitando la disminución de la biodiversidad de los ecosistemas. El desconocimiento de este grupo, como de otros muchos grupos de invertebrados, y a pesar de constituir una parte importante de la diversidad y biomasa de los organismos de los sistemas naturales, hace que sean ignorados en los estudios de impacto ambiental previos al comienzo de proyectos y trabajos públicos (En: SÁNCHEZ-ORTEGA y TIERNO, 1996).

8. Pueden ser de gran utilidad en la catalogación de espacios naturales, ya que se trata de un grupo reducido, relativamente fácil de identificar, con una tasa de especiación elevada y con alta sensibilidad a las alteraciones del medio en el que viven (por lo que se encuentran asociados a zonas de alta calidad ambiental), lo que hace de ellos buenos indicadores de interés faunístico (TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1997a).

En nuestro grupo de investigación (*Biología y Ecología de los Sistemas Acuáticos Lóticos* de la Univeridad de Granada) hemos ido profundizando en varios de estos aspectos. Así, se han realizado estudios taxonómicos y faunísticos que nos han permitido conocer las diferentes especies presentes en diversas áreas, fundamentalmente del sur peninsular, centrándonos especialmente en algunos grupos como los plecópteros, efemerópteros, tricópteros y coleópteros. Fruto de dichas investigaciones han sido la realización de publicaciones faunísticas y fenológicas,

catálogos faunísticos, revisiones taxonómicas y descripción de nuevas especies. Asimismo se han realizado estudios biogeográficos en base a las semejanzas faunísticas de macroinvertebrados acuáticos entre distintas áreas tanto peninsulares como norteafricanas. Los estudios de comunidades también han sido tema de interesantes publicaciones en las distintas cuencas hidrográficas de la provincia de Granada, y se ha estudiado el uso de macroinvertebrados como bioindicadores de calidad de las aguas. Respecto a la conservación de la fauna se han llevado a cabo trabajos sobre la situación actual de algunos grupos de macroinvertebrados, y se han catalogado dichas especies desde el punto de vista del estado actual de conservación. Además, hemos tratado de divulgar el conocimiento de algunos de los grupos en estudio, dada la desinformación que el público general posee sobre estas especies animales, destacando especialmente su enorme interés ecológico.

Con la presente memoria de tesis doctoral, nos planteamos introducirnos en algunas cuestiones poco conocidas de la biología imaginal de los plec6pteros, tanto a escala peninsular como, en la mayor parte de las ocasiones, a escala global.

2. ANTECEDENTES



2.1. ANTECEDENTES Y ESTADO ACTUAL DEL TEMA

Entre los aspectos mejor conocidos de la vida adulta de los plec6pteros, y de los insectos acuáticos en general, destacan la emergencia, el vuelo y la dispersi6n (HYNES, 1976; MADSEN y BUTZ, 1976; MENDEL y MÜLLER, 1979; RIEDERER, 1985; WILLIAMS, 1982; ZWICK, 1977, 1990), ya que son fáciles de estudiar y est6n muy relacionados con estudios faunísticos, por lo que representan los primeros datos conocidos sobre la biología imaginal.

Entre los trabajos sobre emergencia, podemos diferenciar aquellos que describen modelos de emergencia a escala global (CORBET, 1964) o en un área concreta (DeWALT, STEWART, MOULTON II y KENNEDY, 1994; FOCHETTI y NICOLAI, 1996; HARPER y PILÓN, 1970; KERST y ANDERSON, 1974; FLANNAGAN y COBB, 1991; FRIESEN, FLANNAGAN y COBB, 1984; KUUSELA, 1984; MASTELLER, 1983; WHITE, CARLSON y FOX, 1979). Otros trabajos se han centrado en estudiar los factores, como la temperatura, que afectan a la emergencia (MACAN, 1958a; NEBEKER, 1971) o bien forman parte de estudios generales sobre ciclos de vida o historias de vida (CATHER y GAUFIN, 1975; SWEENEY, 1984; WOLF y ZWICK, 1989). La periodicidad diaria de la emergencia ha sido también estudiada en determinadas áreas o a nivel de ciertas especies (DAAN y GUSTAFSSON, 1973; KUUSELA, 1976; HAYASHI, ISOBE y OISHI, 1997) y, muy recientemente, se ha destacado la importancia de los lugares de emergencia como lugares de encuentro de la pareja (HANADA, ISOBE y OISHI, 1997).

La comunicaci6n intersexual es un aspecto de su vida también relativamente conocido, que fue por primera vez citado en los plec6pteros por NEWPORT (1851) y analizado por vez primera por RUPPRECHT (1968). Posteriormente diversos trabajos han destacado la importancia de estas llamadas como mecanismo de reconocimiento entre sexos específcico de especie y su consecuente importancia práctica en estudios de taxonomía (ZWICK, 1973; MAKETON y STEWART, 1984; SZCZYTKO y STEWART, 1979b; STEWART y ZEIGLER, 1984). Adem6s se han descrito las llamadas de unas 150 especies de plec6pteros, la mayor parte de ellas americanas (BOTTORFF, STEWART y KNIGHT, 1989; MAKETON y STEWART, 1984a, 1984b, 1988; STEWART, ABBOTT y BOTTORFF, 1995; STEWART, ABBOTT, KIRCHNER y MOULTON II, 1995;

STEWART y MAKETON, 1990, 1991; STEWART, SZCZYTKO y STARK, 1982, 1983; STEWART, SZCZYTKO, STARK y ZEIGLER, 1982; STEWART y ZEIGLER, 1984a, 1984b; SZCZYTKO y STEWART, 1979a, 1979b; ZEIGLER, 1989; ZEIGLER y STEWART, 1985, 1987) y una pequeña proporción europeas (MEMBIELA, 1990b; MEMBIELA y VIDAL, 1998; RUPPRECHT, 1965, 1968, 1969, 1978, 1981, 1982, 1997). Últimamente, se están realizando trabajos sobre éste y otros aspectos relacionados con la búsqueda de pareja (ABBOTT y STEWART, 1993; ALEXANDER y STEWART, 1996a, 1996b, 1997; STEWART, 1994) y la guarda de ésta (ZEIGLER, 1991).

Con respecto al apareamiento y la oviposición, aunque existen trabajos específicos sobre el tema (BERTHÉLEMY, 1979a; BRINCK, 1956; STEWART, ALTMAN y SOLON, 1969; STEWART y STARK, 1977), suelen ser tratados como apartados de estudios más generales sobre su biología (BRITAIN, 1990; HYNES, 1976).

En cuanto a la alimentación de los adultos, con frecuencia se habla, en tratados generales, de una dieta de polen y líquenes en algunas especies o la no alimentación de otras durante la fase imaginal, pero son muy escasos los trabajos que estudian a fondo este aspecto de la biología de este orden de insectos (HYNES, 1942; RUPPRECHT, 1990; ZWICK, 1990).

Por otra parte, estudios biométricos han sido realizados sobre determinadas estructuras de diferentes especies de plecópteros (BEER-STILLER y ZWICK, 1995; COSTELLO, 1988, FROEHLICH, 1990; HOGUE y HAWKINS, 1991; KOFUJI, ISOBE y KAWAI, 1992; ZWICK, 1986). Las relaciones entre tamaño de la hembra y número de huevos han sido estudiadas en diferentes grupos de insectos (HONĚK, 1993) aunque dentro del orden Plecópteros estos trabajos son escasos (KHOO, 1964; BRITAIN, 1990; SWEENEY, JACKSON y FUNK, 1995).

En lo que respecta a la puesta, existen trabajos realizados sobre morfología y estructura de los huevos de diversas especies de plecópteros, en muchos casos como parte de estudios taxonómicos, (ISOBE, 1988, 1997; KNIGHT, NEBEKER y GAUFIN, 1965a, 1965b; LILLEHAMMER y OKLAND, 1987; NELSON, 1988; STARK y SZCZYTKO, 1982, 1988). Asimismo, contamos con algunos estudios sobre la eclosión y factores que influyen en ella, que aportan información sobre los huevos de plecópteros (DEGRANGE, 1957; LILLEHAMMER, BRITAIN, SALVEIT, NIELSEN, 1989; ELLIOTT, 1988, 1989, 1991a, 1991b, 1992). No

faltan tampoco los trabajos histológicos sobre huevos de plecópteros y de desarrollo embriológico (GOTTANKA y BÜNING, 1990; KISHIMOTO, 1997; ROŚCISZEWSKA, 1987, 1991a, 1991b, 1995).

Por último merecen ser destacados los trabajos sobre biología general que tratan diversos aspectos de la biología imaginal de algunas especies del orden Plecópteros o del grupo en general, como son los de BENEDETTO (1970), BRINCK (1949), HYNES (1974, 1976), KHOO (1964), MÜLLER y MENDEL (1980) y BRITAIN (1990).

La mayoría de estos estudios se han desarrollado a partir de observaciones limitadas o de experimentos con pocas especies. Además se sabe muy poco sobre otros aspectos del comportamiento de estos insectos tales como: los ritmos de actividad, la búsqueda de la pareja, la agregación, la alimentación, los eventos post-copulatorios, etc. (STEWART, 1994).

Sirva todo lo anteriormente expuesto como un breve resumen de los temas estudiados hasta la actualidad y la bibliografía más representativa acerca de la biología imaginal de los plecópteros a nivel mundial. En cada uno de los capítulos correspondientes de esta memoria se hará referencia a las conclusiones más relevantes de esos y otros trabajos, tanto en las introducciones particulares de cada tema (fenología, alimentación, etc.) como, especialmente, en las discusiones generales de cada capítulo.

2.2. ANTECEDENTES EN ESTUDIOS DE BIOLOGÍA IMAGINAL DE PLECÓPTEROS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Desgraciadamente son muy escasos los estudios de biología imaginal del orden Plecópteros en la Península Ibérica y tan sólo algunos aspectos han sido tratados y, en todo caso, de forma puntual.

Los períodos de vuelo y algunos otros aspectos de fenología en general constituyen los temas de la biología de los adultos de plecópteros estudiados en más áreas de la Península. Así, encontramos trabajos a escala peninsular (AUBERT, 1963), en los Pirineos (BERTHÉLEMY, 1966) y en Galicia (MEMBIELA, 1990a, 1996), aunque la mayor parte los han realizado

investigadores de la Universidad de Granada en distintos espacios naturales del sur de la península Ibérica, tales como Sierra Nevada (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989), el sur de Cádiz (ROPERO, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1995), la Serranía de Ronda (TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996), la Sierra de Baza (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa) y la Sierra de Huétor (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, b en prensa), que describen, básicamente, la fauna de plecópteros presente en cada una de esas áreas y los períodos de vuelo de cada una de las especies existentes.

La comunicación intersexual ha sido estudiada tan sólo en tres especies: *Perla madritensis* en Galicia (MEMBIELA, 1990b), *Isoperla grammatica* también en Galicia (MEMBIELA y VIDAL, 1998) e *Isoperla nevada* en Sierra Nevada (TIERNO y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1998), esta última a partir de datos de esta tesis, aunque ya BERTHÉLEMY (1979b) señalaba el interés de las llamadas en la taxonomía del género *Isoperla* en Pirineos.

Por último, y formando parte de un estudio sistemático más amplio de perlodinos paleárticos, se estudió la morfología del huevo de *Guadalgenus franzi* a partir de material procedente de la Península Ibérica (STARK, GONZÁLEZ DEL TÁNAGO y SZCZYTKO, 1986). Si bien la morfología del huevo de otras especies presentes en la Península ha sido estudiada, en todos los casos ha sido a partir de ejemplares procedentes de otras regiones (DEGRANGE, 1957; KHOO, 1964; LILLEHAMMER y OKLAND, 1987; ROŚCISZEWSKA, 1991a; STARK y SZCZYTKO, 1988).

2.3. ANTECEDENTES EN ESTUDIOS DE PLECÓPTEROS EN SIERRA NEVADA

El macizo de Sierra Nevada es uno de los lugares de la Península Ibérica donde mayor número de estudios sobre plecópteros, y macroinvertebrados acuáticos en general, han sido realizados. Esto se debe sin duda a varios factores: por una parte la gran altitud de esta sierra, con la cota más elevada de la Península, que permiten la existencia de todos los pisos bioclimáticos propios del mediterráneo; por otra a su historia geológica y su papel como centro de especiación,

aunque en el caso concreto de los plec6pteros ha actuado m1s como refugio natural (AUBERT, 1963; TIERNO y S1NCHEZ-ORTEGA, 1996) y por otra, es innegable, a su proximidad a la Universidad de Granada, que ha hecho que numerosos investigadores dirijan los objetivos de sus estudios hacia el conocimiento de la fauna y la flora de este entorno natural.

Las primeras citas de plec6pteros de Sierra Nevada se deben a PICTET (1865), NAV1S (1901, 1911), DESPAX (1945) y, sobre todo, a AUBERT (1952, 1954, 1956, 1962 y 1963) con trabajos faun1sticos y taxon6micos.

ALBA-TERCEDOR (1979a, 1979b) y ALBA-TERCEDOR y JIM1NEZ-MILL1N (1979) realizan la primera aportaci6n al conocimiento de los factores que afectan a la distribuci6n de las ninfas de plec6pteros en Sierra Nevada. Posteriormente, S1NCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1984 y 1985) publicaron trabajos taxon6micos sobre dos especies presentes en este sistema monta1oso. La realizaci6n de una tesis doctoral (S1NCHEZ-ORTEGA, 1986) sobre taxonom1a, ecolog1a y ciclos de vida de los plec6pteros de Sierra Nevada, as1 como la elaboraci6n de dos tesis m1s sobre macroinvertebrados acu1ticos en general en cuencas hidrogr1ficas que est1n incluidas o abarcan parte de Sierra Nevada (ZAMORA-MU1OZ, 1992 y PICAZO-MU1OZ, 1995) y la posterior publicaci6n de toda una serie de art1culos m1s o menos relacionados con ellas (S1NCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987, 1988a, 1988b, 1989, 1990a, 1990b, 1991; ALBA-TERCEDOR, ZAMORA-MU1OZ, S1NCHEZ-ORTEGA y GUIASOLA, 1991; ZAMORA-MU1OZ y ALBA-TERCEDOR, 1992; ZAMORA-MU1OZ, S1NCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1993; S1NCHEZ-ORTEGA y ROPERO-MONTERO, 1993; TIERNO, S1NCHEZ-ORTEGA y PICAZO-MU1OZ, 1994) completan el conocimiento actual que poseemos sobre aspectos como la distribuci6n, taxonom1a, ecolog1a y ciclos de vida de los plec6pteros de Sierra Nevada.

Por otra parte, TIERNO y S1NCHEZ-ORTEGA (1996) analizan tambi1n la situaci6n de riesgo y la conservaci6n de los plec6pteros de Sierra Nevada y otros sistemas monta1osos andaluces.

A nivel de biolog1a imaginal de los plec6pteros de Sierra Nevada, tan s6lo contamos con un trabajo que estudia los periodos de vuelo de las especies presentes en el macizo (S1NCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989), por lo que la realizaci6n de esta tesis completa la laguna

existente en el conocimiento de este grupo animal en este paraje y hace, sin duda, que el conocimiento de los plec6pteros de Sierra Nevada sea, en su conjunto, el m6s completo de toda la Península Ibérica.

3. ÁREA DE ESTUDIO



3.1. INTRODUCCIÓN

El macizo de Sierra Nevada (fig. 3.1) forma parte de los Sistemas Béticos, situados al sureste de la Península Ibérica, y ocupa parte de las provincias de Granada y de Almería, con una orientación Este-Oeste. En ella encontramos el pico más elevado de la Península: el Mulhacén (3479 ó 3481 m según los autores) y otras numerosas cumbres que superan los 3000 m.

La superficie ocupada por esta sierra es de unas 2000 Km², de los que unas 170000 hectáreas están protegidas bajo la figura de Parque Natural, aunque se prevee su catalogación próximamente, al menos de una parte de su superficie, como Parque Nacional. Encontramos en Sierra Nevada todos los pisos bioclimáticos que se conocen para la región Mediterránea: termomediterráneo, mesomediterráneo, supramediterráneo, oromediterráneo y crioromediterráneo. Desde el punto de vista geológico, Sierra Nevada está constituida por materiales metamórficos, fundamentalmente los llamados micaesquistos pizarrosos, en su zona central y más elevada (formando el complejo Nevado-Filábride) y en su periferia se encuentra la denominada orla calcárea (complejo Alpujarride).

La climatología de esta cordillera se caracteriza por una gran oscilación térmica que va desde los 35 a los -30°C. Las precipitaciones se producen en forma de nieve por encima de los 2000 m. durante los meses más fríos, y las diferencias pluviométricas son muy acusadas a lo largo del año y en distintas áreas de Sierra Nevada.

Desde el punto de vista hidrológico, Sierra Nevada cuenta con una gran cantidad de lagunas, ríos y arroyos. La regulación de los caudales está condicionada a las épocas de lluvia y de deshielo, lo que supone un régimen torrencial que queda atenuado en algunos arroyos por la presencia de embalses. Los distintos cursos de agua se reparten entre la vertiente atlántica y la mediterránea, respectivamente formando parte de la cuenca del Guadalquivir y la del Adra.

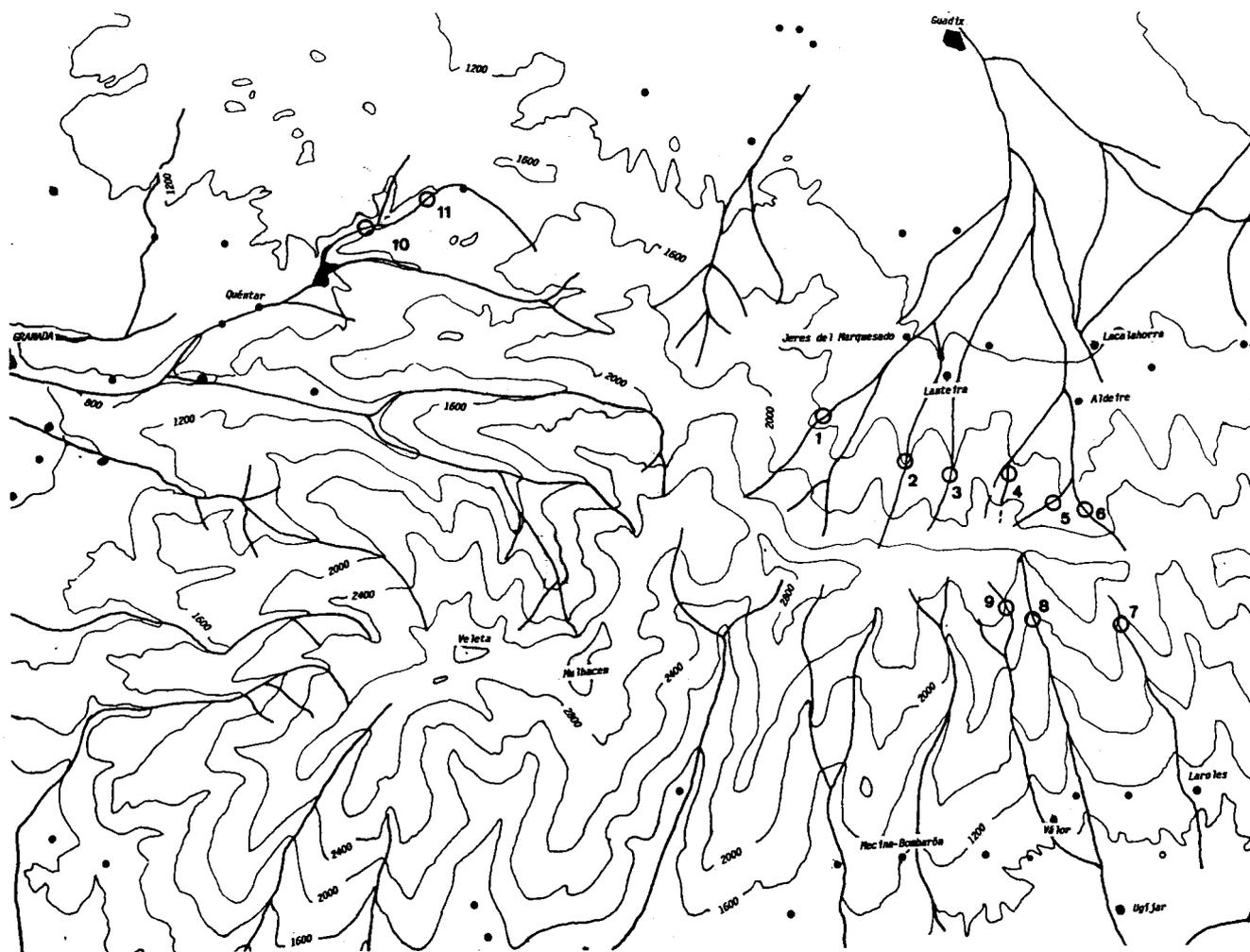


Fig. 3.1. Mapa de Sierra Nevada con las estaciones de muestreo.

3.2. ESTACIONES DE MUESTREO

Se eligieron once estaciones de muestreo, seis de ellas en la vertiente norte de Sierra Nevada (E1 a E6), tres en la vertiente sur (E7 a E9) y dos en el lado occidental (E10 y E11) (fig. 3.1), todas ellas localizadas en la provincia de Granada.

Según las cuencas hidrográficas de las que forma parte, las estaciones situadas en la cara norte se localizan en arroyos que vierten en la cuenca del Guadiana Menor, que a su vez forma parte de la cuenca del Guadalquivir; el Río Aguas Blancas (E10 y E11) vierte al Río Genil, que forma parte, como en el caso anterior, en la cuenca del Guadalquivir; por último los arroyos sobre los que se sitúan las estaciones E7 a E9 forman parte de la cuenca del Adra.

En la vegetación de ribera encontramos tanto especies propias de Sierra Nevada como muchas otras introducidas, fundamentalmente vegetación arbórea. Normalmente estas especies alóctonas aparecen cultivadas en las proximidades de los carriles, a la altura de los puentes, que corresponden con las zonas donde se muestreaba preferentemente.

3.2.1. Estación 1 (E1)

Situada en el Arroyo Alhorí, a 1510 m de altitud, en el término municipal de Jeres del Marquesado y en el punto de coordenadas U.T.M. 30SVG824117.

El sustrato del lecho del arroyo está compuesto por arenas, cantos y placas de pizarra. La anchura del cauce en la zona de muestreo osciló entre 1 y 3 metros, aunque la anchura predominante fue de aproximadamente 1,5 metros.

De acuerdo con nuestros datos, la temperatura del agua osciló entre 1 y 13°C a lo largo del año (media: 6,7°C), mientras que la del aire varió entre -1 y 24°C (media 10°C), aunque las medias debían ser algo más bajas, ya que en algunos meses invernales no se pudo muestrear al permanecer el carril de acceso cortado por la nieve y el hielo.

La vegetación arbórea y arbustiva predominante de la ribera y entorno próximo de esta estación está constituida por *Populus nigra*, *Salix* cf. *atrocinerea*, *Rubus ulmifolius*, *Rosa* cf. *canina*, *Crataegus monogyna*, *Adenocarpus decorticans* y *Pinus pinaster*, con algunos ejemplares de *Alnus glutinosa* y *Quercus rotundifolia*. Entre la vegetación herbácea, predominan las poáceas en las orillas. Por último, también están presentes: *Helleborus foetidus*, *Mentha* sp., *Artemisia* cf. *campestris*, *Ononis* sp., *Genista* sp., *Thymus* sp., *Helichrysum* sp., *Daphne gnidium*, *Veronica* sp., *Digitalis purpurea*, *Plantago* sp. y *Silene* sp. entre otros. Musgos, algas y líquenes son frecuentes sobre las piedras y ramas de algunos árboles.

3.2.2. Estación 2 (E2)

Situada en el Arroyo del Pueblo, a 1530 m de altitud, en el término municipal de Lanteira y en el punto de coordenadas U.T.M. 30SVG861023.

El sustrato del lecho del arroyo está formado, como en el caso anterior, por arenas, cantos y pizarras. La anchura del cauce en la zona de muestreo fue muy estable y osciló tan sólo entre 1 y 1,5 metros.

De acuerdo con nuestros datos, la temperatura del agua osciló entre 1 y 13°C a lo largo del año (media: 6,9°C), mientras que la del aire varió entre -1 y 24°C (media 11,4°C), aunque estas debían ser algo más bajas, ya que en algunos meses invernales no se pudo muestrear.

La vegetación arbórea y arborescente predominante está constituida por *Alnus glutinosa*, *Pinus sylvestris*, *P. pinaster*, *Salix* cf. *atrocinerea*, *Crataegus monogyna*, *Adenocarpus decorticans* y *Rubus ulmifolius*, aunque también están presentes *Cedrus atlantica*, *Ulmus minor*, *Populus nigra*, *Quercus rotundifolia* y *Robinia pseudoacacia*. Abundan las poáceas y geraniáceas, y entre otras plantas de pequeño y mediano porte también destacan: *Helleborus foetidus*, *Digitalis purpurea*, *Miosotis sylvatica teresiana*, *Epilobium* sp., *Trifolium* sp., etc. La humedad existente favorece la existencia de musgos, algas y líquenes.

3.2.3. Estación 3 (E3)

Situada en el Arroyo del Barrio, a 1600 m de altitud, en el término municipal de Lanteira y en el punto de coordenadas U.T.M. 30SVG880926.

El sustrato del lecho está compuesto por arenas, cantos y piedras grandes. La anchura del cauce osciló, como en el caso anterior, entre 1 y 1,5 metros.

De acuerdo con nuestros datos, la temperatura del agua osciló entre 1 y 14°C a lo largo del año (media: 7,2°C), mientras que la del aire varió entre 1 y 23°C (media 13,7°C), aunque estas debían ser algo más bajas, ya que en algunos meses invernales no se pudo muestrear.

La vegetación está formada por *Pinus pinaster*, *Salix* cf. *atrocinerea*, *Rubus ulmifolius*, *Adenocarpus decorticans*, *Rosa* cf. *canina* y, en general, las poáceas como especies más abundantes. También están presentes: *Alnus glutinosa*, *Quercus rotundifolia*, *Crataegus monogyna*, *Helleborus foetidus*, *Mentha* sp., *Populus nigra*, *Digitalis purpurea*, *Trifolium* sp., *Urtica* sp., *Prunella* sp., *Marrubium supinum*, geraniáceas, juncos (*Juncus* sp. y *Scirpus holoschoemus*), musgos, algas y líquenes.

3.2.4. Estación 4 (E4)

Situada en el Barranco del Gallego, a 1680 m de altitud, en el término municipal de Aldeire y en el punto de coordenadas U.T.M. 30SVG900966.

El lecho del arroyo está formado por grandes láminas de pizarra y lodo. La anchura del cauce osciló entre 0,5 y 1 metro.

De acuerdo con nuestros datos, la temperatura del agua osciló entre 2 y 15°C a lo largo del año (media: 7,4°C), mientras que la del aire varió entre 0 y 23°C (media 12,3°C), aunque estas medidas deben ser tenidas en cuenta con ciertas reservas, ya que en algunos meses invernales no se

pudo muestrear, ni tampoco se tomaron medidas en los meses estivales en los que el río permaneció seco.

Entre la vegetación de ribera destacan por su abundancia los cedros (*Cedrus atlantica*) y las poáceas. También están presentes *Rubus ulmifolius*, *Salix* cf. *atrocinerea*, *Quercus rotundifolia*, *Q. pyrenaica*, *Populus nigra*, *Crataegus monogyna*, *Adenocarpus decorticans*, *Ononis* sp., *Thymus* sp., *Ulmus minor*, *Miosotis sylvatica teresiana* e *Hipericum* sp. entre las angiospermas y *Sequoiadendron giganteum*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* y *Thuja* sp. entre las gimnospermas, además musgos, algas y líquenes.

Este fue el único arroyo que se secó durante parte del período de muestreo (concretamente en agosto, septiembre y primera quincena de octubre).

3.2.5. Estación 5 (E5)

Situada en el Barranco de los Tejos o de los Recodos, a 1660 m de altitud, en el término municipal de Aldeire y en el punto de coordenadas U.T.M. 30SVG920871.

El sustrato del lecho del arroyo se compone de arenas y piedras. La anchura del cauce varió entre 0,5 y 1,5 metros.

De acuerdo con nuestros datos, la temperatura del agua osciló entre 1 y 14°C a lo largo del año (media: 8,0°C), mientras que la del aire varió entre 6 y 23°C (media 14,2°C), aunque estas medias debieron ser algo más bajas, ya que en algunos meses invernales no se pudo muestrear.

En la vegetación de ribera predominan *Pinus pinaster*, *P. sylvestris*, *Populus nigra* y las poáceas. El resto de la vegetación de ribera está constituido fundamentalmente por *Alnus glutinosa*, *Q. rotundifolia*, *Rubus ulmifolius*, *Adenocarpus decorticans*, *Mentha* sp., *Digitalis purpurea*, *Ulmus minor*, juncos (*Juncus* sp. y *Scirpus holoschoemus*), *Sequoiadendron giganteum*, *Scrophularia* sp., *Abies alba* y ranunculáceas entre las espermafitas, *Pteridium aquilinum* como pteridófito, además de musgos, algas y líquenes.

3.2.6. Estación 6 (E6)

Situada en el Barranco de los Pasillos, a 1680 m de altitud, en el término municipal de Aldeire y en el punto de coordenadas U.T.M. 30SVG940719.

El lecho del arroyo estaba formado por arenas y piedras. La anchura del cauce osciló entre 1 y 2 metros.

La temperatura del agua osciló entre 2 y 14°C a lo largo del año (media: 8,8°C), mientras que la del aire varió entre 6 y 23°C (media 14,5°C), aunque estas debían ser algo más bajas, ya que en algunos meses invernales no se pudo muestrear.

La vegetación de ribera está constituida fundamentalmente, como en el caso anterior, por *Pinus nigra*, *Populus nigra*, poáceas y, en menor medida, *Rubus ulmifolius*. También están presentes *Alnus glutinosa*, *Quercus rotundifolia*, *Castanea sativa*, *Adenocarpus decorticans*, *Helleborus foetidus*, *Mentha* sp., *Ulmus minor*, *Miosotis sylvatica teresiana*, *Robinia pseudoacacia*, *Urtica* sp., *Hipericum* sp., ranunculáceas, además de musgos, algas y líquenes.

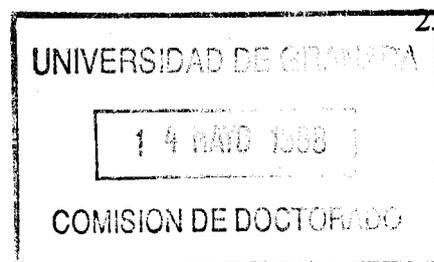
3.2.7. Estación 7 (E7)

Situada en el Río Laroles, a 1820 m de altitud, en el término municipal de Nechite y en el punto de coordenadas U.T.M. 30SVG960024.

El sustrato del lecho del río es pedregoso. La anchura del cauce osciló entre 0,5 y 1,2 metros.

De acuerdo con nuestros datos, la temperatura del agua osciló entre 4 y 15°C a lo largo del año (media: 9,5°C), mientras que la del aire varió entre 4 y 23°C (media 13,5°C), aunque estas debían ser algo más bajas, ya que en algunos meses invernales no se pudo muestrear.

Abundan especialmente *Pinus nigra*, *P. ponderosa*, *Salix* cf. *atrocinerea*, *Rubus ulmifolius*, *Adenocarpus decorticans* y *P. nigra*. También están presentes *Mentha* sp., *Digitalis purpurea*, *Miosotis sylvatica teresiana*, *Urtica* sp., *Marrubium supinum*, *Pteridium aquilinum*, poáceas, *Thuja*



sp., ranunculáceas, *Aconitum* sp., *Cupressus arizonica*, *Euphorbia* sp., *Rumex* sp., *Phlomis lychnitis*, diversas compuestas, musgos, algas y líquenes.

3.2.8. Estación 8 (E8)

Situada en el Río Nechite, a 1900 m de altitud, en el término municipal de Válor y en el punto de coordenadas U.T.M. 30SVF920031.

El sustrato del lecho del río es pedregoso con algunas piedras de gran tamaño. El cauce presentó una anchura de entre 1 y 2,5 metros.

De acuerdo con nuestros datos, la temperatura del agua osciló entre 2 y 16°C a lo largo del año (media: 9,7°C), mientras que la del aire varió entre 4 y 24°C (media 13,7°C), aunque estas medias debieron ser algo más bajas, ya que en algunos meses invernales no se pudo muestrear.

La vegetación de ribera está constituida fundamentalmente por *Rubus ulmifolius*, *Adenocarpus decorticans* y poáceas, seguido por *Rosa* cf. *canina*, *Salix* cf. *atrocinerea* y *Crataegus monogyna*. Entre otras plantas presentes destacan *Urtica* sp., *Helleborus foetidus*, *Mentha* sp., *Artemisia* cf. *campestris*, *Thymus* sp., *Helichrysum* sp., *Digitalis purpurea*, *Marrubium supinum*, *Pteridium aquilinum*, *Euphorbia* sp., *Dianthus* sp., juncos (*Juncus* sp. y *Scirpus holoschoemus*), líquenes y, en zonas umbrías, algas y musgos.

3.2.9. Estación 9 (E9)

Situada en el Río Válor, a 1820 m de altitud, en el término municipal de Válor y en el punto de coordenadas U.T.M. 30SVF911009.

El sustrato del cauce del río es pedregosos. La anchura del cauce en la zona de muestreo osciló entre 1 y 3 metros.

De acuerdo con nuestros datos, la temperatura del agua osciló entre 6 y 14°C a lo largo del año (media: 10,4°C), mientras que la del aire varió entre 4 y 27°C (media 15°C), aunque estas debían ser algo más bajas, ya que en algunos meses invernales no se pudo muestrear.

Abundan *Salix* cf. *atrocinerea*, *Adenocarpus decorticans*, *Populus alba* y poáceas. Otras especies presentes son: *Acer granatense* y *Juglans regia* como especies arbóreas, y *Rosa* cf. *canina*, *Digitalis purpurea*, *Miosotis sylvatica teresiana*, *Pteridium aquilinum*, *Eryngium campestre*, *Hipericum* sp., *Mentha* sp., algunas compuestas y crucíferas, líquenes, algas y musgos, como especies de mediano o pequeño porte.

3.2.10. Estación 10 (E10)

Situada en el Río Aguas Blancas (I), a 1140 m de altitud, en el término municipal de Quéntar y en el punto de coordenadas U.T.M. 30SVG649206.

El lecho del río presenta arenas finas y lodos en las orillas y arenas, guijarros y piedras en el centro. La anchura del cauce osciló entre 3 y 4 metros.

De acuerdo con nuestros datos, la temperatura del agua osciló entre 4 y 16°C a lo largo del año (media: 10,1°C), mientras que la del aire varió entre 0 y 27°C (media 14,3°C). En esta estación los muestreos se pudieron efectuar a lo largo de todo el año, por lo que las temperaturas medidas resultan más bajas proporcionalmente a las efectuadas en las estaciones 1 a 9, lo que habría de tenerse en cuenta a la hora de establecer comparaciones.

La vegetación predominante está constituida por poáceas y algunas compuestas, formando una pequeña pradera en el margen derecho del río, *Salix* cf. *atrocinerea*, bordeando las orillas, y *Populus nigra*, formando parte de una chopera plantada en el margen izquierdo. Son también abundantes los juncos (*Juncus* sp. y *Scirpus holoschoemus*), *Pinus halepensis* y *P. pinaster*. También están presentes *Rubus ulmifolius*, *Mentha* sp., *Rosa* cf. *canina*, *Thymus* sp., *Veronica* sp., *Digitalis obscura*, *Trifolium* sp., *Urtica* sp., *Marrubium supinum*, *Nasturtium officinalis*, *Galium* sp., *Vicia*

sp., *Equisetum* sp., *Acanthus mollis*, *Plantago* sp. sp., *Daphne gnidium*, *Lavandula lanata*, *Papaver* sp., *Helianthemum* sp., *Muscari neglectum*, *Cytisus scoparius*, *Berberis hispanica*, *Ulex parviflorus*, *Rosmarinus officinalis*, *Scrophularia* sp., ranunculáceas, algas, líquenes y musgos.

Desgraciadamente, esta estación sufrió las nefastas consecuencias de la realización de las obras de construcción de una nueva carretera asfaltada donde anteriormente se encontraba el carril de acceso. El efecto fue una transformación del paisaje de este punto de muestreo, el acúmulo de escombros y una pérdida de diversidad florística.

3.2.11. Estación 11 (E11)

Situada también en el Río Aguas Blancas (II), a 1060 m de altitud, en el término municipal de Quéntar y en el punto de coordenadas U.T.M. 30SVG6219.

El lecho del río es pedregosos, con zonas de lodo en la proximidad de los márgenes. La anchura del cauce en la zona muestreada osciló entre 1,5 y 2,5 metros.

De acuerdo con nuestros datos, la temperatura del agua osciló entre 6 y 14°C a lo largo del año (media: 10,2°C), mientras que la del aire varió entre 1 y 26°C (media 13,4°C). En esta estación los muestreos se pudieron efectuar a lo largo de todo el año, por lo que las temperaturas medidas resultan más bajas proporcionalmente a las efectuadas en las estaciones 1 a 9, lo que habría de tenerse en cuenta a la hora de establecer comparaciones.

Las especies botánicas dominantes son *Salix* cf. *atrocinerea*, *Rubus ulmifolius*, *Populus nigra* (y algún ejemplar de *P. alba*) y poáceas. También están presentes *Crataegus monogyna*, *Cornus sanguineus*, *Celtis australis*, *Scrophularia* sp., *Nasturtium officinalis*, algas, musgos y líquenes entre otros.

El efecto de la construcción de la carretera también modificó sustancialmente las características físicas de esta estación, con el consecuente deterioro de su vegetación.

4. MATERIAL Y MÉTODOS



4.1. PERÍODO DE MUESTREO

Los ejemplares fueron capturados en distintos ríos de Sierra Nevada (Granada), comprendidos entre los 1050 y 1900 metros de altitud (ver Área de Estudio) durante dos campañas de muestreo.

La primera de ellas se realizó entre diciembre de 1991 hasta noviembre de 1992. En ella se visitaron con una periodicidad quincenal (M1 a M24) las once estaciones (E1 a E11). Las fechas concretas de los muestreos se exponen a continuación:

- M1:** 2-XII-1991 (E1-E9) y 10-XII-1991 (E10-E11)
- M2:** 16-XII-1991 (E1-E9) y 20-XII-1991 (E10-E11)
- M3:** 17-I-1992 (E1-E9) y 18-I-1992 (E10-E11)
- M4:** 4-II-1992 (E1-E9) y 1-II-1992 (E10-E11)
- M5:** 13-II-1992 (E1-E9) y 14-II-1992 (E10-E11)
- M6:** 26-II-1992 (E1-E9) y 2-III-1992 (E10-E11)
- M7:** 11-III-1992 (E1-E9) y 16-III-1992 (E10-E11)
- M8:** 2-IV-1992 (E1-E9) y 30-III-1992 (E10-E11)
- M9:** 11-IV-1992 (E1-E9) y 9-IV-1992 (E10-E11)
- M10:** 23-IV-1992 (E1-E9) y 20-IV-1992 (E10-E11)
- M11:** 13-V-1992 (E1-E9) y 8-V-1992 (E10-E11)
- M12:** 27-V-1992 (E1-E9) y 18-V-1992 (E10-E11)
- M13:** 12-VI-1992 (E1-E9) y 6-VI-1992 (E10-E11)
- M14:** 30-VI-1992 (E1-E9) y 15-VI-1992 (E10-E11)
- M15:** 10-VII-1992 (E1-E9) y 16-VII-1992 (E10-E11)
- M16:** 24-VII-1992 (E1-E9) y 29-VII-1992 (E10-E11)
- M17:** 15-VIII-1992 (E1-E9) y 11-VIII-1992 (E10-E11)
- M18:** 29-VIII-1992 (E1-E9) y 28-VIII-1992 (E10-E11)
- M19:** 10-IX-1992 (E1-E9) y 11-IX-1992 (E10-E11)

M20: 22-IX-1992 (E1-E9) y 23-IX-1992 (E10-E11)

M21: 14-X-1992 (E1-E9) y 19-X-1992 (E10-E11)

M22: 28-X-1992 (E1-E9) y 30-X-1992 (E10-E11)

M23: 18-XI-1992 (E1-E9) y 17-XI-1992 (E10-E11)

M24: 25-XI-1992 (E1-E9) y 27-XI-1992 (E10-E11)

Los muestreos M4, M6 y M8 sólo se pudieron realizar en las estaciones 10 y 11, mientras que el muestreo M5 tuvo lugar únicamente en las estaciones 1, 7, 10 y 11. La causa de ello fueron las fuertes nevadas que impidieron el acceso a las restantes estaciones.

Otro agente atmosférico, en este caso las lluvias, impidieron efectuar el muestreo M13 en las estaciones 8 y 9.

La estación 4 se caracterizó por ser el único arroyo que se secó durante los meses de agosto, septiembre y primeros de octubre (M17 a M21), sin que se capturara ningún adulto en esa época.

Los ejemplares capturados en estos períodos sirvieron para realizar los estudios de la fenología, la biometría, la alimentación y parte de los estudios en huevos.

El segundo período de muestreo se desarrolló desde noviembre de 1995 hasta julio de 1996, de una forma no sistemática, aproximadamente cada dos semanas. Las estaciones visitadas fueron las que resultaron ser más productivas en cantidad y diversidad de especies durante el anterior muestreo (E3, E5, E6 y E7).

Los ejemplares capturados en este segundo período sirvieron para los estudios de comportamiento reproductor, emergencia y puesta.

4.2. MÉTODO DE CAPTURA Y MANTENIMIENTO EN LABORATORIO

En cada estación dos personas muestreaban de forma independiente durante media hora, por un recorrido fijo por los márgenes del río. Para ello se utilizó una manga entomológica con la que se

batía la vegetación de ribera. Además, algunos ejemplares eran directamente capturados de la vegetación, de la superficie de las piedras o de debajo de ellas con ayuda de unas pinzas entomológicas. La ventaja que suponen estos métodos de muestreo mediante caza directa, frente a las trampas de emergencia, es que permiten explorar los distintos microhábitats en torno al río, de forma que los resultados obtenidos son más significativos en cuanto a la fauna real de plecópteros presente en un determinado momento.

Por otra parte, y coincidiendo con lo señalado por DeWALT y STEWART (1995), estos métodos reflejan presencia de adultos y no emergencia, ya que desconocemos la edad de los individuos capturados, aunque de todos modos la presencia de adultos debe seguir un modelo muy similar al de emergencia ya que la longevidad de la mayoría de los adultos suele ser inferior a una semana en el laboratorio.

En todos los muestreos de la primera campaña (1991-1992) se realizaba una medición de la temperatura del aire y del agua de cada estación con un termómetro (ver Apéndice I). Pero, dado que el termoperíodo diario en el agua es menos variable que en el aire, las temperaturas del agua son más adecuadas para predecir la estacionalidad de fenómenos como la emergencia (SWEENEY, 1984) y por eso las hemos empleado para interpretar posibles diferencias en el período de vuelo de una especie entre estaciones.

Los ejemplares capturados eran conservados en alcohol al 70% en botes de plástico. Posteriormente, en el laboratorio, eran identificados, etiquetados y guardados en viales de cristal.

En la segunda campaña de muestreo los adultos fueron capturados del mismo modo que en el caso anterior, pero en esta ocasión, los ejemplares fueron colectados vivos y llevados al laboratorio en botes de plástico dentro de una nevera portátil, donde eran conservados y estudiados en pequeñas cajas en las que se suministraba agua y alimento (consistente en polen de pino, ramitas con líquenes o, en otras ocasiones, chocolate).

Durante la segunda campaña de muestreo también fueron colectadas ninfas, con el fin de obtener emergencias en laboratorio. Para ello, se utilizó una red de mano tipo "acuario" de 1mm de malla. Con ella se tomaban muestras removiendo el sustrato del fondo del río, ya fuera arena, grava

o vegetación (e intentando muestrear los distintos microhábitats); las muestras eran posteriormente separadas en una batea con la ayuda de unas pinzas. No se utilizó una malla más fina pues se intentaba capturar ninfas maduras próximas a la emergencia, y ese tamaño de malla es el que ha sido señalado como más adecuado para ninfas de cierto tamaño, ya que tamaños menores hacen que el agua pase a su través con menor velocidad y los individuos de mayor tamaño puedan escapar nadando (MACAN, 1958; ZELT y CLIFFORD, 1972). Las ninfas capturadas eran introducidas en botes de cristal con un sistema de aireación hasta su traslado al laboratorio, donde eran introducidas en un río artificial.

El río artificial consistía en un sistema de flujo continuo de agua en un recipiente de aproximadamente 100 x 25 cm de superficie, con un sistema de refrigeración que mantenía el agua a temperatura constante (en este caso seleccionamos 15°C). Se incorporó una bomba modelo Fluval 103, con filtro incorporado, que purificaba y reciclaba el agua. Dentro del recipiente se colocaban tres bandejas dispuestas en escalera (con una profundidad aproximada de 2-3,5 cm), y dentro de cada una de ellas se disponían pequeños vasitos donde se colocaban las ninfas, piedras, restos vegetales y alimento (consistente en comida para peces de agua fría Pet-bon). A estos vasitos se les practicaban dos aberturas en dos lados opuestos, que se cubrían con una tela de fina malla para dejar pasar el agua a su través y así crear la corriente necesaria dentro de cada uno de ellos. El modelo de vasos de cría es bastante similar al empleado por EDMUNDS, JENSEN y BERNER (1976) y MÜLLER-LIEBENAU (1969). El agua empleada provenía o bien del río o bien de agua del grifo dejada durante 24 horas antes de ser vertida en el río artificial para eliminar parte del cloro.

4.3. FENOLOGÍA

Para establecer la fenología y los períodos de vuelo se utilizaron los ejemplares capturados en la primera campaña de muestreo. En el laboratorio y con la ayuda de una lupa binocular Carl Zeiss modelo Citoval 2 con zoom de 0,63 a 6,3 aumentos y con oculares 16X, se determinó el sexo y la

especie a la que pertenece cada uno de los ejemplares recolectados. En algunas especies, concretamente en *Isoperla grammatica* e *Isoperla nevada*, se procedió a la disección del macho para extraer la armadura del saco peneal, único carácter morfológico válido para realizar la correcta distinción entre ambas especies (TIERNO, SÁNCHEZ-ORTEGA y PICAZO-MUÑOZ, 1994). Las preparaciones microscópicas de dichas estructuras se realizaron en líquido de Hoyer.

Todas las gráficas fueron realizados con el programa Harvard Graphic.

La catalogación de los patrones de emergencia se hizo considerando como especies primaverales aquellas cuyo período de vuelo se extendía en los meses de abril, mayo y junio; estivales en julio, agosto y septiembre; otoñales en octubre, noviembre y diciembre; e invernales en enero, febrero y marzo; se consideraban de período extendido aquellas cuyas capturas se extendían en tres o cuatro estaciones del año.

La diferencia en la proporción de sexos en cada especie se analizó mediante un test no paramétrico de χ^2 (SIEGEL y CASTELLAN, 1988) utilizando el programa Statistica para Windows 4.0 (1993).

La abundancia relativa se calculó tomando el total de ejemplares colectados de una especie sobre el total de plecópteros capturados (considerado sobre el 100%).

Para comparar la diferencia en la emergencia entre sexos se consideraron únicamente las especies que habían aparecido en número suficiente en las distintas estaciones ($n \geq 40$), con el fin de no cometer errores derivados de un pequeño tamaño de muestra. Para cada especie y estación se tuvo en cuenta el muestreo (M) en el cual se había producido ya el 50% de machos y el 50% de hembras, el muestreo en el que comienzan a aparecer machos y hembras y el muestreo en el que aparecen los últimos machos y hembras. De acuerdo con esto definimos la siguiente expresión matemática:

$$p = \frac{p_1 + p_2 + p_3 - (p_1' + p_2' + p_3')}{3n}$$

Donde:

P = Coeficiente de Protandria que oscila entre -1 y +1. Si $P > 0$ indica protandria y si $P < 0$ indica proteroginia.

p_1 = número de estaciones en los que las primeras capturas de los machos ocurren al menos un muestreo antes que las de las hembras.

p_1' = número de estaciones en los que las primeras capturas de las hembras ocurren al menos un muestreo antes que las de los machos.

p_2 = número de estaciones en los que las últimas capturas de los machos ocurren al menos un muestreo antes que las de las hembras.

p_2' = número de estaciones en los que las últimas capturas de las hembras ocurren al menos un muestreo antes que las de los machos.

p_3 = número de estaciones en las que el 50% de los machos han sido capturados ya al menos un muestreo antes de que lo haya sido el 50% de las hembras.

p_3' = número de estaciones en las que el 50% de los machos han sido capturados ya al menos un muestreo antes de que lo haya sido el 50% de las hembras.

n = número de estaciones consideradas.

La ventaja de esta fórmula es que nos permite cuantificar el grado de protandria (o proteroginia) para cada especie y poder establecer comparaciones entre especies. A su vez tiene la ventaja de poder ser usada para estudios de distintos grupos de especies animales, ya sea en la emergencia de otros insectos acuáticos o en la migración de las aves (para cuantificar la diferencia en la llegada de machos y hembras), siempre y cuando se lleven a cabo muestreos sistemáticos en períodos de tiempo determinados. Cuanto menor sea el tiempo entre muestreos y más repetidos éstos, más exactitud tendrá el resultado al aplicar esta fórmula.

Para controlar si la emergencia ocurría durante las horas de luz o durante las de oscuridad, se controló la emergencia de las ninfas de últimos estadios mantenidas en el río artificial. Cada día y a diversas horas eran controlados con el fin de retirar los individuos que hubieran emergido.

4.4. BIOMETRÍA

En los estudios biométricos se emplearon todos los ejemplares colectados en la primera campaña de muestreo (1991-1992). A cada ejemplar se le tomaron 5 medidas que se exponen a continuación:

1. Anchura de la cabeza por su parte más amplia, de ojo a ojo. El empleo de esta medida, anchura de cápsula cefálica, ha sido muy extendido en los estudios de ciclos de vida en las ninfas de plecópteros (HARPER, 1973; SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1988b, 1990a; y otros)

2. Anchura del pronoto por su parte más amplia. Previamente se ha destacado en otros grupos, concretamente en hydradéfagos (Coleoptera), que la orientación de esta estructura presenta dificultades y pueden inducir errores notables en su medida (RIBERA GALÁN, 1991) y, si bien en el caso de los plecópteros esta estructura es más aplanada, puede presentar también cierto grado de error.

3. Longitud total, desde el labro hasta la base de los cercos. Medida también empleada con frecuencia en los estudios de ciclos de vida (HYNES, 1941; BRINCK, 1949; y otros). Esta medida, sin duda, es la menos fiable de las medidas, ya que depende mucho del grado de contracción del animal y se ve muy influida por el método de fijación (LAVANDIER, 1979). Por esto asignamos un valor a cada ejemplar entre 1 y 3, según estuviese muy contraído hasta muy extendido. A pesar de esto, estas medidas deben ser tomadas con prudencia.

4. Longitud del ala anterior, desde la base a su extremo distal.

5. Longitud del fémur del último par de patas por el lado externo.

Las medidas fueron tomadas con el micrómetro de una lupa binocular Olympus. se emplearon 10 aumentos para medir la longitud total y la longitud del ala, y 40 aumentos para la anchura de la cabeza, la anchura del pronoto y la longitud del fémur, y de forma que la estructura medida estuviese dispuesta horizontalmente. No fueron tenidos en cuenta en los análisis los ejemplares que presentaban alguna de las estructuras consideradas en mal estado y consecuentemente indujera a error en su medida.

Los ejemplares fueron guardados de nuevo en alcohol al 70% en viales de cristal. Aunque el alcohol pudiera disminuir ligeramente el tamaño de los ejemplares, contrayéndolos, esto no tuvo un gran efecto en nuestro estudio, ya que nuestro interés se centraba en las variaciones de tamaño a lo largo del período de vuelo y entre estaciones y no en precisar el tamaño exacto de los ejemplares, aunque se señala el tamaño medio para cada variable medida en las distintas especies y para ambos sexos de un modo orientativo y esos valores han de ser tenidos en cuenta con un ligero error derivado del método de conservación.

Se calculó el porcentaje de error de medida (%ME) y la repetibilidad (R) de las medidas para cada carácter, con objeto de conocer cuales de los caracteres medidos resultaban más fiables. Para ello se tomaron 10 individuos de una misma especie de la superfamilia Perloidea (*I. nevada*) y 10 de la superfamilia Nemuroidea (*L. iliberis*). En dos días sucesivos se les midió cada uno de los caracteres en estudio. Los datos de la primera medición no estaban a la vista cuando se realizó la segunda medición. Los valores de %ME y de repetibilidad calculados en estas especies podían ser extrapolados con variaciones muy pequeñas a las restantes especies, ya que las estructuras medidas eran prácticamente idénticas en forma y flexibilidad, y se contemplaban los dos tipos morfológicos presentes en Sierra Nevada pertenecientes a las dos superfamilias. YEZERINAC, LOUGHEED y HANDFORD (1992) señalaron en el caso de seis especies de cuatro familias de passeriformes que los modelos de %ME eran altamente consistentes para un mismo carácter como resultado de su similitud de forma y flexibilidad.

Para calcular la repetibilidad (R) se procedió del mismo modo que MØLLER y ZAMORA-MUÑOZ (1997):

$$R = \frac{100 - \%ME}{100}$$

Previamente se había calculado el %ME de acuerdo a YEZERINAC, LOUGHEED y HANDFORD (1992):

$$\%ME = \frac{S^2 \text{ within}}{S^2 \text{ within} + S^2 \text{ among}}$$

Donde:

$$S^2 \text{ among} = \frac{MS \text{ among} - MS \text{ within}}{m}$$

m= número de repeticiones.

S² within= MS within= MS error

MS among= MS effect

En el caso del ala, la medición del carácter fue altamente repetitivo en ambas especies (R= 0,990; F_{9,10}= 191,778; P< 0,01; %ME= 1,037 para *I. nevada* y R= 0,992; F_{9,10}= 256,968; P< 0,01; %ME= 0,775 para *L. iliberis*). Lo mismo, aunque en menor medida, ocurrió en el caso del fémur (R= 0,963; F_{9,10}= 53,545; P< 0,01; %ME= 3,667 para *I. nevada* y R= 0,965; F_{9,10}= 56,111; P< 0,01; %ME= 3,502 para *L. iliberis*), en la anchura de la cabeza (R= 0,950; F_{9,10}= 39,275; P< 0,01; %ME= 4,966 para *I. nevada* y R= 0,969; F_{9,10}= 64,022; P< 0,01; %ME= 3,076 para *L. iliberis*), en la anchura del pronoto (R= 0,922; F_{9,10}= 24,712; P< 0,01; %ME= 7,778 para *I. nevada* y R= 0,954; F_{9,10}= 42,365; P< 0,01; %ME= 4,612 para *L. iliberis*) y en la longitud total del ejemplar (R= 0,954; F_{9,10}= 21,687; P< 0,01; %ME= 4,611 para *I. nevada* y R= 0,957; F_{9,10}= 45,827; P< 0,01; %ME= 4,271 para *L. iliberis*).

En todos los casos la repetibilidad fue muy alta, y el %ME relativamente bajo, lo que da idea sobre la precisión de las medidas. No obstante, y aunque todos los caracteres considerados son

válidos, la longitud del ala es el más exacto de las medidas, seguido por la longitud del fémur. Esto se debe a que ambas son estructuras bastante planas y poseen puntos de referencia bien definidos. La cabeza y el pronoto presentan un mayor volumen y curvatura, y la medición de su anchura se ve ligeramente afectada si su disposición no es perfectamente perpendicular al objetivo de la lupa durante la medición, lo que causa, en nuestro caso, un error algo más elevado. Esto se manifiesta especialmente en el caso de los perloideos, de cabeza y pronoto más globosos, frente a los nemuroideos, con cabeza y pronoto más aplanados. En el caso de la longitud total, aunque el error de medida no sea significativamente importante, las limitaciones antes expuestas en lo que respecta a las diferencias en el grado de contracción entre individuos, hace de ésta la menos fiable de las medidas tomadas. De hecho, AUBERT (1959) señalaba que las mediciones debían hacerse únicamente en las partes rígidas del cuerpo y no en las membranosas en las que la fijación conlleva modificaciones.

Aunque todas las variables medidas han sido utilizadas para caracterizar el tamaño de cada especie y sexo, para estudiar la variación de tamaño entre estaciones y a lo largo del período de vuelo dentro de una estación hemos seleccionado sólo dos de ellas: el fémur y el ala. Varias razones nos han motivado a elegir estas variables: se caracterizan por presentar muy bajo error de medida y alta repetibilidad, poseen también puntos morfológicos de referencia claros, son estructuras planas (evitan el problema derivado de la existencia de cierto grado de curvatura), son estructuras rígidas, son caracteres que *a priori* resultan adaptativos (relacionados con la locomoción del animal: dispersión, encuentro de la pareja, evitación de enemigos, etc.) y representan dos modelos de estructuras: por un lado el fémur crece durante todo el desarrollo del animal, desde que eclosiona el huevo hasta la última muda o metamorfosis, sufriendo presiones selectivas durante todo el período ninfal ya que es un apéndice funcional durante todo el desarrollo; mientras que el ala, aunque los esbozos alares ya aparecen en los estadios ninfales, no está sometida como tal estructura para el vuelo, a presiones selectivas hasta que se ha producido la muda imaginal y se convierte en una estructura funcional.

Los análisis estadísticos empleados se efectuaron con el programa informático Statistica para Windows 4.0 (1993). Se utilizaron los siguientes tests:

- Test de Kolmogorov-Smirnov (K-S) para comprobar si las variables se distribuían o no de forma normal (SOKAL y RHOLF, 1995).

Cuando los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$) se emplearon los siguientes tests paramétricos (SOKAL y RHOLF, 1995):

- Test de la t para muestras independientes, para comprobar si las diferencias en tamaño de las poblaciones de dos estaciones de muestreo diferentes eran significativas o no.
- Análisis de varianza de una vía (one-way ANOVA) para comprobar si las diferencias en tamaño entre las poblaciones de varias estaciones (más de dos) eran significativas o no. A continuación, para identificar entre qué estaciones concretas existían diferencias significativas, se empleó una comparación de medias Post-hoc (método LSD).
- Test de matrices de correlación (coeficiente de correlación de Pearson), para comprobar la existencia o no de una correlación entre el tamaño de los individuos con el momento del período de vuelo en el que eran capturados.

Se utilizaron test no paramétricos (SIEGEL y CASTELLAN, 1988) cuando la distribución de frecuencias de algunas variables se desviaban de la normalidad (test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$):

- Test de la U de Mann-Withney, para comprobar si las diferencias en tamaño entre las poblaciones de dos estaciones eran significativas o no.
- Test de Kruskal-Wallis, para comprobar si las diferencias en tamaño entre las poblaciones de varias estaciones (más de dos) eran significativas o no. A continuación, para identificar entre qué estaciones concretas existían diferencias significativas, se emplearon tests de la U de Mann-Withney.

- Análisis de correlación no paramétrico, concretamente la correlación de rangos de Spearman, para comprobar la existencia o no de una correlación entre el tamaño de los individuos con el momento del período de vuelo en el que eran capturados.

Para comprobar la existencia de variaciones en el tamaño entre estaciones de muestreo se tuvieron en cuenta sólo aquellas en las que el número de ejemplares capturados no era extremadamente bajo ($N \leq 5$, número límite por debajo del cual no es correcto aplicar un test de Kruskal-Wallis), y evitar así errores derivados de un bajo número de muestras.

4.5. ESTUDIO BIOMÉTRICO DE LA RELACIÓN TAMAÑO DE LA HEMBRA/EFICACIA REPRODUCTORA EN *ISOPERLA NEVADA*

Se tomaron mediciones de hembras de *Isoperla nevada* a lo largo de su período de vuelo (desde junio hasta septiembre) en el barranco de los Tejos o de los Recodos (E5), capturadas durante la primera campaña de muestreo.

Para este estudio se emplearon hembras que tenían ambas alas y fémures en perfecto estado y aspecto de poseer aún huevos ($N=49$).

Se tomaron las medidas con el micrómetro de una lupa binocular Olympus tanto del fémur (a 40 aumentos) como del ala (a 10 aumentos), y se contó el número de huevos que contenía cada hembra en su interior (extraídos mediante disección). Los huevos fueron medidos con el micrómetro de un microscopio Olympus modelo CH-2 a 100 aumentos. A cada hembra se le midieron 20 huevos. Para saber que cantidad de huevos era significativo medir, utilizamos el método de la "Running mean", no variando el valor de la media a partir de 10 huevos.

En el estudio de relación de tamaño de hembra y número/tamaño de huevos se emplearon la longitud del ala y la del fémur como indicadores del tamaño del ejemplar. Para calcular el tamaño de huevo se calculó el volumen con la fórmula del elipsoide:

$$V= 4/3 \pi R r^2$$

En el caso de las medidas realizadas en huevos se calculó el %ME y la repetibilidad ($R=0,972$; $F_{9,10}=70,407$; $P<0,01$; %ME= 2,800). Los resultados indicaron que el error de medida era bajo y la repetibilidad alta. Respecto al fémur y el ala, tanto el %ME como la repetibilidad aparecen recogidas en el apartado anterior (4.4.).

Las variaciones observadas en número de huevos a grandes rasgos podrían deberse a que la hembra ha realizado 1, 2 ó 3 puestas, no obstante la probabilidad de que haya realizado x puestas es igual para las de mayor tamaño que para las menores, por lo que no debía tener influencia en los resultados.

Para ver si realmente existían diferencias significativas en el tamaño de los huevos entre ejemplares se calculó un análisis de varianza de una vía (one-way ANOVA), lo que mostraría si podemos hablar de un tamaño medio de huevo por animal.

Para estudiar si existía relación entre el tamaño del animal, medido por la longitud del fémur o por la del ala, y su eficacia reproductora, medida como: número de huevos, tamaño de huevos y número de huevos multiplicado por tamaño medio de huevos, se empleó un test de matrices de correlación (coeficiente de correlación de Pearson).

4.6. ALIMENTACIÓN

Para el estudio de alimentación se emplearon también los ejemplares capturados durante la primera campaña de muestreo (diciembre de 1991 hasta noviembre de 1992), en las 11 estaciones de muestreo. Como ya se indicó anteriormente, los especímenes estaban conservados en alcohol al 70%.

Los contenidos de los tubos digestivos fueron estudiados por un método de transparencia (BELLO y CABRERA, en prensa). Los animales eran introducidos en viales que contenían el líquido

de Hertwigs (una variación del líquido de Hoyer, cuya fórmula se expone más abajo), y transportados al horno, donde eran mantenidos a 65°C durante 24 horas. Una vez pasado este tiempo, los especímenes eran montados en un portaobjetos con líquido de Hoyer y cubiertos por un portaobjetos. Después eran secados en la estufa uno o dos días más. Los bordes de la preparación eran cubiertos con esmalte una vez transcurrido este tiempo.

La composición del líquido de Hertwigs es la siguiente:

- 270 gr de cloral hidratado.
- 19 cc de ácido clorhídrico 1N en 150 ml. de agua destilada.
- 60 cc de glicerina.

Este método de transparentación presenta claras ventajas frente a otros métodos empleados en estudio de la alimentación de los plec6pteros, tanto adultos como ninfas. As4, otros m6todos consisten en arrancar la cabeza del ejemplar arrastrando el tracto digestivo (HYNES, 1941; FULLER y STEWART, 1977, 1979; DEVONPORT y WINTERBOURN, 1976; etc.), extraer con una jeringa el contenido digestivo e introducirlo en glicerina (BROWN, 1979), o el uso de sustancias radiactivas y la medida posterior del CO₂ radiactivo respirado (RUPPRECHT, 1990). Estos m6todos presentan algunos inconvenientes que pueden afectar falseando los resultados, como no extraer todo el contenido del digestivo, quedando parte dentro del animal, o alterar con los reactivos empleados los contenidos (paredes de las algas y hongos). En el caso del m6todo empleado, el interior del animal queda m6s o menos intacto y se pueden observar, cuantificar y almacenar bien los contenidos.

Para el an6lisis cuantitativo del contenido digestivo, se utiliz6 un m6todo de estimaci6n de los porcentajes de diferentes tipos de alimentos, con ayuda de un micr6metro ocular. Los diferentes componentes del contenido digestivo eran identificados y cuantificados usando un microscopio modelo Oxford Trade (aumentos 60X, 150X y 600X).

Las piezas bucales de las ninfas y adultos fueron también estudiadas en preparaciones con líquido de Hoyer, para observar el grado de reducción de éstas desde el estadio de ninfa al estadio adulto.

4.7. COMPORTAMIENTO DE CÓPULA

Para estudiar este aspecto del comportamiento de las especies se mantuvieron en pequeñas cajas de 7x5x5 cm y 8x5x5 cm a distintas parejas para observar sus patrones de comportamiento y la duración de la cópula. Se tomó nota también del número de cópulas que realizaron machos y hembras, así como de la existencia o no de cópula entre puestas. Se consideró un tiempo mínimo de cópula de 6 segundos para ser considerada como tal, ya que en intervalos de tiempo inferiores no podíamos garantizar que se efectuara la cópula al no observarse la introducción de la estructura copuladora del macho en la abertura genital de la hembra.

En algunos casos se mantenía en una caja a varios ejemplares para estudiar posibles intentos de desplazamiento de cópula por parte del macho y el efecto que esto podía tener sobre la duración de cópula. En los casos en los que el tiempo de cópula se podía ver influido por los intentos de desplazamientos por parte de otros machos se empleó un análisis estadístico con el test K-S de normalidad y el test no paramétrico U de Mann-Whitney para ver si las diferencias eran significativas.

Todos los estudios se efectuaron en condiciones de luz artificial y temperatura que osciló entre 20 a 25°C.

El tiempo mínimo que se mantenía a una pareja en la caja de cópula sin que efectuasen ningún intento de búsqueda de la pareja, o bien tras varios contactos e interacciones sin cópula o intento de ella, fue de 15 a 20 minutos, similar al empleado por ABBOTT y STEWART (1993), pero con la diferencia de que nuestras cajas eran de menor tamaño, por lo que cabía esperar que las parejas se encontraran más rápidamente y los eventos tuviesen lugar antes. Además, pasado un tiempo de entre

una hora y un día, se volvían a colocar individuos que habían copulado en cajas para ver si repetían las cópulas.

Aunque se intentaron efectuar estudios de comportamiento de cópula en la mayor parte de las especies, sólo se pudieron conseguir datos significativos de 5 de las 16 especies que se tratan en la presente memoria.

4.8. COMUNICACIÓN

Únicamente las llamadas intersexuales de *I. nevada* fueron grabadas y analizadas durante la realización de esta tesis, tanto por ser una especie muy similar a su pariente *I. grammatica*, por lo que el estudio de sus llamadas podía ser de gran importancia, como por su abundancia y por producir unas llamadas fácilmente detectables.

Para el estudio de comunicación se utilizaron adultos de *I. nevada* colectados en la estación E5 el 21 de junio de 1996. Los ejemplares fueron transportados al laboratorio en botes de plástico contenidos dentro de una nevera portátil y se les proveyó de agua y polen de pino. Las señales de tamborileo (drumming) fueron grabadas en los siguientes 3 días entre las 15:00 y las 17:00 horas a una temperatura de entre 23 y 25°C y bajo las condiciones de luz natural que entraba a través de la ventana. No fue necesario obtener adultos desde ninfas criadas en laboratorio, pues es posible trabajar con machos adultos traídos del campo (SZCZYTKO y STEWART, 1979b; STEWART, SZCZYTKO y STARK, 1982).

Las llamadas de los machos fueron grabadas colocando a los individuos en unas cajitas de plástico sin fondo de 2.5x2.5x2.5 cm de lado descansando directamente sobre la membrana de un altavoz (7,5 cm de diámetro, 8 ohm, 0,8 W), conectado a una grabadora radio-cassette modelo Philips AZ8052. Los machos fueron ocasionalmente estimulados a producir su llamada mediante la realización de golpes con el dedo directamente sobre la membrana del altavoz. Se grabaron llamadas de los machos en presencia y en ausencia de las hembras, sin que esto influyera en la duración de la

llamada. No se consiguió grabar la respuesta de la hembra. Las llamadas grabadas fueron analizadas, medidas e impresas utilizando el programa de computación SIGNAL IBM-compatible, desarrollado en el Aquatic Entomology Research Laboratory del Department of Biological Sciences, University of North Texas (STEWART, ABBOTT y BOTTORFF, 1995).

4.9. PUESTAS Y HUEVOS

En el estudio de puestas y huevos se emplearon ejemplares procedentes de ambas campañas de muestreo.

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

En todos los casos los huevos eran contados con una lupa binocular modelo Zeiss (X10 a X40 aumentos) y guardados en alcohol al 70% en viales de cristal. Los huevos fueron medidos con el micrómetro en un microscopio Olympus modelo CH-2 a 100 aumentos. El %ME y la repetibilidad ya habían sido previamente calculados (ver apartado 4.5. del presente capítulo).

Para la visualización de los huevos se usó la microscopía óptica y la electrónica. El microscopio óptico empleado fue un modelo Oxford Trade binocular (X60, X150, X250 y X600) con muestras montadas sobre un portaobjetos excavado. Para la visualización y fotografiado a microscopía electrónica se empleó un SEM (Scanning electron microscopy) DSM 950 Zeiss. Los huevos previamente habían sido montados en unos Stubs o portamuestras para SEM, secados en un desecador durante 24 horas a 37° C y recubiertos o "metalizados" con oro en un metalizador Polaron

durante 4 minutos. Todo este proceso se llevó a cabo en el Centro de Instrumentación Científica de la Universidad de Granada.

Los datos estadísticos se obtuvieron con el programa Statistica para Windows 4.0 (1993). Los valores son expresados con la media, la desviación standard (SD), el error standard (SE) el coeficiente de variación (C.V) y los valores máximos y mínimos.

La metodología empleada para establecer las relaciones biométricas entre tamaño de la hembra y número de huevos o tamaño de huevos se explican dentro de este capítulo en el apartado 4,5.

5. FENOLOGÍA



5.1. FENOLOGÍA

La fenología de una especie involucra el tiempo estacional de los procesos del ciclo de vida y la sincronización de dichos procesos (BUTLER, 1984). En el presente capítulo nos centraremos concretamente en la fenología de los adultos, que abarcaría desde el momento de la emergencia hasta la muerte, el espacio de tiempo denominado período de vuelo.

En cuanto a la estacionalidad y la sincronización, los principales factores reguladores que han sido señalados en el caso de la emergencia son la temperatura del agua y el fotoperíodo (CORBET, 1964; HYNES, 1976; WHITE, CARLSON y FOX, 1979; SWEENEY, 1984), que actuarían como estímulo desencadenando la respuesta fisiológica, en este caso la emergencia, de los individuos. También las precipitaciones afectan al momento de la emergencia (MASTELLER, 1983), aunque su efecto es más notorio en las especies de zonas tropicales (CORBET, 1964), y probablemente otras condiciones ambientales como el viento, la temperatura del aire o la humedad relativa desempeñen también un papel considerable, al menos en determinadas circunstancias, tal y como ha sido sugerido en algunos estudios (BRINCK, 1949; NEBEKER, 1971; SÆTTEM y BRITAIN, 1985). Por otra parte, tanto la temperatura como la cantidad y calidad del alimento afectan al individuo, permitiéndole desarrollarse óptimamente o no y provocando también diferencias en el momento de la emergencia (SWEENEY, 1984). A estos últimos factores, que han sido señalados por su importancia en el desarrollo de las ninfas y con consecuencias en la emergencia y fecundidad futura de los individuos, se les unen otros como la competencia inter e intraespecífica y la depredación (PECKARSKY y COWAN, 1991), lo que hace que todo un conjunto de factores abióticos y bióticos influyan en la emergencia de los plecópteros (FOCHETTI y NICOLAI, 1996) probablemente de un modo diferencial entre diferentes especies.

El período de vuelo de las diferentes especies de plecópteros va a estar condicionado también por el modelo de ciclo de vida que presenten. De acuerdo con esta idea HYNES (1961, 1970) propuso la división de los ciclos de vida en estacionales y no estacionales y dentro de estos últimos en lentos (slow) y rápidos (fast), que a su vez eran divididos en categorías (S1, S2, S3 y F1, F2, F3, F4, respectivamente) en función de la estación en que se producía la emergencia, todo ello en relación a la existencia de ciclos univoltinos, bivoltinos, etc., de períodos de eclosión de

los huevos largos o breves y de un crecimiento rápido o lento de la ninfa tras la eclosión del huevo.

El estudio de los períodos de vuelo de los plecópteros supone, por lo tanto, una importante aproximación al conocimiento de sus ciclos de vida. EL período de vuelo es, además, la etapa de máximo potencial de dispersión para insectos con ninfas acuáticas (HUTCHINSON, 1981) y concentra todos los procesos reproductores que perpetúan la especie (BRITTAIN, 1990).

En la Península Ibérica son escasos los trabajos sobre este orden de insectos que abordan el tema, únicamente los de AUBERT (1963), BERTHÉLEMY (1966), MEMBIELA (1987, 1990a; 1996), SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1989), ROPERO, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA (1995), TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA (1996) y LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA (a y b, en prensa). De ellos, el trabajo de AUBERT (1963) es el único que no realiza un seguimiento de al menos un año de duración, por lo que, aunque señala el período de vuelo de cada especie tratada, estos datos han de ser tomados con reservas por tratarse de capturas puntuales.

En todos ellos se estudian los períodos de vuelo, sin adentrarse en aspectos tales como los máximos de captura, la razón de sexos o la diferencia temporal entre sexos y, a lo sumo, se insinúan algunos de estos aspectos aunque no llegar a cuantificarse.

A nivel mundial, los fenómenos de emergencia y duración del período de vuelo son quizá los aspectos más estudiados de la vida adulta de los plecópteros (STEWART, 1994).

En este capítulo pretendemos analizar diversos aspectos de la fenología de los plecópteros de Sierra Nevada. Para ello, agrupamos en categorías a las especies capturadas, en base tanto a la época del año en la que se desarrolla este período como a la duración de éste, y se discuten las diferencias encontradas en las distintas estaciones de muestreo consideradas. Se estudia también la proporción entre sexos y las diferencias en los períodos de vuelo entre machos y hembras, y se discute la sucesión entre especies cogenéricas.

En las representaciones gráficas de los períodos de vuelo de cada especie hemos escogido la estación más representativa, y sólo en aquellos casos en los que se encuentran diferencias considerables en los períodos de vuelo de una especie entre distintas estaciones de muestreo hemos añadido gráficas que lo representen.

| ESPECIE | TEMPERATURA AGUA | TEMP. MAX. (>50%) |
|--------------------------|------------------|---|
| <i>I. grammatica</i> | 11-16 | 11-13 |
| <i>I. nevada</i> | 6-16 | 8-15 |
| <i>P. marginata</i> | 8-16 | - |
| <i>C. nevada</i> | 8-15 | 8 (E2 y E3) 12-15 (E5 a E9) |
| <i>A. triangularis</i> | 8-14 | 8-13 |
| <i>P. alcazaba</i> | 4-15 | 8-10 |
| <i>P. meyeri</i> | 1-14 | 6-12 (muy variable) |
| <i>N. cinerea</i> | 9-13 | - |
| <i>C. nigra</i> | 6-7 | - |
| <i>C. mitis</i> | 1-13 | 4-9 |
| <i>L. andalusiaca</i> | 3-15 | 9-13 |
| <i>L. f. paenibetica</i> | 2-3 | - |
| <i>L. fusca</i> | 1-14 | 3-8 (E1 a E6) 6-10 (E7 a E9) 8-12 (E10 y E11) |
| <i>L. iliberis</i> | 6-9 | 7-9 |
| <i>L. inermis</i> | 8-13 | 11-13 |
| <i>L. maroccana</i> | 2-10 | 6-9 |

Tabla 5.1. Rangos de temperaturas del agua en los que se producen los períodos de vuelo de los plec6pteros de Sierra Nevada y rango de temperaturas del agua en los que se concentran los m6ximos de capturas .

5.2. ESPECIES COLECTADAS Y PERÍODOS DE VUELO

Se capturaron 6969 ejemplares de plec6pteros pertenecientes a 16 especies distintas. De ellas, *Protonemura alcazaba*, *Nemoura cinerea*, *Capnia nigra* y *Leuctra franzi paenibetica*, se capturaron en tan bajo n6mero que resulta dif6cil sacar conclusiones sobre los períodos de vuelo, sus m6ximos y la raz6n de sexos, pues la duraci6n total del per6odo de vuelo observada de una

especie depende de la densidad de la especie en un punto considerado (BERTHÉLEMY, 1966), y si ésta es muy baja los resultados pueden no ser muy representativos.

Debemos destacar también los problemas de estimación de abundancia de especies invernales por la falta de muestreos en algunas estaciones durante las fuertes nevadas. Algunas especies como *C. nigra* y varias especies del género *Leuctra* podrían ser mucho más abundante de lo que se ha detectado y los períodos de vuelo observados pueden verse algo afectados por la falta de datos.

Las especies *Perlodes microcephala* (Pictet, 1833), *Perla grandis* (Rambur, 1842), *Siphonoperla baetica* (Aubert, 1956) y *Nemoura fulviceps* Klapalek, 1902, aunque citadas previamente en Sierra Nevada (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987, 1990b), no han sido capturadas en el presente estudio.

Las especies capturadas y sus períodos de vuelo (ver Apéndice II) se exponen a continuación.

5.2.1. *Isoperla grammatica* (Poda, 1761)

Es una especie de distribución europea ampliamente distribuida por la Península Ibérica (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987).

Fue capturada únicamente en las estaciones 10 y 11 (n= 90; 1,3% del total de capturas). El período de capturas se extendió desde el mes de mayo hasta la primera quincena de agosto con máximos en mayo y junio (un 83,3% de las colectas) (fig. 5.1). No se observó la existencia de una segunda generación en febrero o de un período de emergencia prolongado, como señalaron SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990a) que podía ocurrir en esta especie.

El período de vuelo observado comenzó algo antes que el señalado para esta especie previamente en Sierra Nevada (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989), ya que estos autores la capturaron desde junio hasta agosto. Esta diferencia puede ser debida a que parte del material considerado previamente como *I. grammatica* en Sierra Nevada corresponde realmente a *I. nevada* una vez invalidados los caracteres morfológicos externos que habían sido utilizados

tradicionalmente para distinguir ambas especies (TIERNO, SÁNCHEZ-ORTEGA y PICAZO-MUÑOZ, 1994).

En otras áreas de la Península como Galicia el período de vuelo conocido para esta especie es muy similar al encontrado en nuestro estudio, de mayo a agosto, (MEMBIELA, 1990a, 1996). En el sur de Cádiz, el período de vuelo señalado para esta especie es algo anterior, de abril a mayo, (ROPERO, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1995), lo cual podría estar relacionado con la menor altitud de esta zona, ya que parece existir un retraso en la emergencia en algunas especies de plecópteros conforme subimos en altitud y desciende la temperatura del agua (GLEDHILL, 1960; SWEENEY, 1984). En Pirineos, BERTHÉLEMY (1966) señaló para esta especie un período de vuelo extendido que abarcaba desde marzo hasta octubre, lo que podría ser explicado por la existencia de una segunda generación o un período de emergencia muy largo a los que hacían referencia en Sierra Nevada SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990a) o bien por tratarse en realidad de un complejo de especies y no de una sola, ya que de hecho se habla de *I. grammatica* sp. III, sp. IV, etc. (BERTHÉLEMY, 1966). AUBERT (1963) coincidía en señalar a nivel de toda la Península un período primaveral-estival, con capturas desde mayo a julio.

5.2.2. *Isoperla nevada* Aubert, 1952

Considerada desde su descripción como un endemismo de las altas cumbres de Sierra Nevada por encima de los 1900 m de altitud (AUBERT, 1963; SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989, 1990b), su distribución se vio muy ampliada, tanto dentro del macizo de Sierra Nevada como en otras áreas peninsulares, al invalidarse los caracteres morfológicos externos que distinguían a esta especie de su pariente *I. grammatica* y quedar como único carácter válido para ello la forma de la armadura del saco peneal y de las escamas mucronadas que la forman (TIERNO, SÁNCHEZ-ORTEGA y PICAZO-MUÑOZ, 1994; TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1997b).

Es una especie relativamente abundante en ambas vertientes de Sierra Nevada (n= 653; 9,3% del total de capturas). Únicamente no fue capturada en el río Aguas Blancas, donde es sustituida por *I. grammatica*. El período de vuelo se extendió desde finales de mayo hasta principios de octubre, con máximos en los meses de junio y julio (un 88,4% de las colectas) (fig. 5.2), por lo que es algo más tardía que la especie anterior, coincidiendo con los datos previamente conocidos para Sierra Nevada (TIERNO, SÁNCHEZ-ORTEGA y PICAZO-MUÑOZ, 1994). En otras localidades próximas, como la Sierra de Baza y la Sierra de Huétor, el período de vuelo es similar, primaveral-estival, pero con máximos algo más tempranos, en mayo y junio, (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a y b, en prensa), salvo en un arroyo en la Sierra de Baza, en el que el período de vuelo se prolongó durante casi todo el año, salvo los meses de diciembre y marzo, y se pudo catalogar como extendido (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, b en prensa).

5.2.3. *Perla marginata* (Panzer, 1799)

Es una especie de amplia distribución por Europa y norte de África (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987), que fue capturada en muy bajo número (n= 7; 0,1% del total de capturas) durante los meses de junio y julio en las estaciones de la vertiente sur y norte de Sierra Nevada, sin que hayamos encontrado adultos en el río Aguas Blancas. Los ejemplares capturados se encontraron sobre las piedras o la hierba y no se observaron en ningún caso sobre árboles o arbustos.

Tanto SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1989), en estudios realizados en Sierra Nevada, como AUBERT (1963), a nivel peninsular, señalaron para esta especie también un período de vuelo primaveral-estival, mientras que BERTHÉLEMY (1966) citó capturas desde marzo hasta agosto, lo que amplía los márgenes temporales del período de vuelo de esta especie.

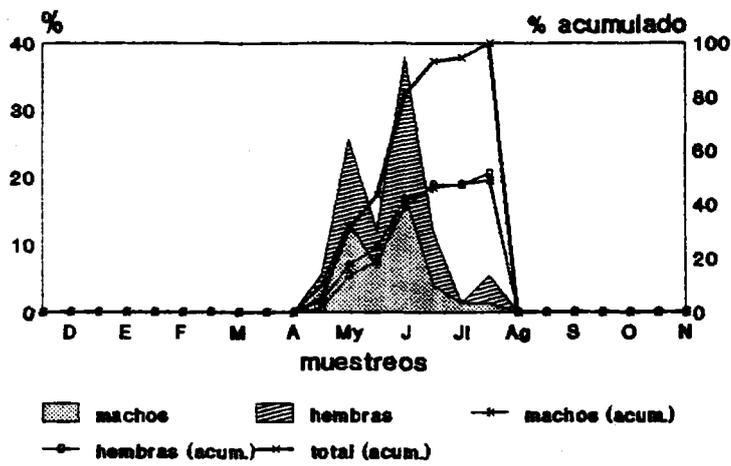


Fig. 5.1. Período de vuelo de *I. grammatica* en la estación E10 (n= 74).

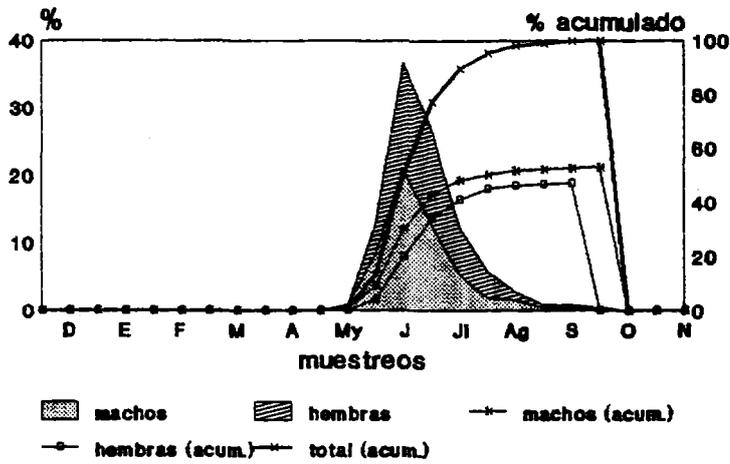


Fig. 5.2. Período de vuelo de *I. nevada* en la estación E5 (n= 258).

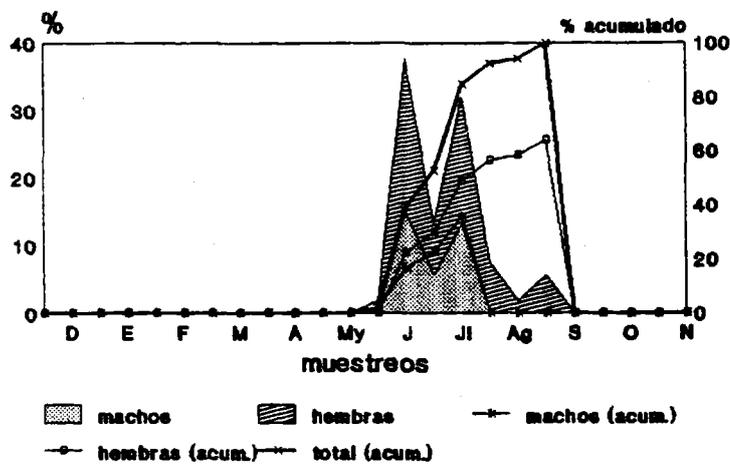


Fig. 5.3. Período de vuelo de *C. nevada* en la estación E5 (n= 53).

En otras sierras de los Sistemas Penibéticos, las capturas de adultos han sido muy puntuales. Así, mientras que en el sur de Cádiz se capturó un sólo ejemplar en el mes de mayo (ROPERO, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1995), en la Serranía de Ronda las únicas capturas de adultos conocidas corresponden al mes de julio (GARCÍA DE JALÓN y GONZÁLEZ DEL TÁNAGO, 1986) y en la Sierra de Huétor al mes de junio (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, b en prensa).

5.2.4. *Chloroperla nevada* Zwick, 1967

Esta especie es un endemismo ibérico, cuya distribución conocida se restringe a Sierra Nevada, Sierra de Cazorla y algunas localidades del norte de Portugal (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987).

Como la especie anterior, tampoco fue capturada en las estaciones E10 y E11. Los máximos de capturas tuvieron lugar en los meses de junio y julio (un 97,7% de las colectas), aunque el período de vuelo se extendió hasta principios de septiembre (fig. 5.3) (n= 427; 6,1% del total).

Algunos trabajos realizados previamente en Sierra Nevada señalaban para esta especie un período de vuelo que abarcaba los meses de junio y julio (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987, 1989), algo más breve que el observado en nuestro estudio, aunque en Portugal y Galicia se conocen capturas de imagos desde el mes de mayo (WHYTTON DA TERRA, 1979; BERTHÉLEMY y WHYTTON DA TERRA, 1980; MEMBIELA, 1996).

Lo más destacado del período de vuelo de *C. nevada* fue una diferencia notable de las temperaturas del agua en las que se dieron los máximos de capturas entre las estaciones E2 y E3 (8° C) y el resto de las estaciones donde fue capturada (12-13° C). Esto podría ser debido a que en *C. nevada* el fotoperíodo jugase el papel fundamental en el desencadenamiento de la emergencia, mientras que la temperatura a la que se produce no tuviera un papel tan importante, lo cual explicaría las diferencias entre estaciones.

5.2.5. *Amphinemura triangularis* Ris, 1902

Es una especie de distribución europea (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987), que fue capturada en todas las estaciones salvo la E2, la E10 y la E11 ($n= 539$; 7,7% del total). La ausencia de capturas en nuestro estudio en las estaciones del Río Aguas Blancas, aunque se ha citado su captura a 1300 m de altitud en dicho río (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987), puede ser debida a que esta especie muestra afinidad con cursos de agua con temperaturas inferiores a 15° C (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989), por lo que su distribución en este río se limita a las zonas de cabecera y alguna captura ocasional aguas abajo en donde, en todo caso, resulta una especie muy escasa.

El período de captura abarcó desde mayo a julio, similar al encontrado previamente en Sierra Nevada (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989), con máximos a finales de mayo y principios de junio (un 71,1% de las capturas) (fig. 5.4). En otras áreas de la provincia de Granada, tanto en la Sierra de Baza como en la Sierra de Huétor, el período de vuelo es algo más breve y abarca sólo los meses de mayo y junio (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a y b en prensa), lo cual coincide con el período de vuelo apuntado para esta especie en la Península por AUBERT (1963). Sin embargo, en Pirineos BERTHÉLEMY (1966) señaló para *A. triangularis* un período de vuelo más amplio, que se extendía desde abril hasta agosto.

5.2.6. *Protonemura alcazaba* Aubert, 1954

Es un endemismo peninsular (SÁNCHEZ-ORTEGA y TIERNO, 1996), poco abundante en el área de estudio ($n= 54$; 0,8% del total), cuyas capturas se concentraron en la cara sur de Sierra Nevada, con muy pocos ejemplares recolectados en la cara norte y ninguno en las estaciones E10 y E11. El período de vuelo observado fue bastante largo, con capturas desde marzo hasta noviembre, sin máximos aparentes, aunque en el mes de octubre fue en el que se recolectaron más individuos (un 46,3% de las capturas) (fig. 5.5).

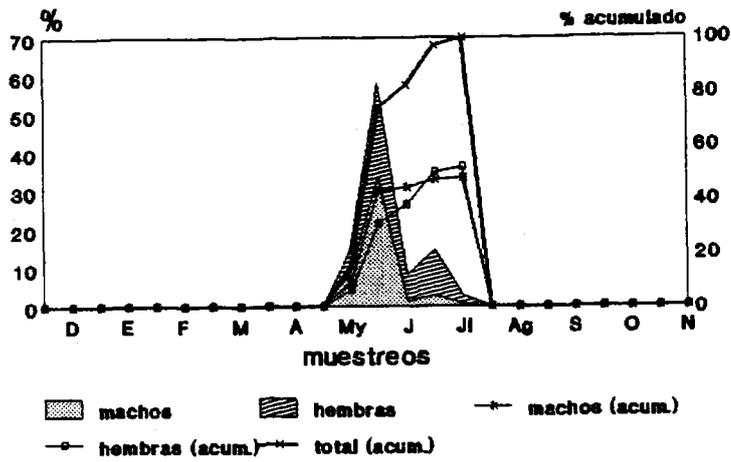


Fig. 5.4. Periodo de vuelo de *A. triangularis* en la estación E5 (n= 142).

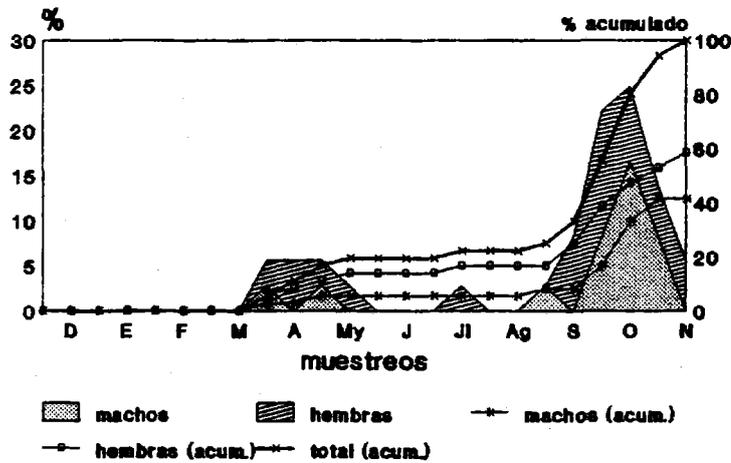


Fig. 5.5. Periodo de vuelo de *P. alcazaba* en la estación E7 (n= 36).

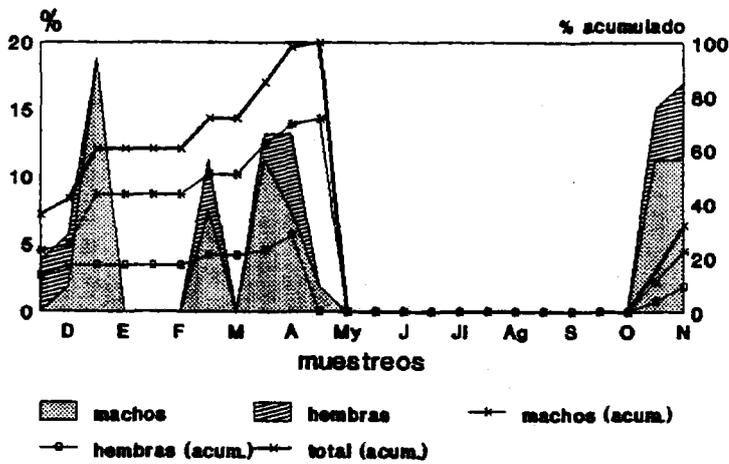


Fig 5.6.a. Periodo de vuelo de *P. meyeri* en la estación E9 (n= 53).

Tanto en estudios previos en Sierra Nevada (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989), como en la Sierra de Baza (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa), en la Sierra de Huétor (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, b en prensa) y en los Sistemas Penibéticos en general (AUBERT, 1963) muestran para esta especie un patrón de período de vuelo extendido, similar al hallado en nuestro estudio, mientras que en el sur de Cádiz (ROPERO, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1995) y en la Serranía de Ronda (TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996) el modelo es invernal-primaveral.

5.2.7. *Protonemura meyeri* (Pictet, 1841)

Es una especie de amplia distribución por Europa (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987) que fue capturada en las once estaciones de muestreo casi durante todo el año ($n=385$; 5,5% del total), desde octubre hasta principios de julio, (fig. 5.6a), con máximos variables según las estaciones (fig. 5.6b).

P. meyeri presenta distintos patrones de emergencia en las diferentes estaciones. Así, mientras en algunas estaciones, como en E7 y E8, ya en noviembre habían emergido más del 50% de los ejemplares, en otras esto no ocurrió hasta enero (E1 y E9), o incluso en otras hasta la primavera (estaciones E2, E3, E5 y E6, en abril, y E10 y E11, en mayo) (fig. 5.6b).

La posible causa de esta disparidad entre estaciones puede ser el hecho de que el período de vuelo de esta especie varía con las condiciones ambientales de los cursos de agua en los que habitan (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989, 1990a). A pesar de ello, no hemos encontrado una relación clara con la temperatura del agua.

Por otra parte, se ha señalado, en relación al largo período de vuelo y períodos de eclosión que presenta, que es posible que se den varias generaciones solapadas en Sierra Nevada o simplemente que la emergencia ocurra durante un largo período de tiempo (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989, 1990a), lo que podría explicar el largo período de vuelo observado en nuestro estudio

Previamente en Sierra Nevada había exhibido un período de vuelo extendido (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989), al igual que en la Sierra de Baza (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa) o en la Sierra de Huétor (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, b en prensa), y algo más breve, invernal-primaveral, en Galicia (MEMBIELA, 1990a, 1996) y Pirineos (BERTHÉLEMY, 1966). En otras zonas, como el sur de Cádiz (ROPERO, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1995) y la Serranía de Ronda (TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996) el período de vuelo es más breve, lo que podría deberse a la baja proporción de ejemplares adultos capturados durante los estudios en dichas áreas. AUBERT (1963) señaló para esta especie un período de vuelo primaveral en la Península, pero destaca la existencia excepcionalmente de una segunda generación otoñal en Sierra Nevada y en Andorra, lo que podría ser simplemente consecuencia del tipo de muestreo discontinuo que llevó a cabo dicho autor.

5.2.8. *Nemoura cinerea* (Retzius, 1783)

Especie de distribución paleártica (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987), sólo fue capturada en las estaciones E3, E4 y E7 en muy bajo número ($n=6$; 0,1% del total). Las capturas se produjeron en mayo y junio, coincidiendo temporalmente con las capturas previas realizadas en esta zona (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989). Este modelo de período primaveral ha sido observado en diversas áreas del sur peninsular, como la Serranía de Ronda (TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996), la Sierra de Baza (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa) y la Sierra de Huétor (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, b en prensa), aunque es algo más breve que el modelo primaveral-estival señalado a nivel peninsular por AUBERT (1963) o el período de marzo a julio señalado en Galicia (MEMBIELA, 1996). En Pirineos, el período de vuelo señalado para esta especie es más extenso, ya que puede prolongarse desde abril hasta octubre (BERTHÉLEMY, 1966).

5.2.9. *Capnia nigra* (Pictet, 1842)

Es una especie de distribución paleártica, cuyas únicas capturas conocidas en el sur de la Península corresponden a Sierra Nevada (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987) y, más recientemente, a la Sierra de Baza (LUZÓN-ORTEGA, TIerno DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa).

Se capturaron únicamente dos hembras en la estación E6 ($n=2$; $< 0,1\%$ del total) durante los meses de marzo y abril. La única cita previa conocida de un adulto de esta especie en Sierra Nevada se produjo a mediados del mes de mayo (AUBERT, 1963). El escaso número de citas de esta especie en Sierra Nevada puede explicarse, además de por una baja densidad, por el hecho de desarrollar parte de su período de vuelo durante los meses más fríos, en los cuales el acceso a los arroyos de alta montaña de este sistema montañoso está muy limitado por la nieve. Dado que las ninfas de esta especie en Sierra Nevada pueden ser capturadas durante el otoño, el invierno y comienzos de primavera, SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1989) supusieron que la emergencia podría comenzar en esta última estación, aunque según muestran nuestras capturas, la emergencia comenzaría un poco antes, al menos al final del invierno. En la Sierra de Baza no es una especie escasa y presenta un período de vuelo otoñal-invernal, aunque con alguna captura en abril, (LUZÓN-ORTEGA, TIerno DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa), mucho más extenso que el observado en nuestro estudio. En Pirineos el período de vuelo observado para esta especie es invernal-primaveral (BERTHÉLEMY, 1966), similar al encontrado en Sierra Nevada, mientras que las capturas de AUBERT (1963) en la Península Ibérica se produjeron en primavera.

5.2.10. *Capnioneura mitis* Despax, 1932

Es una especie distribuida por Europa (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987) muy abundante en Sierra Nevada ($n=1078$; $15,4\%$ del total), que apareció en todas las

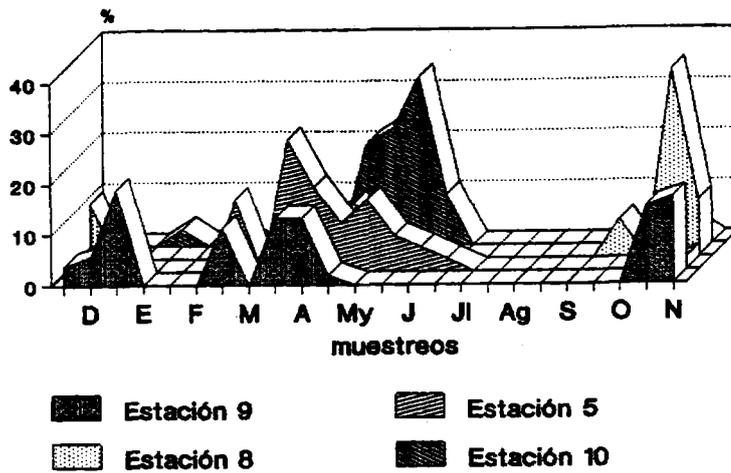


Fig. 5.6.b. Variaciones en el período de vuelo de *P. meyeri* entre las estaciones E5, E8, E9 y E10.

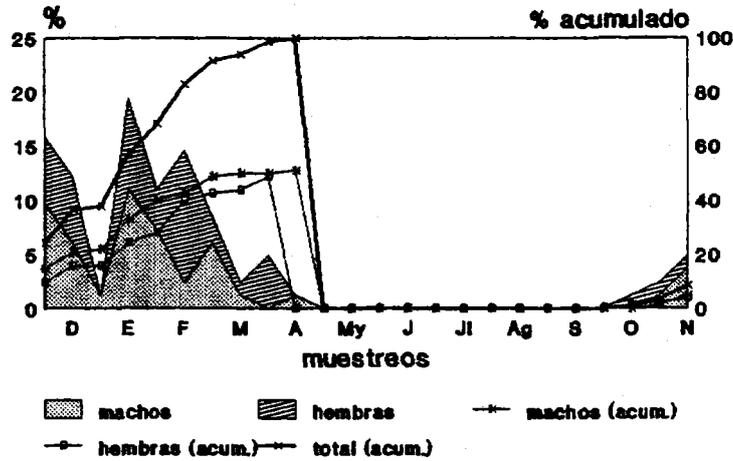


Fig. 5.7.a. Período de vuelo de *C. mitis* en la estación E10 (n= 82).

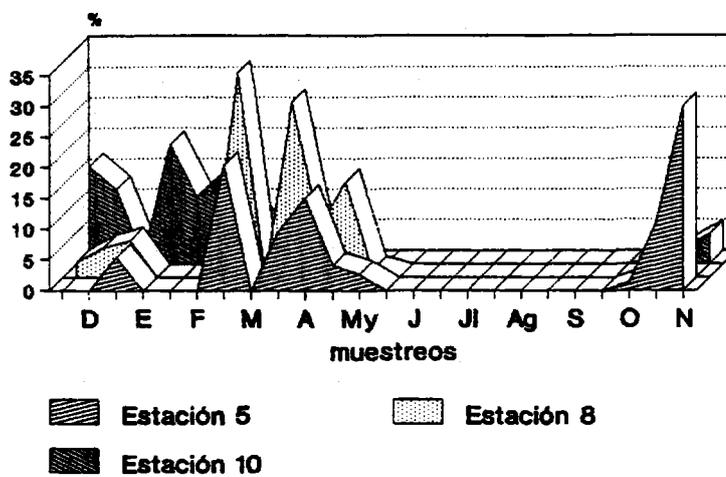


Fig. 5.7.b. Variaciones en el período de vuelo de *C. mitis* entre las estaciones E5, E8 y E10.

estaciones y durante la mayor parte del año (desde finales de noviembre hasta principios de julio) con máximos, no muy marcados, en el invierno (fig. 5.7a).

La emergencia de *C. mitis* presentó picos de captura variable según las estaciones de muestreo (fig. 5.7b): en otoño (E8), invierno (E10) o primavera (E4). Los primeros ejemplares se encontraron en octubre y noviembre, excepto en la estación E8, en la que se recolectaron a primeros de diciembre, y la estación E4, donde empezaron a aparecer en enero. Casi el 95% o más de los ejemplares habían emergido ya a finales de abril, salvo en las estaciones E8 y E4 donde menos del 85% y del 70% respectivamente habían sido capturados antes de finalizar dicho mes. Las capturas continuaron durante el mes de mayo en las estaciones E5 y E8, e incluso a principios de junio en la estación E4. Lo más significativo es un claro retraso en el período de vuelo de *C. mitis* en la estación E4, probablemente influenciado por la época de sequía del cauce del río entre agosto y primeros de octubre, que probablemente haría más lento el desarrollo de los huevos y/o las ninfas al provocar fenómenos de quiescencia. Este hecho no se repite en ninguna de las estaciones restantes que mantienen su curso durante todo el año. Por otra parte, las diferencias en el período de vuelo observadas entre estaciones no son claramente atribuibles a diferencias en temperatura.

Previamente en Sierra Nevada se había señalado para esta especie un período de vuelo invernal (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989), aunque existen citas de adultos de esta especie a altitudes superiores a los 2000 m en el mes de junio (AUBERT, 1956), lo que sugiere un retraso del ciclo de vida con la altitud (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1990a). En otras áreas donde ha sido estudiada, como la Serranía de Ronda (TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996), la Sierra de Huétor (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, b en prensa) y los Pirineos (BERTHÉLEMY, 1966), presenta un período de vuelo extendido, similar al encontrado en nuestro estudio, con máximos en invierno. En Galicia (MEMBIELA, 1990a, 1996) el período de vuelo conocido es invernal-primaveral, mientras que en la Sierra de Baza (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa) es otoñal-invernal y en el sur de Cádiz (ROPERO, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1995) es invernal. AUBERT (1963) señaló para esta especie en la

Península un período de vuelo primaveral en altitudes bajas y medias, y algo más extenso, primaveral-estival, en áreas más elevadas.

5.2.11. *Leuctra andalusiaca* Aubert, 1962

Es un endemismo de los Sistemas Béticos (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987; TIERNO y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996). Fue capturada en todas las estaciones de muestreo (n= 277; 4% del total). El período de vuelo observado se extendió desde enero a julio, con claras diferencias entre los grupos de estaciones de muestreo (fig. 5.8a, 5.8b).

A diferencia de lo observado en otras especies de Sierra Nevada, parece ser que en *L. andalusiaca* la temperatura del agua pudiera ser parcialmente responsable de diferencias temporales en la emergencia de imagos en las distintas estaciones de muestreo. Así, en las estaciones E10 y E11 las capturas comienzan a finales de enero y finalizan a principios de mayo (con un máximo de presencia de adultos en marzo con un 61,3% del total de capturas y con temperaturas del agua en torno a los 9°C), y ya a finales de marzo han emergido más del 75% de los ejemplares. En el resto de las estaciones el comienzo de las capturas se retrasa hasta abril y en algunos casos se extiende hasta junio o julio, con una temperatura media que va desde 6 a 13°C. Es a finales de abril o mayo cuando ha emergido más del 80%, y en este último mes de mayo se producen los máximos de captura en esas estaciones (60,6%). Este fenómeno coincide con la idea de que la emergencia es más tardía para algunas especies de plecópteros en aguas más frías (GLEDHILL, 1960; SWEENEY, 1984).

Tanto en los estudios previos realizados en Sierra Nevada (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989), como en otras áreas del sur peninsular, sur de Cádiz (ROPERO, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1995), Serranía de Ronda (TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996), Sierra de Baza (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa) y Sierra de Huétor (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, b en prensa), el período de vuelo observado para esta especie es similar

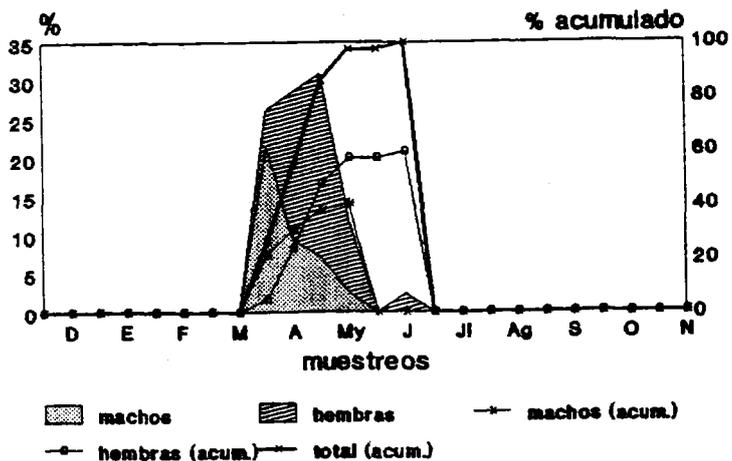


Fig. 5.8.a. Período de vuelo de *L. andalusiaca* en la estación E7 (n= 42).

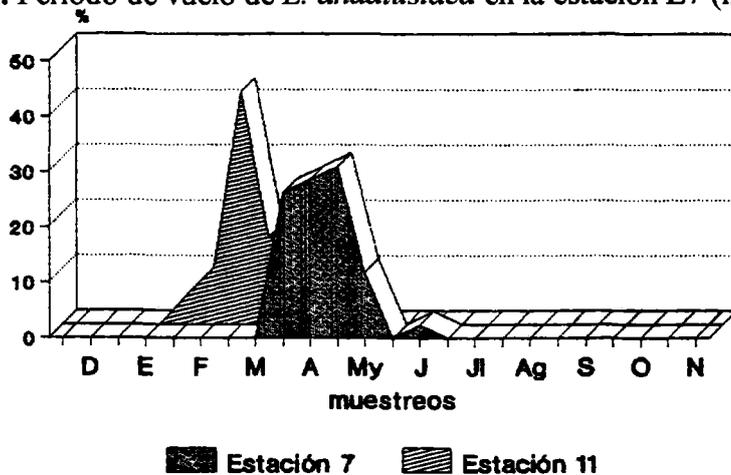


Fig. 5.8.b. Variaciones en el período de vuelo de *L. andalusiaca* entre las estaciones E7 y E11.

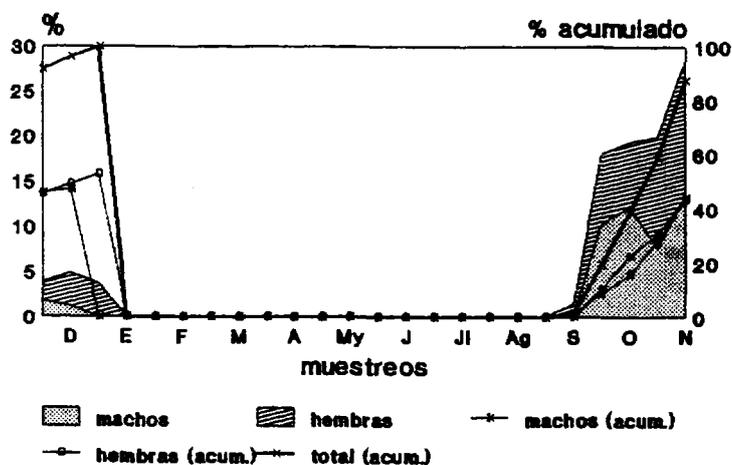


Fig. 5.9.a. Período de vuelo de *L. fusca* en la estación E3 (n= 326).

al hallado en nuestro estudio, invernal-primaveral, si bien las capturas de adultos de esta especie por AUBERT (1963) se produjeron únicamente en el mes de mayo.

5.2.12. *Leuctra franzi paenibetica* Sánchez-Ortega y Roperó-Montero, 1993

Es una subespecie propia del sur de la Península Ibérica y el Norte de África (SÁNCHEZ-ORTEGA y ROPERÓ-MONTERO, 1993; AZZOUZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1994), que sólo fue capturada en la estación E1 (n= 2; < 0,1%). Las fechas de captura de las dos hembras fueron a finales de noviembre y principios de diciembre.

Su presencia en Sierra Nevada no había sido citada hasta la colecta de estos dos ejemplares (SÁNCHEZ-ORTEGA y ROPERÓ-MONTERO, 1993). En otras áreas andaluzas donde la especie es más abundante, como en el sur de Cádiz (ROPERÓ, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1995) y la Serranía de Ronda (TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996), la especie exhibe un período de vuelo otoñal, mientras que en la Sierra de Baza, con algunas capturas de imagos en el mes de septiembre, es estival-otoñal (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa).

5.2.13. *Leuctra fusca* (Linneo, 1758)

Esta especie, de distribución paleártica (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987), es la que se ha capturado en mayor número durante nuestro estudio (n= 2768; 39,6% del total), y está presente en todas las estaciones de muestreo. Las capturas se llevaron a cabo desde septiembre a marzo, con máximos otoñales, en octubre y noviembre con un 88,2% del total de capturas (fig. 5.9a).

Si bien *L. fusca*, presentó sus máximos de captura en los meses de octubre y noviembre en todas las estaciones prospectadas, hubo diferencias en las temperaturas del agua medidas en estos períodos (tabla 5.1). Se observaron también diferencias en la emergencia entre estaciones:

en E10 y E11 en el mes de noviembre se habían producido el 70% de las emergencias y a partir de diciembre ya sólo se capturaron hembras. En contraste con ello, en las estaciones de la cara norte y sur, a finales de noviembre ya habían emergido más del 90% de los imagos y a partir de diciembre aún se siguieron capturando machos, aunque en menor número que hembras (fig. 5.9b).

La idea de que el ciclo de vida de *L. fusca* puede sufrir un adelanto con la altitud (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989) puede explicar que en las estaciones más elevadas (como E7 y E8) la emergencia comience a principios de septiembre y que se retrase hasta octubre en el resto de las estaciones.

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1989) señalaron para la especie en Sierra Nevada un período de emergencia otoñal, que se prolonga como período de vuelo durante el invierno debido, posiblemente, a que los adultos tengan una larga supervivencia. Se conocen citas de capturas de imagos en este macizo también durante los meses estivales (DESPAX, 1945; AUBERT, 1952; AUBERT, 1963), lo cual se puede explicar según SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1989) a que en altitudes superiores a los 2000 m, con aguas más frías, el período de vuelo comenzaría antes de lo que es habitual en altitudes inferiores. Esto concuerda con el hecho de que en Pirineos el período de vuelo observado sea estival-otoñal (BERTHÉLEMY, 1966) y en la Sierra de Baza se produzcan capturas en verano, otoño e invierno (LUZÓN-ORTEGA, TIerno DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa). En la Sierra de Huétor (LUZÓN-ORTEGA, TIerno DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, b en prensa), en Galicia (MEMBIELA, 1990a, 1996), en la Serranía de Ronda (TIerno, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996), con un número de capturas muy bajo, y a nivel peninsular (AUBERT, 1963) presenta un período de vuelo otoñal.

5.2.14. *Leuctra iliberis* Sánchez-Ortega y Alba-Tercedor, 1988

Es un endemismo bético (TIerno y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996) que únicamente fue capturado en el río Aguas Blancas (E10 y E11) (n= 159; 2,3% del total) desde noviembre hasta principios de marzo, con máximos en diciembre y enero (un 77,4% de las capturas) (fig. 5.10).

Trabajos previos en Sierra Nevada (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989) y en la Sierra de Baza (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa) señalan para esta especie un período de vuelo otoñal-invernal similar al hallado en nuestro estudio; si bien en la Serranía de Ronda (TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996) y en la Sierra de Huétor (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, b en prensa) el período de vuelo es más extendido y se prolonga hasta la primavera.

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1988a) señalaron que dentro de un mismo curso de agua, concretamente en el Río Aguas Blancas, se producía un adelanto en el crecimiento de las ninfas, un desarrollo más corto, en la estación de muestreo que presentaba aguas más cálidas, lo que se traducía en un mes de adelanto en la aparición de ninfas maduras. En nuestro estudio, aunque la aparición de adultos comienza antes en la estación E11, de menor altitud, las escasas capturas realizadas en la estación E10 hacen que el período de vuelo observado en dicha estación sea más breve y dificulta la extracción de conclusiones al respecto.

5.2.15. *Leuctra inermis* Kempny, 1899

Es una especie de distribución europea (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987) que sólo apareció en las estaciones de la cara norte de Sierra Nevada (n= 335; 4,8% del total). Las capturas se produjeron durante los meses de mayo y junio, con máximos a finales de mayo (un 81,8% del total de capturas) (fig. 5.11).

En el caso de *L. inermis*, como en *C. nevada*, parece que la emergencia está fundamentalmente controlada por el fotoperíodo, y que la temperatura a la cual se produce no desempeña un papel tan importante, ya que no se observa variación en los períodos de vuelo en las distintas estaciones en cuanto a la fecha en que se producen. Si la emergencia dependiera en gran medida de la temperatura, cabría esperar que en las estaciones E5 y E6, se hubiesen producido los máximos capturas al menos una quincena anterior respecto a las restantes estaciones.

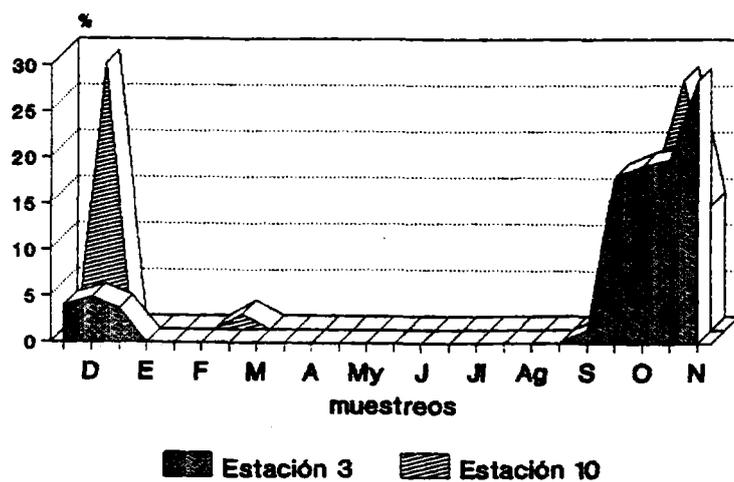


Fig.5.9.b. Variaciones en el período de vuelo de *L. fusca* entre las estaciones E3 y E10.

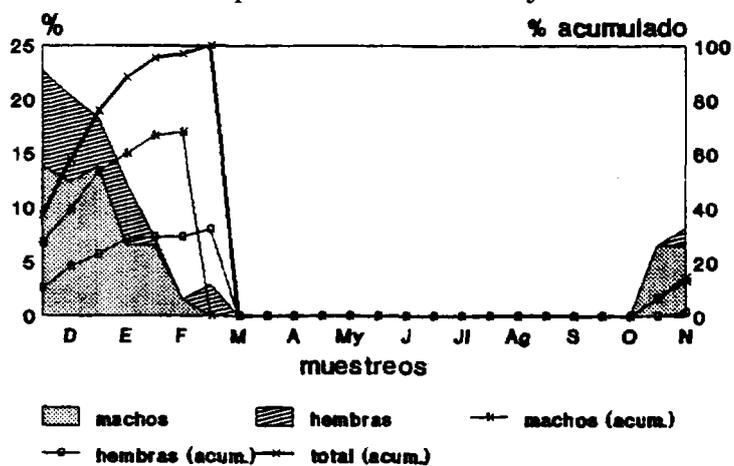


Fig. 5.10. Período de vuelo de *L. iliberis* en la estación E11 (n= 137).

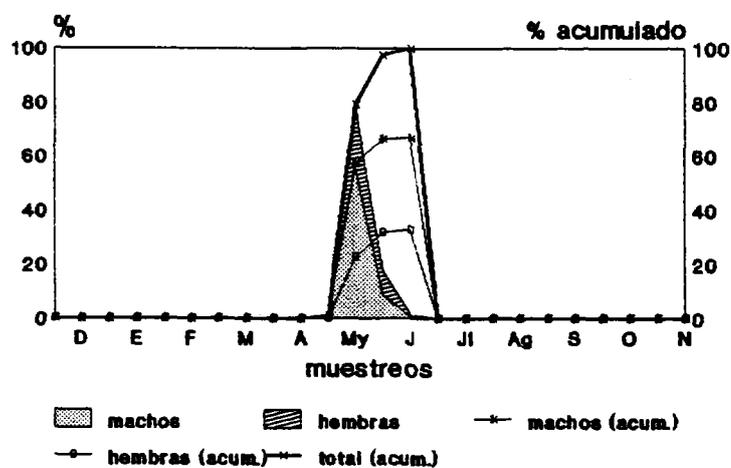


Fig. 5.11. Período de vuelo de *L. inermis* en la estación E5 (n= 197).

Sierra Nevada es el único lugar del sur de la Península donde ha sido capturada esta especie. Se conocen capturas de adultos en este lugar durante primavera y verano (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989). En otras áreas de la Península ha sido capturada también en primavera y verano (AUBERT, 1963), o bien ha presentado un período de vuelo más amplio, desde marzo hasta agosto en Pirineos (BERTHÉLEMY, 1966) o desde marzo a junio en Galicia (MEMBIELA, 1996), en todos los casos más extendido que el observado en nuestro estudio.

5.2.16. *Leuctra maroccana* Aubert, 1956

Es una especie distribuida por la Península Ibérica y Marruecos (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987). Está bien representada en las estaciones del río Aguas Blancas, en bajo número en las estaciones de la cara norte y ausente en las de la cara sur (n= 207; 3% del total). Las capturas se produjeron desde finales de noviembre hasta finales de abril, con máximos invernales, desde finales de enero hasta la primera quincena de marzo (un 69,1% de las capturas) (fig. 5.12).

A *L. maroccana* le ocurrió algo semejante a la especie anterior, ya que parece que la temperatura no afecta mucho a la emergencia, pues si bien casi el 95% de las capturas se realizaron en las estaciones E10 y E11, donde las temperaturas de máxima emergencia estuvieron comprendidas entre 6 y 9°C, los escasos ejemplares capturados en las estaciones de la cara norte emergieron a temperaturas comprendidas entre 2 y 6 °C en las mismas fechas.

Capturas anteriores de esta especie realizadas en Sierra Nevada (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989), en Galicia (MEMBIELA, 1990a, 1996), en el sur de Cádiz (ROPERO, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1995) y en la Serranía de Ronda (TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996), muestran un período de vuelo otoñal-invernal, algo anterior al hallado en nuestro estudio. En la Sierra de Baza (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa) y en la Sierra de Huétor (LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, b en prensa), el período de capturas de adultos se prolonga

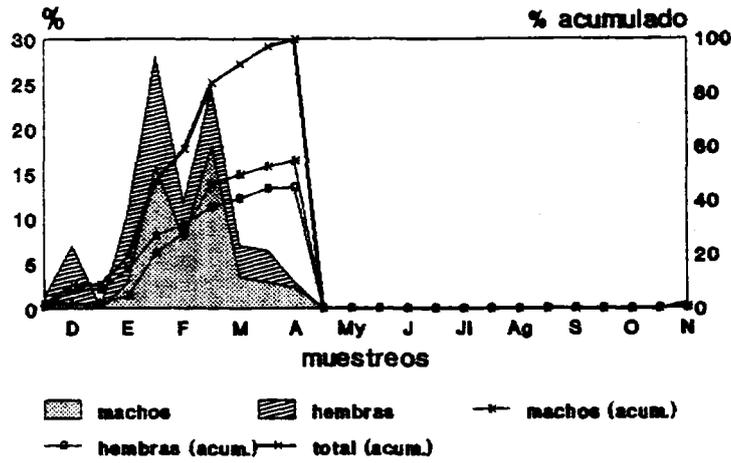


Fig. 5.12. Período de vuelo de *L. maroccana* en la estación E10 (n= 171).

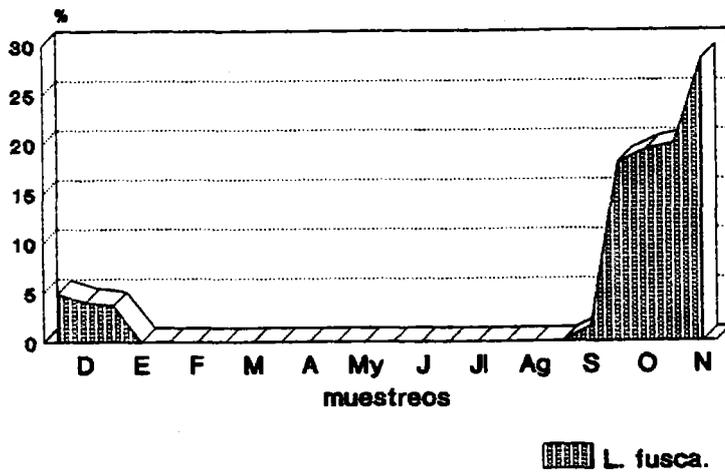


Fig. 5.13. Modelo de período de vuelo otoñal.

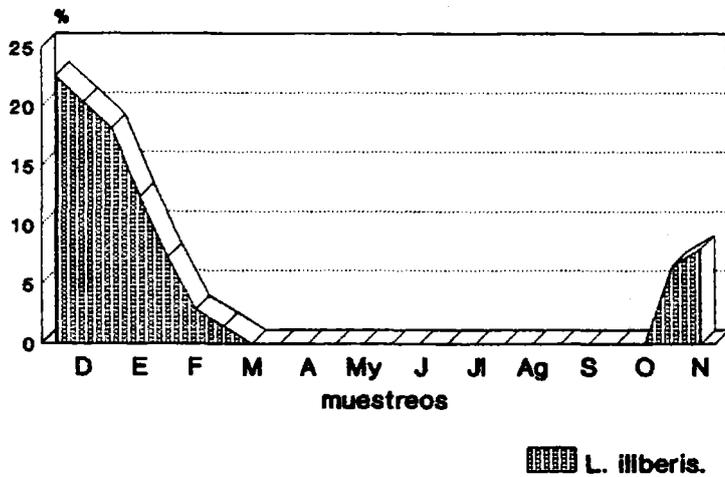


Fig. 5.14. Modelo de período de vuelo otoñal-invernal.

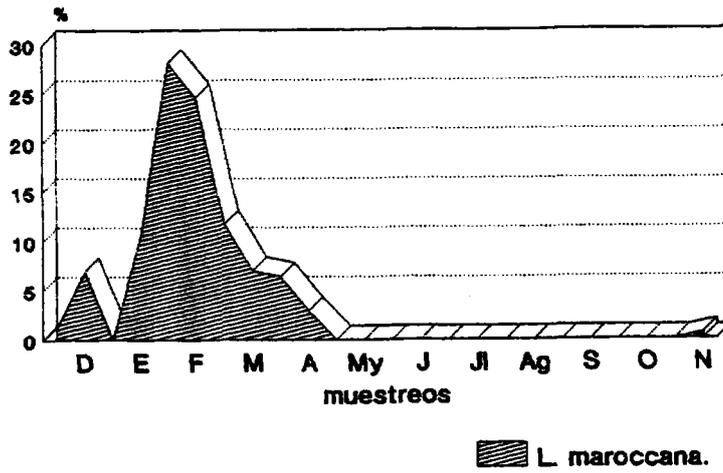


Fig. 5.15. Modelo de periodo de vuelo invernial.

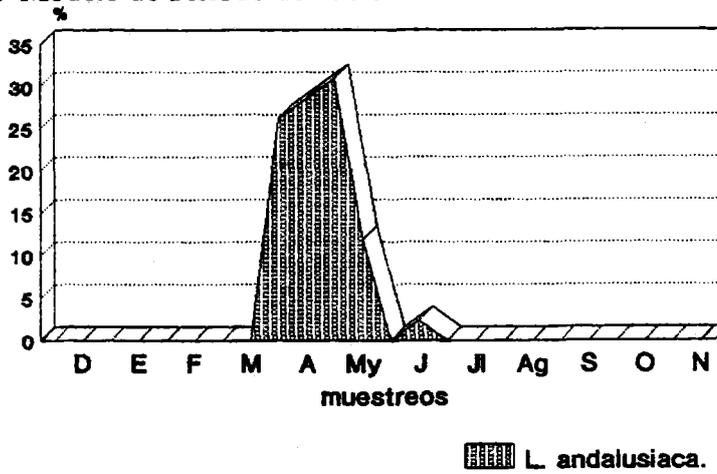


Fig. 5.16. Modelo de periodo de vuelo invernial-primaveral.

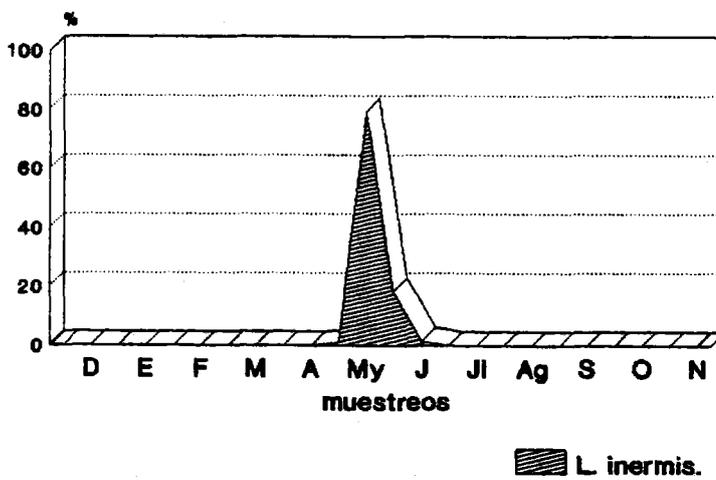


Fig. 5.17. Modelo de periodo de vuelo primaveral.

hasta la primavera y AUBERT (1963) señaló para la especie un período de vuelo que abarca desde marzo a mayo en varias localidades de la Península Ibérica, algo más tardío que el encontrado en nuestro estudio.

5.3. CATEGORÍAS FENOLÓGICAS BASADAS EN LOS PERÍODOS DE VUELO

Según los patrones de captura observados, podemos agrupar a las especies en siete categorías diferentes, todas ellas dentro del modelo de emergencia estacional (CORBET, 1964):

1. Especies otoñales: *Leuctra franzi paenibetica* y *Leuctra fusca*, esta última con claros máximos otoñales (octubre y noviembre, con un 88,2% de las colectas) aunque su período de vuelo se pueda extender desde final de verano hasta el invierno, pero esto no ocurre en todas las estaciones y, en todo caso, son capturas puntuales (fig. 5.13).
2. Especies otoñales-invernales: *Leuctra iliberis*, con máximos en diciembre y enero (>85%) (fig. 5.14).
3. Especies invernales: *Leuctra maroccana*. Aunque su período de vuelo abarca desde otoño a primavera, los máximos de captura están muy centrados entre finales de enero y principios de marzo (69,1%) (fig. 5.15).
4. Especies invernales-primaverales: *Capnia nigra* y *Leuctra andalusiaca*, esta última con máximos variables según la estación de captura (fig. 5.16).
5. Especies primaverales: *Nemoura cinerea* y *Leuctra inermis* (fig. 5.17).
6. Especies primaverales-estivales (fig. 5.18): *Isoperla grammatica*, *Isoperla nevada*, *Perla marginata*, *Chloroperla nevada* y *Amphinemura triangularis*. *I. grammatica* y *A. triangularis*, presentaron máximos primaverales mientras que las restantes especies tuvieron sus máximos en junio-julio.
7. Especies de período de vuelo extendido (fig. 5.19): *Protonemura alcazaba*, que no tiene máximos aparentes, aunque el mes de octubre fue en el que se recolectaron más individuos;

Protonemura meyeri y *Capnioneura mitis*, que presentaron máximos variables según las estaciones de muestreo.

Como señalaron SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1989), en Sierra Nevada la mayoría de las especies emergen a lo largo de dos estaciones y lo más común es que se produzca la emergencia en el período de primavera-verano. En nuestro estudio en esta zona, el porcentaje de especies de período de vuelo primaveral-estival fue del 31,25%, porcentaje que se ve muy incrementado (hasta un 75%) si consideramos también aquellas especies que si bien no presentan un período de vuelo primaveral-estival, pueden colectarse dentro de los límites de este período. Esta elevada proporción es debida a las características propias de alta montaña que presenta Sierra Nevada, con temperaturas bajas que favorecen que el período de vuelo de algunas especies se prolongue durante la primavera y/o el verano, así como a la inexistencia de fuertes estiajes y escasa estacionalidad de los ríos estudiados que impedirían la emergencia de especies en las épocas más cálidas (ROPERO, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1995; TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996).

Al comparar el período de vuelo que presentan en Sierra Nevada algunas de las especies capturadas con los que presentan en otras zonas de la Península Ibérica (AUBERT, 1963; BERTHÉLEMY, 1966; MEMBIELA, 1990a, 1996; ROPERO, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1995; TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996; LUZÓN-ORTEGA, TIERNO DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a y b en prensa), o con los datos conocidos con anterioridad en este sistema montañoso (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989), observamos que las mismas especies se pueden incluir en las mismas categorías estacionales con algunas variaciones. Éstas, en muchos casos, reflejan diferencias en abundancia (por ejemplo en *L. fusca* o en *L. franzi paenibetica*) o bien son el resultado de establecer el período de vuelo global de una especie sin tener en cuenta los máximos de captura (por ejemplo *L. maroccana*), ya que en nuestro caso al establecer las categorías se tuvo en cuenta tanto el período total de vuelo como la época de máximos. En otras ocasiones diferencias en el período de vuelo de una misma especie entre distintas áreas responden a diferencias en el desarrollo del ciclo de vida a consecuencia de diferencias en las características de la zona como la temperatura, la altitud, la estacionalidad de los cursos de agua, etc.

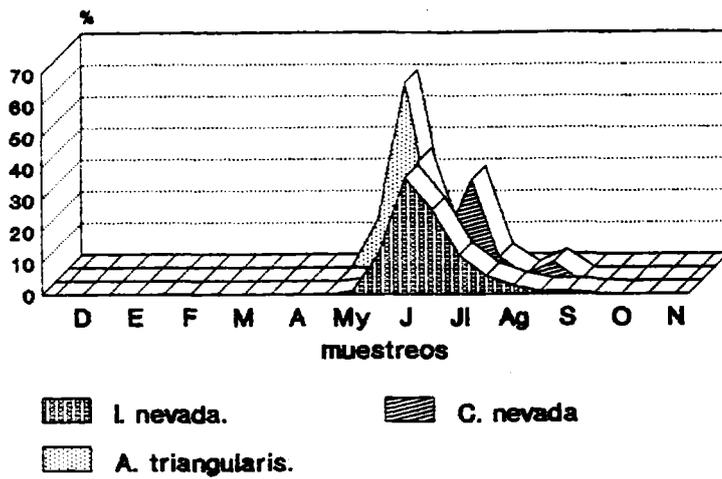


Fig. 5.18. Modelo de período de vuelo primavera-estival.

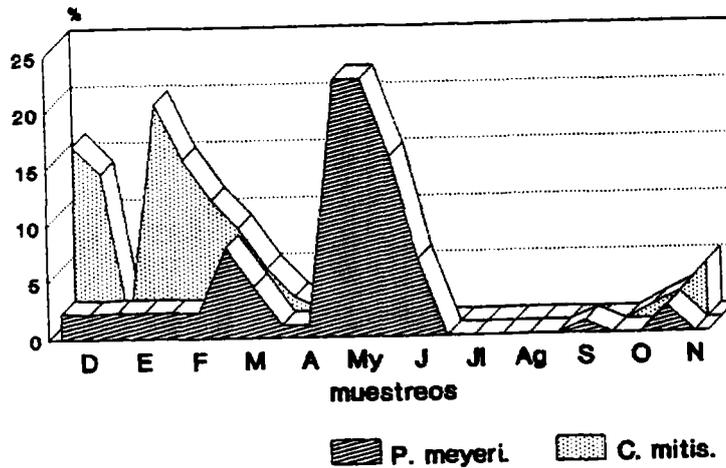


Fig. 5.19. Modelo de período de vuelo extendido.

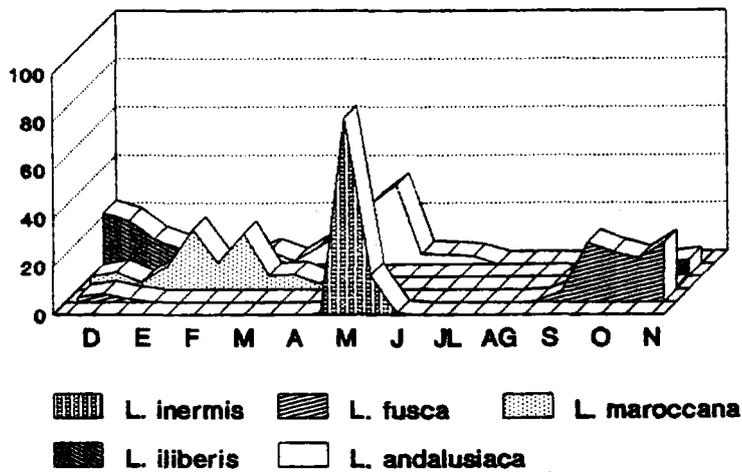


Fig. 5.20. Sucesión temporal en los períodos de vuelo de las especies del género *Leuctra*.

Entre diferentes áreas montañosas o, incluso, en distintas estaciones de muestreo dentro de Sierra Nevada observamos la existencia de retrasos en el comienzo de los periodos de vuelo conforme aumenta la altitud y, en relación con ello, la temperatura del agua es más baja, lo que estaría relacionado con la necesidad de un mayor espacio de tiempo para el desarrollo de las ninfas (NEBEKER y GAUFIN, 1967; HARPER y PILON, 1970; SWEENEY, 1984). De hecho, el periodo de desarrollo ninfal de una población puede ser a menudo predicho usando la suma de unidades termales o "grados-días" que han sido señalados como una constante para que una especie pueda desarrollar completamente su desarrollo ninfal, aunque esto no se cumple en todas las especies (SWEENEY, 1984). Además de con la altitud, al aumentar la latitud también se produce un retraso de la emergencia (BRINCK, 1949; HYNES, 1976), por los mismos motivos expuestos para la altitud: una temperatura inferior con un consecuente retraso en el desarrollo ninfal. El efecto de la temperatura del agua, además de al desarrollo de las ninfas, afecta a la eclosión de los huevos y a los fenómenos de quiescencia (BRITAIN, 1977; ELLIOTT, 1987, 1988, 1989, 1991a, 1991b, 1992). No obstante, estas variaciones no suelen afectar mucho al periodo de vuelo global de una especie. En el caso de *L. fusca* ocurre lo contrario, es decir, en las estaciones más altas hay un cierto adelanto de los periodos de vuelo (AUBERT, 1952; SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1989), que podría ser explicado porque esta especie necesita una temperatura alta en el agua para emerger (BRINCK, 1949). Sin embargo, en el caso de algunas especies de plecópteros se ha encontrado una cierta independencia entre la temperatura y el crecimiento (BRITAIN, 1986, 1990; ELLIOTT, 1987), por lo que parece ser que las bajas temperaturas retardan el crecimiento en unas especies de plecópteros pero no en otras (HYNES, 1976).

Podemos concluir de lo anteriormente expuesto que el periodo de vuelo de una especie en nuestra área se mantiene aproximadamente, no sólo dentro de un sistema montañoso sino entre diferentes sistemas, aunque existen variaciones causadas por diferencias en las características de las zonas donde habitan. Algunos autores aceptan que es el fotoperíodo el factor más importante en la regulación de los periodos de emergencia, al actuar como estímulo desencadenante, y después de esto la temperatura determinaría la fecha local de emergencia (KUUSELA, 1976). Esta idea contrasta con la expuesta por otros autores que señalan que es la temperatura el máximo

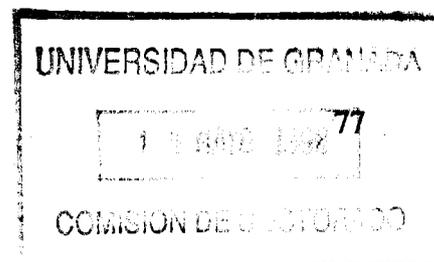
responsable en regular el momento de la emergencia, al menos en hemimetábolos (SWEENEY, 1984). Por su parte, NEBEKER (1971) dedujo de su estudio diferentes modelos de emergencia para las distintas especies de insectos acuáticos en función de la importancia relativa del fotoperíodo y la temperatura en el desencadenamiento de la emergencia.

En relación con esta última idea, en nuestro estudio hemos encontrado especies donde el fotoperíodo parece ser el factor más importante en el desencadenamiento de la emergencia con cierta independencia de la temperatura del agua, como es el caso de *C. nevada*, *L. inermis* o *L. maroccana*, aunque también existen especies en las que diferencias en temperaturas provocan períodos de vuelos desplazados dentro de una misma especie entre estaciones diferentes, como es el caso de *L. andalusiaca*.

5.4. DURACIÓN DEL PERÍODO DE VUELO

La duración del período de vuelo es muy variable según las distintas especies. Salvo aquellas especies de período de vuelo extendido (*C. mitis*, *P. alcazaba* y *P. meyeri*, con 7, 8 y 9 meses respectivamente), la mayoría presentó un período de vuelo de entre 3 y 6 meses. *L. inermis* se caracterizó por ser la especie con un período más corto, sólo dos meses (algo más breve que el descrito por SÁNCHEZ-ORTEGA, 1989), y con una concentración máxima (> 80% de las capturas) en el muestreo M12, por lo que se puede hablar de un período de vuelo muy sincrónico. En el caso de *A. triangularis*, aunque el período de vuelo se extendió a 4 meses, las colectas de más del 70% de los ejemplares se produjeron en un intervalo de un sólo mes.

HYNES (1976) señaló que la mayoría de las especies de plecópteros de latitudes medias del hemisferio norte emergen en una época corta del año dentro de una estación, mientras unas pocas especies vuelan durante varios meses. Esta idea no está apoyada por nuestros datos, ya que la mayor parte de las especies estudiadas presentaron un período de vuelo que abarcaba más de una estación del año, si bien es cierto que los máximos de capturas sí aparecen más concentrados.



5.5. SUCESIÓN DE ESPECIES AFINES

Hemos observado una clara separación o segregación temporal en los períodos de vuelo de las distintas especies del género *Leuctra*, o al menos en sus máximos (fig. 5.20). Así encontramos especies con máximos otoñales, como *L. fusca* y *L. franzi paenibetica* (esta última muy escasa), con máximos al final del otoño y comienzo del invierno, como es el caso de *L. iliberis*, con máximos invernales, como ocurre con *L. maroccana*, con máximos invernales-primaverales, como *L. andalusiaca*, y por último con máximos primaverales, como *L. inermis*. Previamente ya había sido citada la existencia de separación temporal en este género (KERST y ANDERSON, 1974) y en otros, en los que, aunque exista solapamiento entre los períodos de vuelo, los máximos de abundancia pueden diferir (FRISON, 1935; ELLIOTT, 1988).

Esta segregación temporal entre especies relacionadas puede ser, según ILLIES (1952), un importante mecanismo de aislamiento reproductivo y minimiza la competencia interespecífica. DANKS (1979; En: BUTLER, 1984) señalaba que en una comunidad dada, especies similares biológicamente estaban a menudo separadas temporalmente, presumiblemente como el resultado de interacciones competitivas. SHELDON y JEWETT (1967) coincidían con ILLIES (1952) en que la separación temporal entre especies próximas sería una barrera reproductiva y el resultado de la necesidad de reducir la competencia entre ninfas, aunque esto último únicamente sería válido si las diferencias temporales se mantuvieran a lo largo de todo el ciclo de vida. Sin embargo, varios hechos contradicen esta explicación, tales como la existencia de mecanismos de aislamiento reproductivo (como especificidad en las genitales) y de períodos de eclosión de los huevos muy extendidos en el tiempo (lo que favorece la existencia de ninfas de muy diverso tamaño en una misma población). En relación con ello, ELLIOTT (1988) comprobó la existencia de diferencias interespecíficas en el desarrollo de los huevos de algunos nemuroideos relacionadas con el hábitat de las ninfas y con el período de vuelo de los adultos, que aseguraban, actuando como mecanismo fisiológico, una reducción en la posible competición entre especies muy próximas que coexistieran en un mismo hábitat, ya que evitaba, en gran medida, el solapamiento de ninfas del mismo tamaño de especies afines.

Además de la separación temporal, hemos podido observar entre algunas especies de este género una separación espacial. Por ejemplo *L. fusca* y *L. iliberis*, cuyos periodos de vuelo aparecen parcialmente solapados, pero mientras la primera habita en todos los cursos de agua estudiados, aunque es muy escasa en las estaciones E10 y E11, la segunda sólo se capturó en las dos estaciones del Río Aguas Blancas (E10 y E11). Otro posible ejemplo de ello, aunque a un nivel geográfico más amplio, es el caso de *L. fusca* y *L. franzi paenibetica*. Así, en Sierra Nevada la primera es la especie más abundante mientras la segunda es muy escasa. Por contra, en otras áreas como la Serranía de Ronda (TIERNO, PÉREZ y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1996) la situación se invierte y es *L. franzi paenibetica* una especie abundante mientras que *L. fusca* es muy escasa, o incluso en el caso del sur de Cádiz (ROPERO, PEÑA y SÁNCHEZ-ORTEGA, 1995) donde hasta el momento parece que *L. fusca* está ausente.

En las especies capturadas del género *Isoperla* se observa una exclusión espacial en cuanto a las localidades ocupadas (TIERNO, SÁNCHEZ-ORTEGA y PICAZO-MUÑOZ, 1994), ya que se encuentra *I. nevada* en las estaciones de la cara norte y sur, e *I. grammatica* en las estaciones E10 y E11. Además, se aprecia una ligera diferencia temporal en sus máximos de emergencia, algo más tardíos en *I. nevada*. De igual modo, DeWALT y STEWART (1995) señalaron también la existencia de segregación temporal en varias especies del género *Isoperla* coexistentes en Norteamérica que presentaron una emergencia sucesiva.

La idea de que el orden de sucesión de dos especies se respeta de manera más estricta cuanto más próximas sean (mismo género) (BERTHÉLEMY, 1964), se pone de manifiesto en los casos anteriores. Sin embargo, en el caso de las dos especies del género *Protonemura* sí existe solapamiento tanto espacial como temporal entre ambas especies. De hecho, la segregación entre especies cogenéricas por emergencia secuencial tiene excepciones como ésta en diversos géneros de plecópteros (NEVES, 1978).

Aparte de la segregación temporal, diferencias en la genitalias, selección de lugares de emergencia y apareamiento diferentes entre especies y conductas relacionadas con el encuentro de la pareja específicas de especie (como el uso de llamadas vibratorias intersexuales) actúan como mecanismos de aislamiento reproductivo (NEVES, 1978) o, más correctamente, barreras que evitan la realización de apareamientos erróneos (ver capítulo 8).

5.6. RAZÓN DE SEXOS

La tabla 5.2 muestra la razón de sexos global para cada especie, que varía a lo largo del período de vuelo por efecto de la asincronía en la emergencia de machos y hembras. En cada caso se estableció la hipótesis de que la proporción de machos y la de hembras era del 50% del total de los ejemplares capturados de cada especie, testado mediante una χ^2 de frecuencia de observado vs. esperado con un grado de libertad.

En casi todos los casos, el número de machos y de hembras es prácticamente igual. Únicamente *P. meyeri* y *L. maroccana* ($p < 0,05$) y *C. mitis*, *L. iliberis* y *L. inermis* ($p < 0,01$) presentaron una razón de sexos diferente a 0,5. En estas cinco especies la proporción de machos es significativamente mayor que la de hembras.

Otros autores han encontrado también diferencias en la proporción de sexos de algunas de las especies de plecópteros que han estudiado (HARPER y PILON, 1970; VAUGHT y STEWART, 1974; FRIESEN, FLANAGAN y COBB, 1984; WOLF y ZWICK, 1989; DeWALT, STEWART, MOULTON II y KENNEDY, 1994; DeWALT y STEWART, 1995). En estos trabajos, generalmente, la hembra suele ser la más abundante, aunque para la mayor parte de las especies la proporción entre sexos tiende a ser de 0,5. Parte de esta variación en la cantidad de ejemplares colectados de cada sexo se podía explicar por las características de los métodos de captura que, a consecuencia de diferencias en las preferencias de sustratos de emergencia, en la conducta adulta y en la utilización de hábitats entre sexos, etc., condicionarían una mayor captura de ejemplares de uno de los dos sexos, en este caso las hembras. También la existencia de partenogénesis ha sido señalada como una posible causa de descompensación en la proporción de sexos.

En nuestro caso, la menor proporción de hembras capturadas no puede ser explicada por estas razones y probablemente responda a una diferencia real en la proporción de sexos, ya que otras especies afines, con características de tamaño y comportamiento parecidos, presentaron una razón de sexos de 0,5, y la existencia de partenogénesis explicaría una mayor proporción, casi absoluta, de hembras y no de machos. En cuanto a la elección de distintos sustratos por machos

| ESPECIE | N | % | %♂♂ | %♀♀ | χ^2 (df=1) | p |
|-------------------|------|-------|------|-------|-----------------|--------------|
| I.grammatica | 90 | 1,29 | 47,8 | 52,2 | 0,178 | 0,673 |
| I. nevada | 653 | 9,70 | 51,6 | 48,4 | 0,675 | 0,411 |
| P. marginata | 7 | 0,10 | 42,9 | 57,1 | 0,143 | 0,705 |
| C. nevada | 427 | 6,13 | 46,1 | 53,9 | 2,550 | 0,110 |
| A. triangularis | 539 | 7,73 | 47,9 | 52,1 | 0,981 | 0,322 |
| P. alcazaba | 54 | 0,77 | 38,9 | 61,1 | 2,667 | 0,102 |
| P. meyeri | 385 | 5,52 | 56,4 | 43,6 | 6,236 | <i>0,013</i> |
| N. cinerea | 6 | 0,09 | 50,0 | 50,0 | 0,000 | 1,000 |
| C. nigra | 2 | 0,03 | 0,0 | 100,0 | 2,000 | 0,157 |
| C. mitis | 1058 | 15,18 | 54,2 | 45,8 | 7,319 | <i>0,007</i> |
| L. andalusiaca | 277 | 3,97 | 46,6 | 53,4 | 1,303 | 0,254 |
| L. f. paenibetica | 2 | 0,03 | 0,0 | 100,0 | 2,000 | 0,157 |
| L. fusca | 2768 | 39,71 | 50,7 | 49,3 | 0,522 | 0,470 |
| L. iliberis | 159 | 2,28 | 66,0 | 34,0 | 16,358 | <i>0,000</i> |
| L. inermis | 335 | 4,81 | 68,0 | 32,0 | 45,161 | <i>0,000</i> |
| L. maroccana | 207 | 2,97 | 57,0 | 43,0 | 4,063 | <i>0,044</i> |

Tabla 5.2. Sex-ratio de las especies estudiadas. N= número de ejemplares capturados; %= porcentaje que suponen del total; %♂♂= proporción de machos en el total de colectas de la especie; %♀♀= proporción de hembras en el total de colectas de la especie;. los valores de p <0,05 (significativos) aparecen señalados en cursiva.

y hembras sería una posibilidad a tener en cuenta en los casos en que las capturas se llevan a cabo con trampas, pero al realizarse una captura directa de ejemplares, como es nuestro caso, el sustrato muestreado es más amplio y están mejor representados todos los posibles biotopos (piedra, diferentes tipos de vegetación, etc.).

No obstante, admitiendo que para algunas especies de nuestro estudio existe una proporción de sexos desplazada a favor de los machos, surge una cuestión interesante respecto a la sex-ratio. ¿Hasta qué punto la diferente proporción entre uno y otro sexo tiene una base genética, o simplemente es fruto de una mortalidad diferencial como señalaron LeSAGE y

HARRISON (1980)? Al respecto, FISHER (1930, En: BUTLER, 1984), señaló que dado que los costos de producción de machos y hembras debían ser similares, cabría esperar una sex-ratio inicial de 1/1. En oposición a esto, CLEMENT (1963) y HAMILTON (1967) encontraron una distorsión en la sex-ratio genéticamente determinada en dípteros. Serían necesarias experiencias de laboratorio con las distintas especies con el fin de descubrir si en el caso de las especies concretas en estudio la diferencia responde a una u otra causa, teniendo en cuenta tanto la mortalidad adulta como la acontecida en estado de huevo o ninfa.

5.7. DIFERENCIA DE LOS PERÍODOS DE VUELO ENTRE SEXOS

Tanto nuestros datos como la bibliografía muestran que los modelos de emergencia de machos y hembras de plecópteros son prácticamente idénticos, aunque los machos emergen algo antes en el tiempo (ILLIES, 1952; HYNES, 1976; HARPER y PILON, 1970). Según BRINCK (1949) esto tiene una clara ventaja, pues los machos están totalmente desarrollados y listos para aparearse cuando las hembras emergen. KHOO (1964), en relación con esto, señaló que las hembras de muchas especies están receptivas pronto tras la emergencia, pero que los machos necesitan un período de maduración de unos pocos días. No obstante, las hembras de algunas especies necesitan también un período de maduración (HARPER y PILÓN, 1970).

DANKS y OLIVER (1972) sugirieron que en especies de invertebrados acuáticos en general con una emergencia muy sincrónica, los machos que emergen ligeramente antes del pico de emergencia de las hembras tendrían mayores probabilidades de aparearse con éxito, mientras que las hembras que emergen antes del pico de emergencia esperado de los machos tendrían desventajas selectivas por tener un mayor riesgo de mortalidad mientras esperan a los machos.

Por su parte, ALEXANDER y STEWART (1996a) señalaron que la emergencia de los machos antes de las hembras tendría ventajas adaptativas porque ellos podrían comenzar la búsqueda y ocupar potenciales lugares de encuentro mientras esperan la emergencia de las hembras.

| ESPECIE | P | n |
|-----------------|------|---|
| I. grammatica | 0,34 | 1 |
| I. nevada | 0,67 | 5 |
| C. nevada | 0,40 | 5 |
| A. triangularis | 0,14 | 5 |
| P. meyeri | 0,14 | 5 |
| C. mitis | 0,12 | 8 |
| L. andalusiaca | 0,56 | 3 |
| L. iliberis | 0,67 | 1 |
| L. inermis | 0,16 | 2 |
| L. fusca | 0,38 | 9 |
| L. maroccana | 0,67 | 1 |

Tabla 5.3. Coeficiente de protandria (p) de las distintas especies estudiadas en Sierra Nevada (n= número de estaciones consideradas).

MOREIRA y PECKARSKY (1994) señalaron también como una ventaja de la protandria, en el caso de *Agneta capitata*, el hecho de que la máxima actividad y calidad de las llamadas intersexuales producidas por los machos tienen lugar aproximadamente a los seis días de la emergencia, coincidiendo con el desplazamiento en el pico de emergencia existente entre machos y hembras, mientras que las hembras se hallan maduras tras la emergencia. En contraposición, señalan como efecto negativo el hecho de que la proporción de empleo de llamadas intersexuales decrece con la edad del macho.

La tabla 5.3 muestra los resultados de aplicar el índice de protandria expuesto en el capítulo de material y métodos, que como mencionamos en dicho capítulo nos permite cuantificar este fenómeno. Podemos observar de la tabla que las especies con menor coeficiente de protandria son aquellas que o bien presentan un período de vuelo extendido, como *P. meyeri* o *C. mitis*, o bien muy breve, como *L. inermis*. Las restantes especies presentan coeficientes de protandria más altos, a excepción de *A. triangularis* cuyo período de vuelo no es muy breve, pero cuyos máximos

sí se hallan muy concentrados. La protandria menos acusada en especies con período de vuelo extendido ya ha sido citada previamente en América del Norte por HARPER y PILON (1970) y en Italia por FOCHETTI y NICOLAI (1996).

En las especies con períodos de vuelo cortos se podrían explicar los bajos valores del coeficiente de protandria porque pequeños retrasos entre la emergencia de los machos y de las hembras dificultarían el encuentro entre ambos sexos, con consecuencias muy negativas para su éxito reproductivo.

En las especies con períodos de vuelo extendidos, la protandria no va a jugar un papel importante (favoreciendo la presencia de machos maduros para cuando emerjan las hembras), pues lo dilatado del período de vuelo hace que la protandria como estrategia no acarree claros beneficios.

Finalmente, señalar que no hemos encontrado ninguna relación entre el grado de protandria y la proporción de sexos.

5.8. LA LUZ Y LA EMERGENCIA DE *CAPNIONEURA MITIS* Y OTRAS ESPECIES DE PLECÓPTEROS

En condiciones naturales existen muchos factores que pueden jugar un papel importante como desencadenantes de la emergencia, aunque son pocos los estudios que han cuantificado la periodicidad diaria de ésta (HAYASHI, ISOBE y OISHI, 1997).

En nuestro estudio, dado que las observaciones se realizaban en laboratorio, la ausencia de corrientes de viento, la constancia de la temperatura, tanto del agua como del aire, y humedad relativa, dejaban a la luz como único factor controlador posible para la emergencia. Nuestro objetivo era comprobar si la emergencia ocurría o no de forma independiente de la luz (luz frente a oscuridad, ya que la luz era artificial y se mantenía constante desde las 7:30 de la mañana hasta las 21:00). Para testar los resultados se usó un test no paramétrico de χ^2 de esperados vs observados con un grado de libertad.

Desgraciadamente de los cientos de ninfas mantenidas en cautividad sólo obtuvimos 30 emergencias de las siguientes especies: *Leuctra fusca* (6), *Capnioneura mitis* (16), *Isoperla nevada* (5), *Perla marginata* (2, una de ellas fracasada, ya que no llegó a concluir) y *Nemoura cinerea* (1).

De las 16 emergencias observadas en *C. mitis*, 14 tuvieron lugar en oscuridad frente a 2 en condiciones de iluminación ($\chi^2= 9,000000$; $p < 0,01$; $N= 16$). Los resultados muestran que la emergencia ocurre preferentemente de noche (el resultado del test es significativo), por lo que la falta de luz puede ser un factor controlador de la emergencia.

En el caso de *L. fusca*, de las 6 emergencias, 5 tuvieron lugar de noche y 1 al atardecer (18:35 h). El resultado del test, dado el bajo número de muestras, no fue significativo ($\chi^2= 2,666667$, $p > 0,01$; $N= 6$), aunque se observa una tendencia a emerger en oscuridad. Algo semejante se observa en *N. cinerea*, en la que la única emergencia obtenida tuvo lugar de noche, pero la falta de datos no nos permite sacar ninguna conclusión.

En el caso de *I. nevada*, sólo en 2 de los 5 ejemplares que emergieron se supo con seguridad las condiciones de luz en que se produjeron, y éstas tuvieron lugar de noche. En el caso de *P. marginata*, tuvo lugar por la tarde.

Una posible explicación para justificar la emergencia nocturna o en condiciones de oscuridad en estas especies de plecópteros sería la de evitar la predación por parte de aves, insectos voladores y reptiles, ya que por la noche es menor el riesgo de ser devorado en la etapa más vulnerable de la vida adulta, mientras que durante el día suponen un blanco perfecto para sus predadores aéreos y terrestres mientras se desprenden de su exuvia. EDMUNDS y EDMUNDS (1979) señalaron para los efemerópteros tropicales una posible evolución hacia la emergencia nocturna a consecuencia de la presión de predación por parte de aves y odonatos durante el día. En cuanto a la predación por peces y anfibios en su ascenso hasta la superficie, y también una vez en tierra en el caso de los primeros, no parece presentar claras ventajas la emergencia nocturna dada la actividad de estos animales tanto en horas de luz como de oscuridad. Cabe pensar que en el caso de las especies estudiadas, y teniendo en cuenta el tipo de hábitats que ocupan en Sierra Nevada, la predación por parte de aves e insectos sea más intensa que la de anfibios y peces, ambos grupos pobremente representados en los ríos en estudio. Además proporcionalmente la

exposición a los depredadores es mucho mayor durante la etapa de abandono de la exuvia durante la emergencia que en el breve espacio de tiempo en el que ascienden a la superficie.

La emergencia nocturna de algunas especies de plec6pteros ya ha sido citada previamente por otros autores (HARPER, 1973; VAUGHT y STEWART, 1974; ALEXANDER y STEWART, 1996a), al igual que casos de especies con emergencia diurna (HARPER, 1973; HANADA, ISOBE y OISHI, 1997), o incluso con m1s de un pico de emergencia a lo largo del d1a, de los que uno de ellos puede ser independiente y otro dependiente de las condiciones atmosf6ricas (HAYASHI, ISOBE y OISHI, 1997). Como argumentos para explicar las ventajas de una emergencia durante las horas de luz se ha se1alado la necesidad de los ejemplares, concretamente en *Sweltsa* sp., de determinar la direcci3n de su vuelo, que dura tan s3lo media hora tras la emergencia, con ayuda de la luz (HAYASHI, ISOBE y OISHI, 1997). ZWICK (1980, En: HAYASHI, ISOBE y OISHI, 1997) se1al3 una posible relaci3n entre la emergencia diurna y nocturna de los plec6pteros con el grado de humedad en el que se produc1a la ecdisis, ya que se requiere cierto grado de humedad para que la exuvia no se endurezca y permita al animal deshacerse de ella. Por esto se1al3 que las especies de emergencia diurna ser1an aquellas que permanecen en las proximidades del agua en lugares protegidos, mientras que las nocturnas ser1an aquellas que se alejan m1s y por lo tanto, al ser de noche, evitar1an la predaci3n de las aves. Anteriormente, BRINCK (1949) ya hab1a se1alado la importancia del grado de humedad como factor determinante de la hora del d1a en la que se produce la emergencia.

Por su parte, HYNES (1941) se1al3 que las especies peque1as parec1an emerger a cualquier hora del d1a o de la noche, mientras que los perl3didos y las especies del g6nero *Perla* emerg1an s3lo de noche. Estos resultados guardan relaci3n con los obtenidos por el mismo autor en especies australianas (HYNES, 1974), sobre las que se1ala que las especies de mayor tama1o suelen emerger en la oscuridad, mientras que las m1s peque1as lo hac1an en horas de luz.

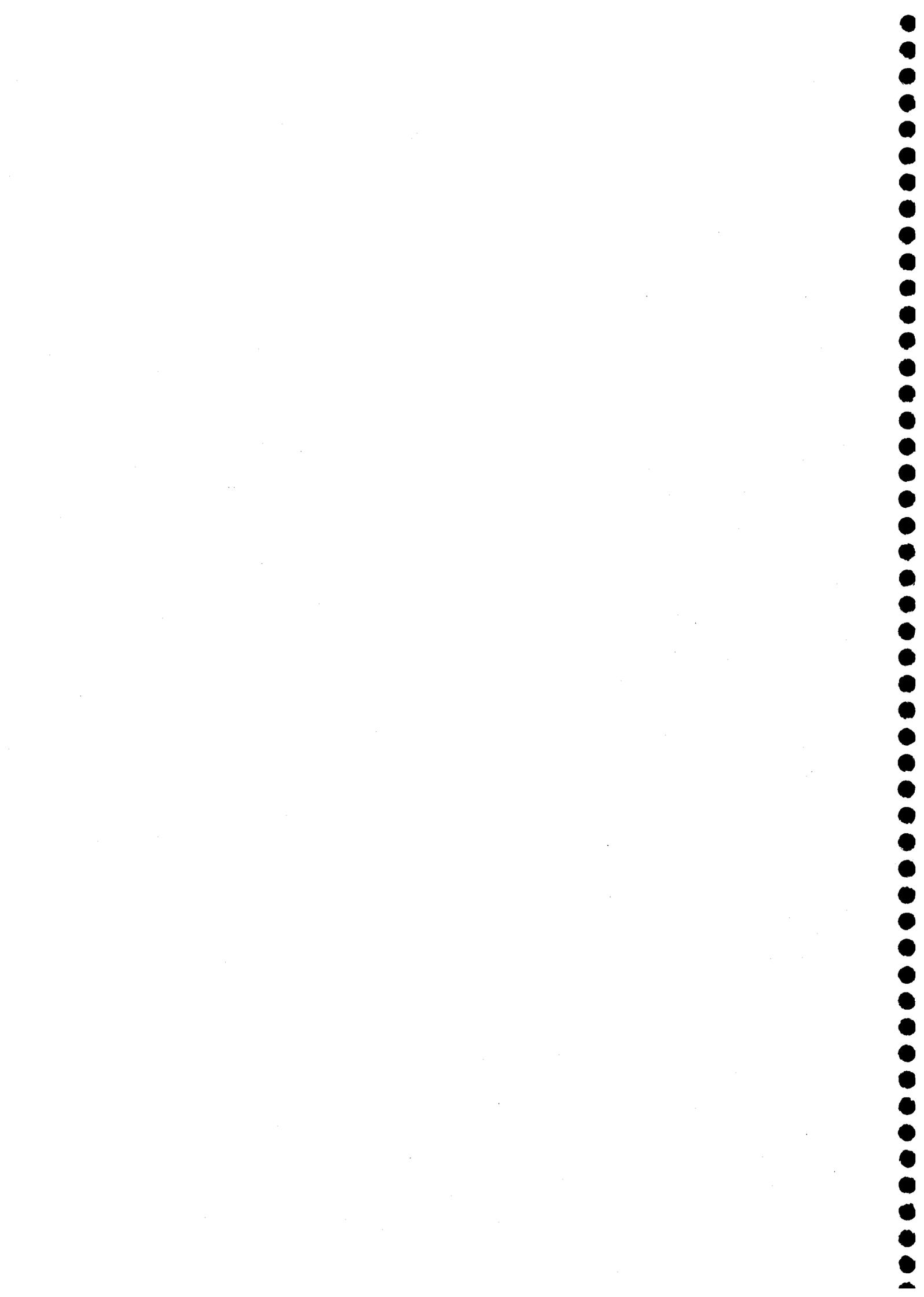
De las especies comunes a la fauna de Sierra Nevada, aunque en otras 1reas, ha sido descrita la emergencia de *N. cinerea* por THOMAS (1969) como bimodal y diurna, en contraste con el 1nico dato que poseemos en nuestro estudio de emergencia en la oscuridad, y la de *L. fusca* por RIEDERER (1985), como exclusivamente nocturna. HYNES (1976) recopil3 informaci3n de varios autores y se1al3 como especies de emergencia nocturna a las del g6nero *Leuctra* y

Capnia entre otras. RIEDERER (1985) señala que muchas especies de plecópteros, entre ellas *I. grammatica*, emergen durante el día. Según este autor, las diferencias entre emergencia diurna o nocturna guardan relación con la época del año en la que se producen, de modo que las especies primaverales serían diurnas, ya que la humedad ambiental sería suficiente para que no se endureciera la cutícula y permitiese al insecto desprenderse de ella, frente a las especies estivales que emergerían de noche para evitar el endurecimiento de la cutícula vieja antes de la muda. Con respecto a las especies invernales, y también relacionado con el grado de humedad, BRINCK (1949) señaló una emergencia bien por la mañana o bien a cualquier hora del día o de la noche.

De cualquier modo, el problema que se presenta al realizar este tipo de estudios en la naturaleza es que al no controlarse otros factores como la temperatura, la humedad relativa, o el viento, no podemos saber si el papel de la luz es determinante o si otros factores son los auténticos responsables de que ocurra la emergencia con preferencia a unas horas y no a otras. En nuestro experimento, en el caso de *C. mitis*, sí podemos concluir que la emergencia está relacionada con la luz y va a depender, al menos en parte, de ella; aunque no se pueda descartar que otros factores puedan ser también responsables en la naturaleza de favorecer la emergencia en unos determinados momentos del día o de la noche, ya que KHOO (1964) encontró en sus estudios en laboratorio que la emergencia ocurría de forma independiente de la luz y lo explicó en relación a otros factores naturales que actuasen como estímulo, tales como la humedad, la temperatura del agua o del aire.



6. BIOMETRÍA



6.1. INTRODUCCIÓN

Dentro del grupo de los Plecópteros, la mayor parte de los estudios biométricos se han realizado sobre los estadios ninfales, fundamentalmente en los estudios de ciclos de vida para determinar el crecimiento basándose en medidas lineales (BUTLER, 1984). Esto se debe a que el crecimiento en el caso de los plec6pteros, como en otros grupos de insectos pterigotas, tiene lugar durante esta etapa de la vida del animal, mientras que en el estado adulto la alimentaci6n puede contribuir al incremento de biomasa del animal pero el tama1o de las estructuras r6gidas no sufre variaci6n de tama1o al no producirse mudas en dicho estado (BEER-STILLER y ZWICK, 1995). De cualquier modo, el tama1o del adulto va a jugar un importante papel en el 6xito reproductor y en la supervivencia del individuo (MOREIRA y PECKARSKY, 1994).

Un aspecto de la biometr6a de los adultos que ha sido frecuentemente tratado en la literatura ha sido la existencia de reducci6n alar. El braquipterismo, el micropterismo o el apterismo aportan beneficios directos a animales de elevadas altitudes que no precisan volar evit6ndoles el peligro de ser arrastrados por el viento (HYNES, 1941), si a esto unimos que muchos son habitantes de lagunas, tampoco precisar6an de alas para realizar vuelos de compensaci6n de la deriva que sufren los huevos y, sobre todo, las ninfas en las aguas corrientes, que justifican los t6picos vuelos aguas arriba por parte de las hembras de plec6pteros. Por otra parte se ha se1alado que en aguas m6s fr6as y/o con menor disponibilidad de alimento los individuos tendr6an m6s limitaciones de desarrollo, y que la atrofia en la musculatura de movimiento alar podr6a beneficiar otros tejidos del cuerpo, haciendo que los individuos tuvieran mayor resistencia al fr6o, una m6s r6pida maduraci6n de las g6nadas o una viabilidad general mayor (COSTELLO, 1988). Tanto el braquipterismo como el micropterismo o el apterismo son caracter6sticas constantes en algunas especies, mientras que en otras constituyen caracteres propios de poblaciones de zonas elevadas o bien ocurren como casos aislados dentro de poblaciones macr6pteras (COSTELLO, 1988). Para algunas especies se ha encontrado la existencia de una correlaci6n en la proporci6n de individuos braqui6pteros en la poblaci6n con la altitud y con la latitud (NEBEKER y GAUFIN, 1967).

Respecto a la variaci6n de tama1o entre poblaciones de una misma especie, se han realizado diversos estudios que han mostrado el papel de la temperatura as6 como de los eventos

ocurridos durante el desarrollo ninfal (SWEENEY, 1984; SWEENEY, VANNOTE y DODDS, 1986; ELLIOTT, 1987; BRITAIN, 1990; BEER-STILLER y ZWICK, 1995), aunque los resultados son, generalmente, bastante puntuales al tratarse de especies concretas, en las que, además, los factores ambientales parecen tener una importancia variable, como mencionamos a continuación. A esto habría que añadir la variabilidad explicada por diferencias genéticas.

La temperatura y la nutrición en el estado de ninfa han sido señalados como dos factores fundamentales por su influencia en el tamaño adulto de los insectos acuáticos (SWEENEY, 1984; SWEENEY, VANNOTE y DODDS, 1986), aunque no podemos descartar la influencia de otros factores abióticos (BEER-STILLER y ZWICK, 1995) o incluso bióticos, como la competencia inter- e intraespecífica, (PECKARSKY y COWAN, 1991).

Generalmente, ha sido señalada una correlación altamente positiva entre la temperatura del agua y el crecimiento en las poblaciones naturales de insectos acuáticos (y también en condiciones de laboratorio) (SWEENEY, 1984). SWEENEY y VANNOTE (1978), WARD y STANDFORD (1982) y otros señalan una fuerte dependencia del tamaño final de muchos insectos acuáticos de las condiciones térmicas del desarrollo larvario. Se ha señalado que la proporción de crecimiento incrementa con la temperatura hasta un máximo determinado por la capacidad fisiológica del organismo, a partir del cual la proporción de crecimiento declina rápidamente (HOGUE y HAWKINS, 1991).

Otro aspecto de interés es que las temperaturas frías parecen deprimir más el grado de maduración que el de crecimiento somático, lo que justifica la aparición de tamaños mayores en individuos al producirse la metamorfosis en zonas frías (HOGUE y HAWKINS, 1991). De cualquier modo, se ha demostrado que en algunas especies de plecópteros, el crecimiento puede ser independiente de la temperatura o estar escasamente influido por ésta (ELLIOTT, 1987; BRITAIN, 1990). No hay que perder de vista que la relación entre el crecimiento y la temperatura es muy compleja, ya que la temperatura afecta directamente a la alimentación, asimilación, respiración, eficiencia de conversión del alimento, cinética enzimática y procesos endocrinos (SWEENEY, 1984). ZWICK (1986) encontró un incremento del tamaño de los ejemplares de una especie de plecóptero (*L. prima*) conforme descendía en altitud, en cuatro puntos de muestreo, a lo largo de 2 km en un mismo arroyo, lo que explicó como un reflejo de las diferencias entre lugares óptimos y subóptimos (con condiciones locales que afectan al

crecimiento), no como un gradiente continuo y descartó la temperatura como responsable de dichas variaciones. Según dicho autor los diferentes grupos de tamaño correspondían a número de estadios larvarios y modos de desarrollo particulares.

HOGUE y HAWKINS (1991) sugerían que el tiempo de crecimiento y diapausa podían interactuar con la temperatura afectando al tamaño individual de los insectos acuáticos, y señalaban que, aunque muchos taxones ectotérmicos en condiciones ambientales más frías los individuos alcanzan un mayor tamaño (hecho comprobado previamente en diversos grupos de animales acuáticos), existen excepciones a este modelo a consecuencia de la existencia de ciertos eventos durante el ciclo de vida que pueden modificar el efecto básico de la temperatura sobre el crecimiento.

Por otra parte, se acepta en general que se produce una disminución del tamaño de los ejemplares, al menos en especies de áreas con cierta temporalidad, conforme avanza el período de vuelo (KHOO, 1964; CARTHER y GAUFIN, 1975; HYNES, 1976; WOLF y ZWICK, 1989; HOGUE y HAWKINS, 1991), aunque en contadas ocasiones ha sido analizado estadísticamente (ZWICK, 1986; FROEHLICH, 1990; MOREIRA y PECKARSKY, 1994) y, en esos casos, se han limitado a estudiar especies puntuales.

Por tanto, y en relación a todo lo anterior, en el presente capítulo pretendemos estudiar, fundamentalmente, las variaciones de tamaño de una misma especie y sexo, tanto entre estaciones como dentro de una estación de muestreo a lo largo del período de vuelo de la especie. Para ello realizamos por primera vez un estudio sobre toda una serie de especies diferentes, tanto en machos como hembras, y a partir de un elevado número de datos sobre cada una de las variables tomadas a cada individuo. De entre dichas variables seleccionamos la longitud del ala y del fémur por ser las medidas más adecuadas para dicho estudio (ver capítulo de Material y Métodos). Además, se aporta información sobre los tamaños medios, máximos y mínimos de distintos parámetros por especie y sexo y la existencia de reducciones alares en las especies estudiadas.

6.2. RESULTADOS BIOMÉTRICOS

6.2.1. *Isoperla grammatica*

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) señalaron un tamaño de 8,5 a 11 mm para los machos y de 8,5 a 12 mm para las hembras en Sierra Nevada, algo menores que sus congéneres europeos. Estos resultados son muy similares a los hallados en nuestro estudio (Tablas 6.1 y 6.2).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|--------|--------|-------|
| MEDIA | 1,889 | 1,646 | 9,483 | 9,071 | 2,160 |
| MÍNIMO | 1,680 | 1,350 | 8,100 | 8,010 | 1,850 |
| MÁXIMO | 2,430 | 2,130 | 11,340 | 11,070 | 2,650 |
| SD | 0,143 | 0,156 | 0,806 | 0,599 | 0,150 |
| SE | 0,022 | 0,024 | 0,123 | 0,091 | 0,023 |

Tabla 6.1. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *I. grammatica* (N= 43).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|--------|--------|-------|
| MEDIA | 2,071 | 1,859 | 10,480 | 10,316 | 2,261 |
| MÍNIMO | 1,730 | 1,450 | 7,830 | 9,180 | 1,750 |
| MÁXIMO | 2,500 | 2,330 | 12,510 | 11,880 | 2,850 |
| SD | 0,166 | 0,195 | 1,104 | 0,643 | 0,190 |
| SE | 0,024 | 0,028 | 0,161 | 0,094 | 0,028 |

Tabla 6.2. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *I. grammatica* (N= 47).

MACHOS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d=0,15195$, $p>0,20$ y K-S, $d=0,15761$, $p>0,20$ respectivamente) por lo que se emplearon tests paramétricos.

Para ambas variables no se encontraron diferencias significativas entre la estación E10 y la estación E11 ($t=1,415769$, $df=41$, $n1=36$; $n2=7$, $p=0,164395$ y $t=1,027052$, $df=41$, $n1=36$, $n2=7$, $p=0,310418$ respectivamente).

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E10, por presentar el mayor número de ejemplares ($n=36$). Se aplicó un test de matrices de correlación que mostró la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares conforme avanza el período de vuelo de la especie, medido tanto como longitud del ala como longitud del fémur, ($r=-0,5829$, $N=36$, $p<0,05$, para el ala; $r=-0,7015$, $N=36$, $p<0,05$, para el fémur).

HEMBRAS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d=0,08740$ $p>0,20$ y K-S, $d=0,11600$, $p>0,20$ respectivamente) por lo que se emplearon tests paramétricos.

Para ambas variables no se encontraron diferencias significativas entre la estación E10 y la estación E11 ($t=1,557323$, $df=45$, $n1=38$; $n2=9$, $p=0,126400$ y $t=1,368618$, $df=45$, $n1=38$, $n2=9$, $p=0,177913$ respectivamente).

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E10, por presentar el mayor número de ejemplares ($n=38$). Se aplicó un test de matrices de correlación que mostró la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido tanto en longitud del ala como en longitud del fémur, conforme avanza el

período de vuelo de la especie ($r = -0,6279$, $N = 38$, $p < 0,05$, para el ala; $r = -0,5331$, $N = 36$, $p < 0,05$, para el fémur).

6.2.2. *Isoperla nevada*

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) indicaron un tamaño de 9 mm (6,8 mm según AUBERT en 1952) para los machos y de 10 mm para las hembras (7 a 11 mm según

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|--------|--------|-------|
| MEDIA | 1,757 | 1,502 | 8,823 | 8,235 | 1,944 |
| MÍNIMO | 1,380 | 1,200 | 6,300 | 2,880 | 0,950 |
| MÁXIMO | 2,130 | 1,900 | 10,800 | 10,080 | 2,350 |
| SD | 0,139 | 0,140 | 0,849 | 0,872 | 0,167 |
| SE | 0,008 | 0,008 | 0,046 | 0,047 | 0,009 |

Tabla 6.3. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *I. nevada* (N= 338).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|--------|--------|-------|
| MEDIA | 1,946 | 1,696 | 9,922 | 9,276 | 2,094 |
| MÍNIMO | 1,500 | 1,300 | 6,930 | 2,970 | 1,600 |
| MÁXIMO | 2,430 | 2,200 | 12,600 | 11,790 | 2,650 |
| SD | 0,175 | 0,178 | 1,075 | 1,042 | 1,192 |
| SE | 0,010 | 0,010 | 0,061 | 0,059 | 0,011 |

Tabla 6.4. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *I. nevada* (N= 314).

la descripción de AUBERT, 1952), resultados muy similares a los hallados en nuestro estudio (Tablas 6.3 y 6.4). En cuanto al tamaño de las alas anteriores, estos autores indicaban que eran cortas, si bien podían ser algo mayores que la longitud indicada por AUBERT (1952), que señaló una longitud de 5,4 a 6,3 mm.

Tras invalidar los caracteres morfológicos externos que servían de distinción entre ambas especies (TIERNO, SÁNCHEZ-ORTEGA y PICAZO-MUÑOZ, 1994), pudimos comprobar que *I. nevada* tenía una distribución más amplia de la que se le atribuía previamente, y que parte del material anteriormente identificado como *I. grammatica* pertenecía realmente a la especie *I. nevada*. Por ello, y a pesar de la existencia de individuos braquípteros (tanto machos como hembras), como muestran los mínimos en longitud de ala, la mayor parte de los individuos de las poblaciones estudiadas en nuestras estaciones de muestreo fueron macrópteros. El braquíptero en esta especie parece ser una adaptación a la vida a elevadas altitudes y no un carácter típico de la especie.

MACHOS

Tanto para la variable ala como para la variable fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,08319$, $p < 0,05$ y K-S, $d= 0,08486$, $p < 0,05$ respectivamente) por lo que se emplearon tests no paramétricos.

Especímenes machos de esta especie fueron capturados en 9 estaciones diferentes, y tan sólo en una de ellas (E8) el número de individuos fue inferior a 5, por lo que efectuamos un test de ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño entre estaciones (E1, E2, E3, E4, E5, E6, E7 y E9). Tanto para la variable ala como para la variable fémur se encontraron diferencias significativas entre las estaciones [$H(7, N= 336) = 53,59719$, $p < 0,0001$ y $H(7, N= 336) = 42,53909$, $p < 0,0001$ respectivamente]. Posteriormente se procedió a efectuar tests de la U de Mann-Whitney para comprobar entre qué estaciones los parámetros medidos eran significativamente distintos (Tablas 6.5 y 6.6).

| ALA | E1 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | E9 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E1 | 1,000 | 0,949 | <i>0,001</i> | <i>0,006</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,608 | <i>0,000</i> |
| E2 | 0,949 | 1,000 | <i>0,043</i> | 0,075 | <i>0,010</i> | <i>0,021</i> | 0,977 | <i>0,021</i> |
| E3 | <i>0,001</i> | <i>0,043</i> | 1,000 | <i>0,025</i> | <i>0,001</i> | 0,404 | <i>0,005</i> | 0,495 |
| E4 | <i>0,006</i> | 0,075 | <i>0,025</i> | 1,000 | 0,144 | 0,059 | <i>0,003</i> | 0,163 |
| E5 | <i>0,000</i> | <i>0,010</i> | <i>0,001</i> | 0,144 | 1,000 | <i>0,006</i> | <i>0,000</i> | 0,905 |
| E6 | <i>0,000</i> | <i>0,021</i> | 0,404 | 0,059 | <i>0,006</i> | 1,000 | <i>0,000</i> | 0,070 |
| E7 | 0,608 | 0,977 | <i>0,005</i> | <i>0,003</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,000</i> |
| E9 | <i>0,000</i> | <i>0,021</i> | 0,495 | 0,163 | 0,905 | 0,070 | <i>0,000</i> | 1,000 |

Tabla 6.5. *I. nevada* (machos). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son (en mm): E1 (9,236), E2 (8,925), E3 (8,424), E4 (7,838), E5 (7,989), E6 (8,296), E7 (8,940) y E9 (8,089).

| FÉM | E1 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | E9 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E1 | 1,000 | 0,699 | <i>0,000</i> | <i>0,003</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,317 | <i>0,001</i> |
| E2 | 0,699 | 1,000 | <i>0,017</i> | 0,055 | <i>0,002</i> | <i>0,010</i> | 0,641 | <i>0,007</i> |
| E3 | <i>0,000</i> | <i>0,017</i> | 1,000 | 0,735 | <i>0,022</i> | 0,693 | <i>0,005</i> | 0,183 |
| E4 | <i>0,003</i> | 0,055 | 0,735 | 1,000 | 0,109 | 0,610 | <i>0,049</i> | 0,230 |
| E5 | <i>0,000</i> | <i>0,002</i> | <i>0,022</i> | 0,109 | 1,000 | <i>0,043</i> | <i>0,000</i> | 0,983 |
| E6 | <i>0,000</i> | <i>0,010</i> | 0,693 | 0,610 | <i>0,043</i> | 1,000 | <i>0,001</i> | 0,271 |
| E7 | 0,317 | 0,641 | <i>0,005</i> | <i>0,049</i> | <i>0,000</i> | <i>0,001</i> | 1,000 | <i>0,001</i> |
| E9 | <i>0,001</i> | <i>0,007</i> | 0,183 | 0,230 | 0,983 | 0,271 | <i>0,001</i> | 1,000 |

Tabla 6.6. *I. nevada* (machos). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación son (en mm): E1 (2,150), E2 (2,108), E3 (1,963), E4 (1,975), E5 (1,906), E6 (1,950), E7 (2,074) y E9 (1,870).

Los resultados indican que existen diferencias, en general, en el tamaño de los ejemplares entre las estaciones estudiadas, aunque no podemos deducir una relación clara entre las variaciones de tamaño detectadas y características de las estaciones como la altitud o la temperatura.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E5, por presentar el mayor número de ejemplares ($n=136$). Se aplicó un análisis de correlación no paramétrico (concretamente la correlación de rangos de Spearman) que mostró la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido tanto en la longitud del ala como en la longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($R=-0,407858$, $N=136$, $p=0,000001$, para el ala; $R=-0,577706$, $N=136$, $p=0,000000$, para el fémur).

HEMRAS

Tanto para la variable ala como para la variable fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d=0,10798$, $p<0,01$ y K-S, $d=0,09298$, $p<0,01$ respectivamente), por lo que se emplearon tests no paramétricos.

Aunque especímenes hembras de esta especie fueron capturados en 9 estaciones diferentes, sólo en 7 de ellas (E2, E3, E4, E5, E6, E7 y E9) el número de individuos fue superior a 5, por lo que efectuamos un test de ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño entre estaciones. Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur se encontraron diferencias significativas entre las estaciones [$H(6, N=308)=24,55404$, $p<0,0004$ y $H(6, N=308)=38,72582$, $p<0,0001$ respectivamente]. Posteriormente se procedió a efectuar tests de la U de Mann-Whitney para ver entre qué estaciones los tamaños, medidos como longitud del ala y longitud del fémur, eran significativamente distintos (Tablas 6.7 y 6.8).

| ALA | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | E9 |
|-----|--------------|--------------|-------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E2 | 1,000 | 0,077 | 0,101 | <i>0,002</i> | <i>0,013</i> | 0,148 | <i>0,008</i> |
| E3 | 0,077 | 1,000 | 0,236 | <i>0,007</i> | <i>0,027</i> | 0,492 | <i>0,010</i> |
| E4 | 0,101 | 0,236 | 1,000 | 0,649 | 0,876 | 0,124 | 0,701 |
| E5 | <i>0,002</i> | <i>0,007</i> | 0,649 | 1,000 | 0,679 | <i>0,002</i> | 0,116 |
| E6 | <i>0,013</i> | <i>0,027</i> | 0,876 | 0,679 | 1,000 | <i>0,012</i> | 0,330 |
| E7 | 0,148 | 0,492 | 0,124 | <i>0,002</i> | <i>0,012</i> | 1,000 | <i>0,006</i> |
| E9 | <i>0,008</i> | <i>0,010</i> | 0,701 | 0,116 | 0,330 | <i>0,006</i> | 1,000 |

Tabla 6.7. *I. nevada* (hembras). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son (en mm): E2 (10,125), E3 (9,601), E4 (9,383), E5 (9,181), E6 (9,176), E7 (9,723) y E9 (9,100).

| FÉM | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | E9 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E2 | 1,000 | <i>0,042</i> | 0,963 | <i>0,007</i> | <i>0,041</i> | 0,414 | <i>0,034</i> |
| E3 | <i>0,042</i> | 1,000 | <i>0,035</i> | <i>0,001</i> | <i>0,014</i> | <i>0,025</i> | <i>0,057</i> |
| E4 | 0,963 | <i>0,035</i> | 1,000 | <i>0,001</i> | <i>0,004</i> | 0,438 | <i>0,009</i> |
| E5 | <i>0,007</i> | <i>0,001</i> | <i>0,001</i> | 1,000 | 0,719 | <i>0,000</i> | 0,717 |
| E6 | <i>0,041</i> | <i>0,014</i> | <i>0,004</i> | 0,719 | 1,000 | <i>0,001</i> | 0,845 |
| E7 | 0,414 | <i>0,025</i> | 0,438 | <i>0,000</i> | <i>0,001</i> | 1,000 | <i>0,006</i> |
| E9 | <i>0,034</i> | <i>0,057</i> | <i>0,009</i> | 0,717 | 0,845 | <i>0,006</i> | 1,000 |

Tabla 6.8. *I. nevada* (hembras). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación son (en mm): E2 (2,258), E3 (2,139), E4 (2,267), E5 (2,040), E6 (2,066), E7 (2,218) y E9 (2,080).

Los resultados indican que existen diferencias, en general, en el tamaño de los ejemplares entre las estaciones estudiadas, aunque, al igual que en el caso de los machos, no podemos deducir una relación clara entre las variaciones de tamaño detectadas y características de las estaciones como la altitud o la temperatura.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E5, por presentar el mayor número de ejemplares ($n= 121$). Se aplicó un análisis de correlación no paramétrico (la correlación de rangos de Spearman), que mostró la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido tanto como longitud del ala como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($R= -0,509404$, $N= 121$, $p= 0,000000$, para el ala; $R= -0,619572$, $N= 121$, $p= 0,000000$, para el fémur).

6.2.3. Perla marginata

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) señalaron un tamaño de 12,5 a 17 mm para los machos y de 18,5 a 24,1 para las hembras en Sierra Nevada, con una longitud de ala anterior de 18,5-24 mm para los machos y de 23-25 mm para las hembras, estas últimas medidas ligeramente superiores a las halladas en nuestro estudio (Tablas 6.9 y 6.10).

El bajo número de ejemplares capturados no nos permite analizar posibles variaciones en el tamaño entre estaciones o a lo largo del período de vuelo de la especie.

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|--------|--------|-------|
| MEDIA | 3,567 | 3,167 | 16,920 | 15,900 | 5,217 |
| MÍNIMO | 3,400 | 2,950 | 15,570 | 14,940 | 4,450 |
| MÁXIMO | 3,650 | 3,300 | 18,540 | 16,650 | 5,700 |
| SD | 0,144 | 0,189 | 1,503 | 0,874 | 0,671 |
| SE | 0,083 | 0,109 | 0,869 | 0,504 | 0,388 |

Tabla 6.9. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *P. marginata* ($N= 3$).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|---------------|----------------|--------------|------------|--------------|
| MEDIA | 4,300 | 4,063 | 20,520 | 20,925 | 5,063 |
| MÍNIMO | 4,150 | 3,550 | 19,080 | 19,980 | 4,950 |
| MÁXIMO | 4,400 | 4,400 | 22,770 | 22,770 | 5,220 |
| SD | 0,108 | 0,382 | 1,648 | 1,295 | 0,135 |
| SE | 0,054 | 0,191 | 0,824 | 0,647 | 0,068 |

Tabla 6.10. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *P. marginata* (N= 4).

6.2.4. Chloroperla nevada

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) indicaron un tamaño de 6 a 6,5 mm para los machos y de 6 a 7 para las hembras en Sierra Nevada, con una longitud de ala anterior de 6-7 mm en los machos y 7,2-7,4 mm en las hembras, resultados muy similares a los hallados en nuestro estudio (Tablas 6.11 y 6.12).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|---------------|----------------|--------------|------------|--------------|
| MEDIA | 0,979 | 0,846 | 6,259 | 6,341 | 1,446 |
| MÍNIMO | 0,830 | 0,700 | 4,860 | 5,490 | 1,250 |
| MÁXIMO | 1,130 | 1,080 | 8,100 | 7,380 | 1,750 |
| SD | 0,048 | 0,058 | 0,598 | 0,354 | 0,087 |
| SE | 0,003 | 0,004 | 0,043 | 0,025 | 0,006 |

Tabla 6.11. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *C. nevada* (N= 197).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|-------|-------|-------|
| MEDIA | 1,107 | 0,932 | 7,188 | 7,070 | 1,491 |
| MÍNIMO | 0,930 | 0,680 | 5,140 | 6,030 | 1,250 |
| MÁXIMO | 1,500 | 1,150 | 9,270 | 8,820 | 1,750 |
| SD | 0,624 | 0,069 | 0,704 | 0,413 | 0,103 |
| SE | 0,041 | 0,005 | 0,046 | 0,027 | 0,007 |

Tabla 6.12. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *C. nevada* (N= 230).

MACHOS

Para la variable ala los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,07877$, $p < 0,20$), por lo que se emplearon tests paramétricos; mientras que para la variable fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,14021$, $p < 0,01$), por lo que se emplearon tests no paramétricos.

Aunque especímenes machos de esta especie fueron capturados en casi todas las estaciones (salvo las E4, E10 y E11), sólo en 6 de ellas (E2, E3, E5, E6, E7 y E9) el número de individuos fue superior a 5, por lo que efectuamos un test de ANOVA de una vía para comprobar la existencia de variaciones en tamaño del ala entre estaciones [se encontraron diferencias significativas; $F(df= 5, 185)= 9,158841$, $p < 0,000001$] y un test de ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño del fémur entre estaciones [también resultaron significativas dichas variaciones; $H(5, N= 191)= 51,84725$, $p < 0,000001$]. Posteriormente se procedió a efectuar un test de LSD y tests de la U de Mann-Withney para comprobar entre qué estaciones los tamaños, medidos como longitud del ala y longitud del fémur respectivamente, eran significativamente distintos (Tablas 6.13 y 6.14).

| ALA | E2 | E3 | E5 | E6 | E7 | E9 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E2 | 1,000 | <i>0,013</i> | <i>0,000</i> | <i>0,027</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E3 | <i>0,013</i> | 1,000 | <i>0,001</i> | 0,451 | <i>0,008</i> | <i>0,003</i> |
| E5 | <i>0,000</i> | <i>0,001</i> | 1,000 | 0,084 | 0,371 | 0,761 |
| E6 | <i>0,027</i> | 0,451 | 0,084 | 1,000 | 0,279 | 0,138 |
| E7 | <i>0,000</i> | <i>0,008</i> | 0,371 | 0,279 | 1,000 | 0,565 |
| E9 | <i>0,000</i> | <i>0,003</i> | 0,761 | 0,138 | 0,565 | 1,000 |

Tabla 6.13. *C. nevada* (machos). Test de LSD entre parejas de estaciones. El número entre paréntesis representa el valor medio para cada estación (en mm). En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son (en mm): E2 (6,132), E3 (6,284), E5 (6,565), E6 (6,360), E7 (6,480) y E9 (6,534).

| FÉM | E2 | E3 | E5 | E6 | E7 | E9 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E2 | 1,000 | <i>0,049</i> | <i>0,001</i> | 0,380 | <i>0,000</i> | <i>0,002</i> |
| E3 | <i>0,049</i> | 1,000 | <i>0,014</i> | <i>0,047</i> | <i>0,000</i> | <i>0,039</i> |
| E5 | <i>0,001</i> | <i>0,014</i> | 1,000 | <i>0,005</i> | 0,175 | 0,633 |
| E6 | 0,380 | <i>0,047</i> | <i>0,005</i> | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,012</i> |
| E7 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,175 | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,047</i> |
| E9 | <i>0,002</i> | <i>0,039</i> | 0,633 | <i>0,012</i> | <i>0,047</i> | 1,000 |

Tabla 6.14. *C. nevada* (machos). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. El número entre paréntesis representa el valor medio para cada estación (en mm). En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación son (en mm): E2 (1,402), E3 (1,429), E5 (1,497), E6 (1,392), E7 (1,518) y E9 (1,473).

Los resultados indican que existen diferencias, en general, en el tamaño de los ejemplares entre las estaciones estudiadas, y parece existir una relación entre las variaciones de tamaño detectadas y características de las estaciones como la altitud o la temperatura del agua, de modo que en estaciones como E7 y E9, que se hallan a mayor altitud y presentan una temperatura media del agua superior, los individuos presentan un mayor tamaño que otras como E2 y E3, de menor altitud y con temperaturas medias del agua más frías, aunque la estación E5 constituye una excepción al respecto.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E3, por presentar el mayor número de ejemplares ($n=60$). Se aplicó un análisis de matrices de correlación paramétrico (r de Pearson) para la variable longitud del ala y un análisis de correlación no paramétrico en el caso de la variable fémur (correlación de rangos de Spearman), que mostraron la existencia de una marcada disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($r=-0,47778$, $N=60$, $p<0,05$, para el ala; $R=-0,502380$, $N=60$, $p=0,000043$, para el fémur).

HEMBRAS

De modo contrario a como ocurría en los machos, para la variable longitud del ala los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d=0,13398$, $p<0,01$), por lo que se emplearon tests no paramétricos; mientras que para la variable longitud del fémur los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d=0,08447$, $p<0,10$) por lo que se emplearon tests paramétricos.

Aunque especímenes hembra de esta especie fueron capturados en casi todas las estaciones (salvo en las E4, E10 y E11), sólo en 7 de ellas (E2, E3, E5, E6, E7, E8 y E9) el número de individuos fue superior a 5, por lo que efectuamos un test de ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño del ala entre estaciones [$H(6, N=228)=58,06544$, $p<0,00001$], y un test de ANOVA de una vía para comprobar la existencia de

| ALA | E2 | E3 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E2 | 1,000 | 0,792 | <i>0,006</i> | 0,501 | <i>0,005</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E3 | 0,792 | 1,000 | <i>0,003</i> | 0,407 | <i>0,002</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E5 | <i>0,006</i> | <i>0,003</i> | 1,000 | <i>0,007</i> | 0,438 | <i>0,008</i> | <i>0,009</i> |
| E6 | 0,501 | 0,407 | <i>0,007</i> | 1,000 | <i>0,004</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E7 | <i>0,005</i> | <i>0,002</i> | 0,438 | <i>0,004</i> | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E8 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,008</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | 0,307 |
| E9 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,009</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,307 | 1,000 |

Tabla 6.15. *C. nevada* (hembras). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son (en mm): E2 (6,924), E3 (6,935), E5 (7,187), E6 (6,835), E7 (7,097), E8 (7,695) y E9 (7,564).

| FÉM | E2 | E3 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E2 | 1,000 | 0,735 | 0,286 | 0,248 | <i>0,001</i> | <i>0,003</i> | <i>0,000</i> |
| E3 | 0,735 | 1,000 | 0,141 | 0,329 | <i>0,000</i> | <i>0,001</i> | <i>0,000</i> |
| E5 | 0,286 | 0,141 | 1,000 | 0,053 | <i>0,044</i> | <i>0,017</i> | <i>0,000</i> |
| E6 | 0,248 | 0,329 | 0,053 | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,001</i> | <i>0,000</i> |
| E7 | <i>0,001</i> | <i>0,000</i> | <i>0,044</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | 0,176 | <i>0,002</i> |
| E8 | <i>0,003</i> | <i>0,001</i> | <i>0,017</i> | <i>0,001</i> | 0,176 | 1,000 | 0,576 |
| E9 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,002</i> | 0,576 | 1,000 |

Tabla 6.16. *C. nevada* (hembras). Test de LSD entre parejas de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación son (en mm): E2 (1,463), E3 (1,457), E5 (1,485), E6 (1,432), E7 (1,529), E8 (1,583) y E9 (1,607).

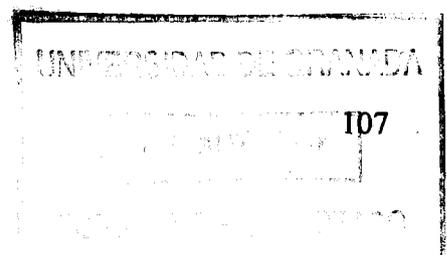
variaciones en tamaño del fémur entre estaciones [$F(df= 6, 221)= 11,15591, p< 0,00001$]. Ambos fueron significativos. Posteriormente se procedió a efectuar tests de la U de Mann-Withney en el primer caso y un test de LSD en el segundo para comprobar entre qué estaciones los tamaños, medidos como longitud del ala y como longitud del fémur, eran significativamente distintos (Tablas 6.15 y 6.16).

Los resultados indican que existen diferencias, en general, en el tamaño de los ejemplares entre las estaciones estudiadas, y parece existir una relación entre las variaciones de tamaño detectadas y características de las estaciones como la altitud o la temperatura del agua. Así en las estaciones E8 y E9, las más altas y con temperaturas medias del agua más cálidas, los individuos presentaron un mayor tamaño que en las restantes estaciones.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió también la estación E3, por presentar el mayor número de ejemplares ($n= 67$). Se aplicó un análisis de correlación no paramétrico en el caso de la longitud del ala (correlación de rangos de Spearman), y un análisis paramétrico de matrices de correlación (r de Pearson) para la variable longitud del fémur, que mostraron la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($R= -0,516289, N= 67, p= 0,000008$, para el ala; $r= -0,6782, N= 67, p< 0,05$, para el fémur).

6.2.5. *Amphinemura triangularis*

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) señalaron un tamaño de 4,8 a 6,2 mm para los machos y de 6,1 a 7,6 para las hembras en Sierra Nevada, con una longitud de ala anterior de 6,4 a 7,1 mm en los machos y de 7,3 a 8,6 en las hembras, comprendidos dentro de los márgenes encontrados en nuestro estudio (Tablas 6.17 y 6.18).



| | CABEZA | PRONOTO | LONG | ALA | FÉMUR |
|---------------|---------------|----------------|-------------|------------|--------------|
| MEDIA | 1,138 | 0,980 | 5,701 | 6,563 | 1,819 |
| MÍNIMO | 0,950 | 0,750 | 4,230 | 5,670 | 1,250 |
| MÁXIMO | 1,300 | 1,300 | 6,930 | 7,290 | 2,050 |
| SD | 0,059 | 0,072 | 0,488 | 0,320 | 0,116 |
| SE | 0,004 | 0,004 | 0,030 | 0,020 | 0,007 |

Tabla 6.17. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *A. triangularis* (N= 258).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG | ALA | FÉMUR |
|---------------|---------------|----------------|-------------|------------|--------------|
| MEDIA | 1,288 | 1,178 | 6,916 | 7,895 | 2,021 |
| MÍNIMO | 1,100 | 0,930 | 4,770 | 6,660 | 0,750 |
| MÁXIMO | 1,650 | 1,530 | 9,630 | 8,910 | 2,450 |
| SD | 0,076 | 0,100 | 0,709 | 0,422 | 0,185 |
| SE | 0,005 | 0,006 | 0,042 | 0,025 | 0,011 |

Tabla 6.18. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *A. triangularis* (N= 281).

MACHOS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,007962$, $p< 0,05$ y K-S, $d= 0,10147$, $p< 0,05$ respectivamente) por lo que se emplearon tests no paramétricos.

| ALA | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E5 | 1,000 | 0,506 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E6 | 0,506 | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E7 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,009</i> | <i>0,000</i> |
| E8 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,009</i> | 1,000 | <i>0,000</i> |
| E9 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 |

Tabla 6.19. *A. triangularis* (machos). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. El número entre paréntesis representa el valor medio para cada estación en mm. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son (en mm): E5 (6,288), E6 (6,331), E7 (6,799), E8 (6,894) y E9 (6,598).

| FÉMUR | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 |
|-------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E5 | 1,000 | 0,316 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E6 | 0,316 | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E7 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,003</i> | <i>0,045</i> |
| E8 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,003</i> | 1,000 | <i>0,000</i> |
| E9 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,045</i> | <i>0,000</i> | 1,000 |

Tabla 6.20. *A. triangularis* (machos). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. El número entre paréntesis representa el valor medio para cada estación en mm. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación son (en mm): E5 (1,722), E6 (1,736), E7 (1,879), E8 (1,940) y E9 (1,841).

Aunque especímenes machos de esta especie fueron capturados en 8 estaciones diferentes, tan sólo en 5 de ellas (E5, E6, E7, E8 y E9) el número de individuos fue superior a 5, por lo que efectuamos un test de ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño entre estaciones. Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur se encontraron diferencias significativas entre las estaciones [$H(4, N=254) = 142,1043$, $p < 0,00001$ y $H(4, N=254) = 140,6976$, $p < 0,00001$ respectivamente]. Posteriormente se procedió a efectuar tests de la U de Mann-Whitney para comprobar entre qué estaciones los tamaños, medidos como longitud del ala y como longitud del fémur, eran significativamente distintos (Tablas 6.19 y 6.20).

Los resultados indican que salvo entre las estaciones E5 y E6, para todas las demás analizadas existen diferencias significativas en el tamaño del ala y del fémur y se aprecia una relación directa con la altitud y la temperatura del agua, de modo que los especímenes de las estaciones E7, E8 y E9, las más altas y con aguas con temperaturas más cálidas, presentan mayor tamaño medio del ala y del fémur que los de estaciones E5 y E6, de menor altitud y aguas más frías.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E9, por presentar el mayor número de ejemplares ($n = 72$). Se aplicó un análisis de correlación no paramétrico (correlación de rangos de Spearman), que mostró la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($R = -0,398248$, $N = 72$, $p = 0,000531$, para el ala; $R = -0,337069$, $N = 72$, $p = 0,003788$, para el fémur).

HEMBRAS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d = 0,14125$, $p < 0,01$ y K-S, $d = 0,08828$, $p < 0,05$ respectivamente) por lo que se emplearon tests no paramétricos.

| ALA | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E5 | 1,000 | 0,103 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E6 | 0,103 | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E7 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,033</i> | <i>0,000</i> |
| E8 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,033</i> | 1,000 | <i>0,000</i> |
| E9 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 |

Tabla 6.21. *A. triangularis* (hembras). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. El número entre paréntesis representa el valor medio para cada estación en mm. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son (en mm): E5 (7,617), E6 (7,500), E7 (8,212), E8 (8,343) y E9 (7,813).

| FÉMUR | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 |
|-------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E5 | 1,000 | 0,590 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E6 | 0,590 | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E7 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,036</i> | <i>0,000</i> |
| E8 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,036</i> | 1,000 | <i>0,000</i> |
| E9 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 |

Tabla 6.22. *A. triangularis* (hembras). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. El número entre paréntesis representa el valor medio para cada estación en mm. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación son (en mm): E5 (1,911), E6 (1,878), E7 (2,116), E8 (2,164) y E9 (2,023).

Aunque especímenes hembras de esta especie fueron capturados en 6 estaciones diferentes, sólo en 5 de ellas (E5, E6, E7, E8 y E9) el número de individuos fue superior a 5, por lo que efectuamos un test de ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño entre estaciones. Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur se encontraron diferencias significativas entre las estaciones [H (4, N= 279)= 151,1763, $p < 0,00001$ y H (4, N= 279)= 129,8788, $p < 0,00001$ respectivamente]. Posteriormente se procedió a efectuar tests de la U de Mann-Withney para comprobar entre qué estaciones los tamaños, medidos como longitud del ala y como longitud del fémur, eran significativamente distintos (Tablas 6.21 y 6.22).

Los resultados indican, como en el caso de los machos, que, salvo entre las estaciones E5 y E6, para todas las demás analizadas existen diferencias significativas en el tamaño del ala y del fémur, y se aprecia una relación directa con la altitud y la temperatura del agua, de modo que los especímenes de estaciones E7, E8 y E9, las más altas y con temperaturas del agua más cálidas, presentan mayor tamaño medio del ala y del fémur que los de las estaciones E5 y E6, de menor altitud y con temperaturas medias del agua más frías.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E9, por presentar el mayor número de ejemplares ($n = 75$). Se aplicó un análisis de correlación no paramétrico (correlación de rangos de Spearman), que mostró la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($R = -0,506518$, $N = 75$, $p = 0,000004$, para el ala; $R = -0,312388$, $N = 75$, $p = 0,006361$, para el fémur).

6.2.6. Protonemura alcazaba

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) indicaron un tamaño de 5,5 a 6,5 mm para los machos y de 6,5 a 8 mm para las hembras en Sierra Nevada, con una longitud de ala anterior de 7 a 8,5 mm en los machos y de 8,5 a 9,5 mm en las hembras, muy similares a los datos hallados en nuestro estudio (Tablas 6.23 y 6.24).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|-------|-------|-------|
| MEDIA | 1,368 | 1,207 | 6,561 | 8,001 | 2,290 |
| MÍNIMO | 1,250 | 1,080 | 5,580 | 7,560 | 2,100 |
| MÁXIMO | 1,480 | 1,400 | 7,920 | 8,640 | 2,450 |
| SD | 0,066 | 0,101 | 0,671 | 0,248 | 0,087 |
| SE | 0,014 | 0,022 | 0,146 | 0,054 | 0,019 |

Tabla 6.23. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *P. alcazaba* (N= 21).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|-------|--------|-------|
| MEDIA | 1,592 | 1,531 | 8,468 | 9,550 | 2,582 |
| MÍNIMO | 1,400 | 1,250 | 6,660 | 8,820 | 2,200 |
| MÁXIMO | 1,750 | 1,750 | 9,990 | 10,350 | 2,900 |
| SD | 0,880 | 0,113 | 0,850 | 0,456 | 0,174 |
| SE | 0,015 | 0,019 | 0,146 | 0,078 | 0,030 |

Tabla 6.24. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *P. alcazaba* (N= 34).

MACHOS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,15288$, $p > 0,20$ y K-S, $d= 0,17896$, $p > 0,20$ respectivamente), por lo que se emplearon tests paramétricos.

Aunque especímenes machos de esta especie fueron capturados en 4 estaciones diferentes, tan sólo en una de ellas (E7) el número de individuos fue superior a 5, por lo que no efectuamos un test para comprobar variaciones en tamaño entre estaciones.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió dicha estación (E7), por presentar el mayor número de ejemplares ($n=15$). Se aplicó un test de matrices de correlación que mostró la inexistencia de una variación significativa del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($r=0,05983$, $N=15$, $p>0,05$, para el ala; $r=0,18219$, $N=15$, $p>0,05$, para el fémur).

HEMBRAS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d=0,12273$ $p>0,20$ y K-S, $d=0,11766$, $p>0,20$ respectivamente) por lo que se emplearon tests paramétricos.

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur no se encontraron diferencias significativas entre la estación E7 y la estación E9, únicas estaciones con un número de ejemplares superior a 5, ($t=-0,025340$, $df=28$, $n_1=21$; $n_2=9$, $p=0,979964$ y $t=0,636900$, $df=28$, $n_1=21$, $n_2=9$, $p=0,529363$ respectivamente).

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E7, por presentar el mayor número de ejemplares ($n=21$). Se aplicó un test de matrices de correlación que mostró la existencia de un aumento progresivo del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($r=0,45508$, $N=21$, $p<0,05$, para el ala; $r=0,51235$, $N=21$, $p<0,05$, para el fémur). Este aumento corresponde con un mayor tamaño de los ejemplares que vuelan en los meses otoñales en relación a los que lo hacían durante los meses primaverales.

6.2.7. *Protonemura meyeri*

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) señalaron un tamaño de 5 a 8 mm para los machos y de 6 a 10 mm para las hembras en Sierra Nevada, con una longitud de ala anterior de 6,5-8,5 mm en los machos y de 7,5 a 10 en las hembras, medidas comprendidas dentro de los márgenes encontrados en nuestro estudio (Tablas 6.25 y 6.26).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG | ALA | FÉMUR |
|--------|--------|---------|-------|-------|-------|
| MEDIA | 1,387 | 1,255 | 6,736 | 7,878 | 2,157 |
| MÍNIMO | 1,150 | 1,000 | 4,410 | 6,210 | 1,350 |
| MÁXIMO | 1,600 | 1,530 | 8,640 | 9,090 | 2,450 |
| SD | 0,079 | 0,101 | 0,796 | 0,521 | 0,160 |
| SE | 0,005 | 0,007 | 0,054 | 0,036 | 0,011 |

Tabla 6.25. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *P. meyeri* (N= 215).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|--------|--------|---------|--------|--------|-------|
| MEDIA | 1,592 | 1,507 | 8,338 | 9,435 | 2,356 |
| MÍNIMO | 1,330 | 1,180 | 5,760 | 8,010 | 1,850 |
| MÁXIMO | 1,900 | 2,000 | 11,160 | 10,800 | 2,650 |
| SD | 0,098 | 0,137 | 1,039 | 0,605 | 0,164 |
| SE | 0,008 | 0,011 | 0,080 | 0,047 | 0,013 |

Tabla 6.26. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *P. meyeri* (N= 169).

MACHOS

Para la variable longitud del ala, los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d=0,08612$, $p<0,10$), por lo que se emplearon tests paramétricos; mientras que para la variable longitud del fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d=0,10447$, $p<0,05$), por lo que se emplearon tests no paramétricos.

Aunque especímenes machos de esta especie fueron capturados en casi todas las estaciones (salvo en E4), en 8 de ellas (E3, E5, E6, E7, E8, E9, E10 y E11) el número de individuos fue superior a 5, por lo que efectuamos un test de ANOVA de una vía para comprobar la existencia de variaciones en tamaño del ala entre estaciones [y se encontraron diferencias significativas $F(df=7, 198)=9,946120$, $p<0,000001$] y un test de ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño del fémur entre estaciones [e igualmente resultaron significativas dichas variaciones $H(7, N=206)=77,07130$, $p=0,0000$]. Posteriormente se procedió a efectuar un test de LSD y tests de la U de Mann-Whitney para comprobar entre qué estaciones los tamaños, medidos como longitud del ala y como longitud del fémur respectivamente, eran significativamente distintos (Tablas 6.27 y 6.28).

Los resultados indican que existen diferencias, en general, en el tamaño de los ejemplares entre las estaciones estudiadas, y parece existir una relación entre las variaciones de tamaño detectadas y la altitud de las estaciones. Así en estaciones más altas los individuos presentan un mayor tamaño. Esto resulta más patente en el caso de la variable longitud del ala en las estaciones E10 y E11 (las de menor altitud), que presentan tallas menores significativamente que en el resto (salvo en la E5 en la que no fue significativa la diferencia).

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E11, por presentar el mayor número de ejemplares ($n=51$). Se aplicó un análisis de matrices de correlación paramétrico (r de Pearson) para la variable longitud del ala y un análisis de correlación no paramétrico en el caso del fémur (correlación de rangos de Spearman), que mostraron la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la

| ALA | E3 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 | E11 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E3 | 1,000 | 0,286 | 0,421 | 0,366 | 0,978 | 0,359 | <i>0,036</i> | <i>0,003</i> |
| E5 | 0,286 | 1,000 | 0,648 | <i>0,009</i> | 0,163 | <i>0,002</i> | 0,132 | <i>0,003</i> |
| E6 | 0,421 | 0,648 | 1,000 | <i>0,018</i> | 0,277 | <i>0,004</i> | <i>0,049</i> | <i>0,000</i> |
| E7 | 0,366 | <i>0,009</i> | <i>0,018</i> | 1,000 | 0,281 | 0,918 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E8 | 0,977 | 0,163 | 0,277 | 0,281 | 1,000 | 0,249 | <i>0,010</i> | <i>0,000</i> |
| E9 | 0,359 | <i>0,002</i> | <i>0,004</i> | 0,918 | 0,249 | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E10 | <i>0,036</i> | 0,132 | <i>0,049</i> | <i>0,000</i> | <i>0,010</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | 0,417 |
| E11 | <i>0,003</i> | <i>0,003</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,417 | 1,000 |

Tabla 6.27. *P. meyeri* (machos). Test de LSD entre parejas de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado con cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son: E3 (8,033), E5 (7,833), E6 (7,888), E7 (8,211), E8 (8,038), E9 (8,197), E10 (7,608) y E11 (7,498).

| FÉM. | E3 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 | E11 |
|------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E3 | 1,000 | 0,128 | 0,086 | <i>0,047</i> | 0,066 | <i>0,014</i> | 0,519 | <i>0,006</i> |
| E5 | 0,128 | 1,000 | 0,994 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,058 | 0,215 |
| E6 | 0,086 | 0,994 | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,038</i> | 0,142 |
| E7 | <i>0,047</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | 0,305 | 0,589 | 0,748 | <i>0,000</i> |
| E8 | 0,066 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,305 | 1,000 | 0,416 | 0,489 | <i>0,000</i> |
| E9 | <i>0,014</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,589 | 0,416 | 1,000 | 0,467 | <i>0,000</i> |
| E10 | 0,519 | 0,058 | <i>0,038</i> | 0,748 | 0,489 | 0,467 | 1,000 | <i>0,006</i> |
| E11 | <i>0,006</i> | 0,215 | 0,142 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,006</i> | 1,000 |

Tabla 6.28. *P. meyeri* (machos). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado con cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación en mm son: E3 (2,181), E5 (2,100), E6 (2,099), E7 (2,259), E8 (2,278), E9 (2,272), E10 (2,173) y E11 (2,052).

especie ($r=-0,5338$, $N= 51$, $p< 0,05$ para el ala; $R= -0,579640$, $N= 51$, $p= 0,000008$ para el fémur).

HEMBRAS

En el caso de las hembras tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,07823$, $p> 0,20$ para el ala; K-S, $d= 0,09439$, $p<0,10$ para el fémur), por lo que se emplearon tests paramétricos.

Aunque especímenes hembra de esta especie fueron capturados en todas las estaciones, en 9 de ellas (todas salvo E2 y E4) el número de individuos fue superior a 5, por lo que efectuamos tests de ANOVA de una vía para comprobar la existencia de variaciones en tamaño del ala y el fémur entre estaciones [$F(df= 8, 154)= 7,324598$, $p< 0,00001$ para el ala; $F(df= 8, 154)= 5,797294$, $p= 0,000002$ para el fémur] y éstas fueron significativas. Posteriormente se procedió a efectuar un test de LSD en ambos casos para comprobar entre qué estaciones los tamaños, medidos como longitud del ala y como longitud del fémur, eran significativamente distintos (Tablas 6.29 y 6.30).

Los resultados indican que existen diferencias, en general, en el tamaño de los ejemplares entre las estaciones estudiadas, y parece existir una relación entre las variaciones de tamaño detectadas y la altitud de las estaciones, como en el caso de los machos de esta especie. Así en estaciones más altas los individuos presentan un mayor tamaño.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió, como en el caso de los machos, la estación E11 por presentar el mayor número de ejemplares ($n= 37$). Se aplicaron análisis de matrices de correlación paramétricos (r de Pearson) para las variables longitud del ala y longitud del fémur, que no mostraron la existencia de aumento ni disminución progresiva del tamaño de los ejemplares conforme avanza el período de vuelo de la especie ($r=-0,2795$, $N= 37$, $p> 0,05$ para el ala; $r= -0,3185$, $N= 37$, $p> 0,05$ para el fémur).

| ALA | E1 | E3 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 | E11 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E1 | 1,000 | 0,777 | 0,306 | 0,490 | 0,211 | 0,718 | 0,612 | <i>0,024</i> | <i>0,018</i> |
| E3 | 0,777 | 1,000 | 0,392 | 0,653 | 0,057 | 0,437 | 0,347 | <i>0,020</i> | <i>0,012</i> |
| E5 | 0,306 | 0,392 | 1,000 | 0,575 | <i>0,001</i> | 0,070 | <i>0,048</i> | 0,092 | 0,063 |
| E6 | 0,490 | 0,653 | 0,575 | 1,000 | <i>0,002</i> | 0,141 | 0,099 | <i>0,016</i> | <i>0,004</i> |
| E7 | 0,211 | 0,057 | <i>0,001</i> | <i>0,002</i> | 1,000 | 0,239 | 0,351 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E8 | 0,718 | 0,437 | 0,070 | 0,141 | 0,239 | 1,000 | 0,848 | <i>0,001</i> | <i>0,000</i> |
| E9 | 0,612 | 0,347 | <i>0,048</i> | <i>0,099</i> | 0,351 | 0,848 | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E10 | <i>0,024</i> | <i>0,020</i> | 0,092 | <i>0,016</i> | <i>0,000</i> | <i>0,001</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | 0,869 |
| E11 | <i>0,018</i> | <i>0,012</i> | 0,063 | <i>0,004</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,869 | 1,000 |

Tabla 6.29. *P. meyeri* (hembras). Test de LSD entre parejas de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado con cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son: E1 (9,600), E3 (9,522), E5 (9,338), E6 (9,433), E7 (9,903), E8 (9,694), E9 (9,734), E10 (9,012) y E11 (9,039).

| FÉM | E1 | E3 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 | E11 |
|-----|-------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E1 | 1,000 | 0,778 | 0,609 | 0,357 | 0,059 | 0,266 | 0,438 | 0,627 | 0,155 |
| E3 | 0,778 | 1,000 | 0,334 | 0,132 | 0,056 | 0,337 | 0,572 | 0,352 | <i>0,031</i> |
| E5 | 0,609 | 0,334 | 1,000 | 0,587 | <i>0,001</i> | <i>0,033</i> | 0,094 | 0,978 | 0,202 |
| E6 | 0,357 | 0,132 | 0,587 | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,004</i> | <i>0,020</i> | 0,574 | 0,412 |
| E7 | 0,059 | 0,056 | <i>0,001</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | 0,339 | 0,161 | <i>0,001</i> | <i>0,000</i> |
| E8 | 0,266 | 0,377 | <i>0,033</i> | <i>0,004</i> | 0,339 | 1,000 | 0,677 | <i>0,038</i> | <i>0,000</i> |
| E9 | 0,438 | 0,572 | <i>0,094</i> | <i>0,020</i> | 0,161 | 0,677 | 1,000 | 0,104 | <i>0,002</i> |
| E10 | 0,627 | 0,352 | 0,978 | 0,574 | <i>0,001</i> | <i>0,038</i> | 0,104 | 1,000 | 0,201 |
| E11 | 0,155 | <i>0,031</i> | 0,202 | 0,412 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,002</i> | 0,201 | 1,000 |

Tabla 6.30. *P. meyeri* (hembras). Test de LSD entre parejas de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado con cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación son: E1 (2,358), E3 (2,380), E5 (2,322), E6 (2,296), E7 (2,487), E8 (2,439), E9 (2,415), E10 (2,323) y E11 (2,265).

6.2.8. Nemoura cinerea

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) indicaron un tamaño de 6 a 8,1 mm para los machos y de 6,4 a 11 mm para las hembras en Sierra Nevada, comprendidos dentro de los márgenes encontrados en nuestro estudio (Tablas 6.31 y 6.32).

El bajo número de ejemplares capturados no nos permite analizar posibles variaciones en el tamaño entre estaciones o a lo largo del período de vuelo de esta especie.

| | CABEZA | PRONOTO | LONG | ALA | FÉMUR |
|---------------|---------------|----------------|-------------|------------|--------------|
| MEDIA | 1,503 | 1,327 | 7,080 | 7,080 | 2,167 |
| MÍNIMO | 1,430 | 1,230 | 6,390 | 6,750 | 2,100 |
| MÁXIMO | 1,630 | 1,450 | 8,190 | 7,470 | 2,300 |
| SD | 0,110 | 0,112 | 0,971 | 0,364 | 0,115 |
| SE | 0,064 | 0,065 | 0,560 | 0,210 | 0,067 |

Tabla 6.31. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *N. cinerea* (N= 3).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|---------------|----------------|--------------|------------|--------------|
| MEDIA | 1,810 | 1,650 | 9,660 | 8,970 | 2,800 |
| MÍNIMO | 1,750 | 1,550 | 9,090 | 8,820 | 2,750 |
| MÁXIMO | 1,900 | 1,750 | 10,440 | 9,090 | 2,850 |
| SD | 0,079 | 0,100 | 0,699 | 0,137 | 0,050 |
| SE | 0,046 | 0,058 | 0,404 | 0,079 | 0,029 |

Tabla 6.32. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *N. cinerea* (N= 3).

6.2.9. *Capnia nigra*

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|-------|-------|-------|
| MEDIA | 0,975 | 0,925 | 6,300 | 0,240 | 1,825 |
| MÍNIMO | 0,950 | 0,900 | 5,760 | 0,200 | 1,800 |
| MÁXIMO | 1,000 | 0,950 | 6,840 | 0,280 | 1,850 |
| SD | 0,035 | 0,035 | 0,763 | 0,057 | 0,035 |
| SE | 0,025 | 0,025 | 0,540 | 0,040 | 0,025 |

Tabla 6.33. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *C. nigra* (N= 2).

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) señalaron un tamaño de 5 a 6 mm para los machos y de 6 a 9 mm para las hembras en Sierra Nevada, con alas normalmente bien desarrolladas que sobrepasan el extremo posterior del abdomen. En nuestro estudio, las dos únicas hembras capturadas fueron micrópteras y de un tamaño relativamente pequeño (Tabla 6.33).

El bajo número de ejemplares capturados no nos permite analizar posibles variaciones en el tamaño entre estaciones o a lo largo del periodo de vuelo de la especie.

6.2.10. *Capnioneura mitis*

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) señalaron un tamaño de 4 a 6 mm para los machos y de 5 a 7 mm para las hembras en Sierra Nevada, con una longitud de ala anterior de 6 a 6,5 mm en los machos y de 7 a 8 mm en las hembras, comprendidos dentro de los márgenes encontrados en nuestro estudio (Tablas 6.34 y 6.35).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|---------------|----------------|--------------|------------|--------------|
| MEDIA | 0,814 | 0,723 | 4,679 | 6,357 | 1,861 |
| MÍNIMO | 0,680 | 0,580 | 3,060 | 4,770 | 1,000 |
| MÁXIMO | 0,930 | 0,850 | 6,754 | 7,200 | 2,200 |
| SD | 0,048 | 0,061 | 0,797 | 0,401 | 0,154 |
| SE | 0,002 | 0,003 | 0,033 | 0,017 | 0,006 |

Tabla 6.34. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *C. mitis* (N= 575).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|---------------|----------------|--------------|------------|--------------|
| MEDIA | 0,932 | 0,857 | 5,889 | 7,515 | 1,834 |
| MÍNIMO | 0,780 | 0,650 | 3,240 | 7,300 | 1,450 |
| MÁXIMO | 1,080 | 1,130 | 8,280 | 8,220 | 2,150 |
| SD | 0,056 | 0,084 | 1,148 | 0,514 | 0,140 |
| SE | 0,003 | 0,004 | 0,052 | 0,023 | 0,060 |

Tabla 6.35. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *C. mitis* (N= 483).

MACHOS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,06598$, $p < 0,05$ y K-S, $d= 0,13633$, $p < 0,05$ respectivamente), por lo que se emplearon tests no paramétricos.

| ALA | E1 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 | E11 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E1 | 1,000 | 0,694 | 0,930 | <i>0,029</i> | 0,309 | 0,062 | 0,359 | 0,068 | 0,612 | 0,472 | <i>0,000</i> |
| E2 | 0,694 | 1,000 | 0,934 | <i>0,000</i> | 0,053 | <i>0,002</i> | 0,627 | <i>0,001</i> | 0,286 | 0,095 | <i>0,000</i> |
| E3 | 0,930 | 0,934 | 1,000 | <i>0,005</i> | 0,107 | <i>0,009</i> | 0,645 | <i>0,008</i> | 0,332 | 0,182 | <i>0,000</i> |
| E4 | <i>0,029</i> | <i>0,000</i> | <i>0,005</i> | 1,000 | <i>0,016</i> | 0,187 | <i>0,000</i> | 0,291 | <i>0,000</i> | <i>0,012</i> | <i>0,000</i> |
| E5 | 0,309 | 0,053 | 0,107 | <i>0,016</i> | 1,000 | 0,249 | <i>0,004</i> | 0,131 | 0,266 | 0,886 | <i>0,000</i> |
| E6 | 0,062 | <i>0,002</i> | <i>0,009</i> | 0,187 | 0,249 | 1,000 | <i>0,000</i> | 0,580 | <i>0,008</i> | 0,212 | <i>0,000</i> |
| E7 | 0,359 | 0,627 | 0,645 | <i>0,000</i> | <i>0,004</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,018</i> | <i>0,009</i> | <i>0,000</i> |
| E8 | 0,068 | <i>0,001</i> | <i>0,008</i> | 0,291 | 0,131 | 0,580 | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,004</i> | 0,122 | <i>0,000</i> |
| E9 | 0,612 | 0,286 | 0,332 | <i>0,000</i> | 0,266 | <i>0,008</i> | <i>0,018</i> | <i>0,004</i> | 1,000 | 0,400 | <i>0,000</i> |
| E10 | 0,472 | 0,095 | 0,182 | <i>0,012</i> | 0,886 | 0,212 | <i>0,009</i> | 0,122 | 0,400 | 1,000 | <i>0,000</i> |
| E11 | <i>0,000</i> | 1,000 |

Tabla 6.36. *C. mitis* (machos). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son (en mm): E1 (6,556), E2 (6,636), E3 (6,642), E4 (6,351), E5 (6,496), E6 (6,407), E7 (6,679), E8 (6,403), E9 (6,551), E10 (6,506) y E11 (5,870).

Ejemplares machos de esta especie fueron capturados en todas las estaciones, y en número superior a 5 individuos por estación, por lo que efectuamos un test de ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño entre estaciones. Dado que el test no nos permitía emplear más de 10 casos, eliminamos una estación, concretamente la E5, al aplicar el test, aunque luego se tuviera en cuenta al establecer comparaciones entre estaciones. Tanto para la variable ala como para la variable fémur se encontraron diferencias significativas entre las estaciones [H (9, N= 535)= 265,7551, $p < 0,00001$ y H (9, N= 535)= 285,3560, $p < 0,00001$ respectivamente]. Posteriormente se procedió a efectuar tests de la U de Mann-Withney para comprobar entre qué estaciones los tamaños, medidos como longitud del ala y como longitud del fémur, eran significativamente distintos (Tablas 6.36 y 6.37).

| FE. | E1 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 | E11 |
|-----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| E1 | 1,000 | 0,896 | 0,070 | 0,965 | 0,189 | 0,547 | 0,066 | 0,505 | 0,410 | 0,057 | 0,000 |
| E2 | 0,896 | 1,000 | 0,071 | 0,981 | 0,189 | 0,429 | 0,061 | 0,399 | 0,429 | 0,059 | 0,000 |
| E3 | 0,070 | 0,071 | 1,000 | 0,021 | 0,370 | 0,052 | 0,690 | 0,051 | 0,102 | 0,000 | 0,000 |
| E4 | 0,965 | 0,981 | 0,021 | 1,000 | 0,019 | 0,361 | 0,000 | 0,306 | 0,098 | 0,003 | 0,000 |
| E5 | 0,189 | 0,189 | 0,370 | 0,019 | 1,000 | 0,182 | 0,521 | 0,227 | 0,259 | 0,000 | 0,000 |
| E6 | 0,547 | 0,429 | 0,052 | 0,361 | 0,182 | 1,000 | 0,011 | 0,966 | 0,579 | 0,000 | 0,000 |
| E7 | 0,066 | 0,061 | 0,690 | 0,000 | 0,521 | 0,011 | 1,000 | 0,014 | 0,024 | 0,000 | 0,000 |
| E8 | 0,505 | 0,399 | 0,051 | 0,306 | 0,227 | 0,966 | 0,014 | 1,000 | 0,664 | 0,000 | 0,000 |
| E9 | 0,410 | 0,429 | 0,102 | 0,098 | 0,259 | 0,579 | 0,024 | 0,664 | 1,000 | 0,000 | 0,000 |
| E10 | 0,057 | 0,059 | 0,000 | 0,003 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 0,000 |
| E11 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 1,000 |

Tabla 6.37. *C. mitis* (machos). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación son (en mm): E1 (1,913), E2 (1,917), E3 (1,985), E4 (1,894), E5 (1,954), E6 (1,920), E7 (1,964), E8 (1,923), E9 (1,926), E10 (1,843) y E11 (1,656).

Los resultados indican que existen diferencias, en general, en el tamaño de los ejemplares entre las estaciones estudiadas, aunque no se observa un patrón altitudinal claro en lo que respecta al tamaño, si bien las estaciones del Río Aguas Blancas (las de menor altitud y mayor temperatura del agua) parecen presentar individuos ligeramente más pequeños, especialmente en lo que respecta a la longitud del fémur.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E11 por presentar el mayor número de ejemplares ($n=129$). Se aplicó un análisis de correlación no paramétrico (correlación de rangos de Spearman), que mostró la inexistencia de variación progresiva del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud

del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($R= 0,009535$, $N= 129$, $p= 0,914592$ para el ala; $R= 0,132542$, $N= 129$, $p= 0,134301$ para el fémur).

HEMBRAS

Para la variable longitud del ala los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,5895$, $p< 0,10$), por lo que se emplearon tests paramétricos. Sin embargo, para la variable fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,14527$, $p< 0,01$), por lo que se emplearon tests no paramétricos.

| ALA | E1 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 | E11 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E1 | 1,000 | <i>0,015</i> | 0,084 | 0,100 | 0,815 | 0,226 | 0,400 | 0,451 | 0,136 | 0,788 | <i>0,000</i> |
| E2 | <i>0,015</i> | 1,000 | 0,518 | <i>0,000</i> | <i>0,004</i> | <i>0,000</i> | <i>0,017</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,003</i> | <i>0,000</i> |
| E3 | 0,084 | 0,518 | 1,000 | <i>0,000</i> | 0,054 | <i>0,001</i> | 0,169 | <i>0,002</i> | <i>0,000</i> | 0,051 | <i>0,000</i> |
| E4 | 0,100 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,003</i> | 0,651 | <i>0,000</i> | 0,151 | 0,877 | <i>0,001</i> | <i>0,000</i> |
| E5 | 0,815 | <i>0,004</i> | 0,054 | <i>0,003</i> | 1,000 | <i>0,045</i> | 0,376 | 0,150 | <i>0,010</i> | 0,966 | <i>0,000</i> |
| E6 | 0,226 | <i>0,000</i> | <i>0,001</i> | 0,651 | <i>0,045</i> | 1,000 | <i>0,003</i> | 0,475 | 0,769 | <i>0,033</i> | <i>0,000</i> |
| E7 | 0,400 | <i>0,017</i> | 0,169 | <i>0,000</i> | 0,376 | <i>0,003</i> | 1,000 | <i>0,012</i> | <i>0,000</i> | 0,375 | <i>0,000</i> |
| E8 | 0,451 | <i>0,000</i> | <i>0,002</i> | 0,151 | 0,150 | 0,475 | <i>0,012</i> | 1,000 | 0,253 | 0,118 | <i>0,000</i> |
| E9 | 0,136 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,877 | <i>0,010</i> | 0,769 | <i>0,000</i> | 0,253 | 1,000 | <i>0,006</i> | <i>0,000</i> |
| E10 | 0,788 | <i>0,003</i> | 0,051 | <i>0,001</i> | 0,966 | <i>0,033</i> | 0,375 | 0,118 | <i>0,006</i> | 1,000 | <i>0,000</i> |
| E11 | <i>0,000</i> | 1,000 |

Tabla 6.38. *C. mitis* (hembras). Test de LSD entre parejas de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p< 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece en cursiva; si $p> 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son (en mm): E1 (7,740), E2 (8,081), E3 (7,997), E4 (7,546), E5 (7,770), E6 (7,582), E7 (7,843), E8 (7,646), E9 (7,556), E10 (7,774) y E11 (6,883).

| FE. | E1 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 | E11 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E1 | 1,000 | 0,651 | 0,622 | 0,546 | 0,635 | 0,545 | 0,109 | 0,840 | 0,560 | 0,192 | <i>0,000</i> |
| E2 | 0,651 | 1,000 | 0,785 | 0,131 | 0,805 | 0,167 | 0,176 | 0,611 | 0,174 | <i>0,025</i> | <i>0,000</i> |
| E3 | 0,622 | 0,785 | 1,000 | 0,121 | 0,675 | 0,218 | 0,447 | 0,595 | 0,221 | <i>0,035</i> | <i>0,000</i> |
| E4 | 0,546 | 0,131 | 0,121 | 1,000 | 0,114 | 0,961 | <i>0,000</i> | 0,129 | 0,817 | 0,192 | <i>0,000</i> |
| E5 | 0,635 | 0,805 | 0,675 | 0,114 | 1,000 | 0,119 | 0,050 | 0,644 | 0,117 | <i>0,014</i> | <i>0,000</i> |
| E6 | 0,545 | 0,167 | 0,218 | 0,961 | 0,119 | 1,000 | <i>0,002</i> | 0,174 | 0,832 | 0,316 | <i>0,000</i> |
| E7 | 0,109 | 0,176 | 0,447 | <i>0,000</i> | 0,050 | <i>0,002</i> | 1,000 | <i>0,014</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E8 | 0,840 | 0,611 | 0,595 | 0,129 | 0,644 | 0,174 | <i>0,014</i> | 1,000 | 0,185 | <i>0,013</i> | <i>0,000</i> |
| E9 | 0,560 | 0,174 | 0,221 | 0,817 | 0,117 | 0,832 | <i>0,000</i> | 0,185 | 1,000 | 0,163 | <i>0,000</i> |
| E10 | 0,192 | <i>0,025</i> | <i>0,035</i> | 0,192 | <i>0,014</i> | 0,316 | <i>0,000</i> | <i>0,013</i> | 0,163 | 1,000 | <i>0,000</i> |
| E11 | <i>0,000</i> | 1,000 |

Tabla 6.39. *C. mitis* (hembras). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación son (en mm): E1 (1,891), E2 (1,908), E3 (1,925), E4 (1,872), E5 (1,898), E6 (1,876), E7 (1,947), E8 (1,899), E9 (1,878), E10 (1,845) y E11 (1,638).

Ejemplares hembras de esta especie fueron capturados en todas las estaciones, y en número superior a 5 individuos por estación. Efectuamos un test de ANOVA de una vía para comprobar la existencia de variaciones en tamaño del ala entre estaciones [se encontraron diferencias significativas, $F(df= 10, 472)= 46,62548$, $p < 0,001$] y un test de ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño del fémur entre estaciones [que igualmente resultaron significativas, $H(9, N= 418)= 97.66516$, $p < 0,001$]. Dado que este último test no nos permitía emplear más de 10 casos, eliminamos una estación, concretamente la E1, al aplicar el test, aunque luego se tuviera en cuenta al establecer comparaciones entre estaciones.

Posteriormente se procedió a efectuar un test de LSD y tests de la U de Mann-Withney para comprobar entre qué estaciones los tamaños, medidos como longitud del ala y como longitud del fémur respectivamente, eran significativamente distintos (Tablas 6.38 y 6.39).

Los resultados indican que existen diferencias, en general, en el tamaño de los ejemplares entre las estaciones estudiadas, aunque no se observa un patrón altitudinal claro en lo que respecta al tamaño, si bien la estación E11 (la de menor altitud y mayor temperatura del agua) presenta individuos más pequeños que el resto de las estaciones.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E11, por presentar el mayor número de ejemplares ($n=106$). Se aplicó un análisis de matrices de correlación paramétrico (r de Pearson) para la variable longitud del ala y un análisis de correlación no paramétrico en el caso de la longitud del fémur (correlación de rangos de Spearman), que mostraron la existencia de un aumento progresivo del tamaño de los ejemplares, medido tanto en ala como en fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($r=0,27960$, $N=106$, $p<0,05$ para el ala; $R=0,425349$, $N=106$, $p=0,000005$ para el fémur).

6.2.11. *Leuctra andalusiaca*

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|-------|-------|-------|
| MEDIA | 0,930 | 0,855 | 6,563 | 6,466 | 1,760 |
| MÍNIMO | 0,750 | 0,680 | 4,500 | 5,580 | 1,550 |
| MÁXIMO | 1,200 | 1,100 | 8,190 | 7,380 | 2,050 |
| SD | 0,065 | 0,061 | 0,630 | 0,304 | 0,089 |
| SE | 0,006 | 0,005 | 0,055 | 0,027 | 0,008 |

Tabla 6.40. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *L. andalusiaca* ($N=129$).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|--------|-------|-------|
| MEDIA | 1,080 | 1,005 | 8,282 | 7,735 | 1,849 |
| MÍNIMO | 0,930 | 0,830 | 6,030 | 5,490 | 1,450 |
| MÁXIMO | 1,250 | 1,900 | 10,080 | 9,000 | 2,100 |
| SD | 0,058 | 0,099 | 0,812 | 0,488 | 0,110 |
| SE | 0,005 | 0,008 | 0,067 | 0,041 | 0,009 |

Tabla 6.41. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *L. andalusiaca* (N= 145).

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) señalaron un tamaño de 5,5 a 8 mm para los machos y de 7 a 9 mm para las hembras en Sierra Nevada, con una longitud de ala anterior de 6 a 7,5 mm en los machos y de 7 a 8 mm en las hembras, comprendidos dentro de los márgenes encontrados en nuestro estudio (Tablas 6.40 y 6.41).

MACHOS

Para la variable longitud del ala, los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,09266$, $p> 0,20$), por lo que se emplearon tests paramétricos, mientras que para la variable fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,16276$, $p< 0,01$), por lo que se emplearon tests no paramétricos.

Aunque especímenes machos de esta especie fueron capturados en todas las estaciones, tan sólo en 6 de ellas (E1, E3, E5, E7, E8 y E11) el número de individuos fue superior a 5, por lo que efectuamos un test de ANOVA de una vía para comprobar la existencia de variaciones en tamaño del ala entre estaciones, aunque no se encontraron diferencias significativas [$F(df= 5, 104)= 0,395493$, $p= 0,850948$], y un test de ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño del fémur entre estaciones, que sí resultaron significativas [H

(5, N= 110)= 21,19937, p= 0,0007]. Posteriormente se procedió a efectuar tests de la U de Mann-Withney para comprobar entre qué estaciones los tamaños, medidos como longitud del fémur, eran significativamente distintos (Tabla 6.42).

Los resultados indican, a grandes rasgos, un menor tamaño medio del fémur en poblaciones de estaciones que están a menor altitud (como E11) respecto a las que se hallan a mayor altitud (E7 y E8), con tamaños intermedios en estaciones de altitud intermedia (E3 y E5), con la salvedad de E1.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E5, por presentar el mayor número de ejemplares (n= 33). Se aplicó un análisis de matrices de correlación paramétrico (r de Pearson) para la variable longitud del ala, y un análisis de correlación no paramétrico en el caso de la variable longitud del fémur (correlación de rangos de Spearman), que no mostraron la existencia de aumento ni disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie (r= 0,05071537, N= 33, p= 0,779259 para el ala; R= -0,141377, N= 33, p= 0,432578 para el fémur).

| FÉM | E1 | E3 | E5 | E7 | E8 | E11 |
|-----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| E1 | 1,000 | 0,532 | 0,277 | 0,205 | 0,718 | 0,087 |
| E3 | 0,532 | 1,000 | 0,704 | 0,025 | 0,130 | 0,101 |
| E5 | 0,277 | 0,704 | 1,000 | 0,001 | 0,012 | 0,143 |
| E7 | 0,205 | 0,025 | 0,001 | 1,000 | 0,104 | 0,001 |
| E8 | 0,718 | 0,130 | 0,012 | 0,104 | 1,000 | 0,003 |
| E11 | 0,087 | 0,101 | 0,143 | 0,001 | 0,003 | 1,000 |

Tabla 6.42. *Leuctra andalusiaca* (machos). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. El número entre paréntesis representa el valor medio para cada estación (en mm). En los recuadros aparece el valor de p (si p < 0,05 significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si p > 0,05 significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación en mm son: E1 (1,778), E3 (1,741), E5 (1,726), E7 (1,824), E8 (1,771) y E11 (1,696).

HEMBRAS

Como en el caso de los machos, para la variable longitud del ala los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,10730$, $p < 0,10$), por lo que se emplearon tests paramétricos. sin embargo, para la variable longitud del fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,11396$, $p < 0,05$) por lo que se emplearon tests no paramétricos.

Aunque especímenes hembra de esta especie fueron capturados en todas las estaciones, sólo en 9 de ellas (todas salvo E2 y E4) el número de individuos fue superior a 5, por lo que efectuamos un test de ANOVA de una vía para comprobar la existencia de variaciones en tamaño del ala entre estaciones [$F(df= 8, 132)= 9,120595$, $p < 0,00001$], y un test de ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño del fémur entre estaciones [$H(8, N= 141)= 54,71872$, $p < 0,00001$]. Ambos fueron significativos. Posteriormente se procedió a efectuar un test de LSD en el primer caso y tests de la U de Mann-Withney en el segundo para comprobar entre qué estaciones los tamaños, medidos como longitud del ala y del fémur respectivamente, eran significativamente distintos (Tablas 6.43 y 6.44).

Los resultados indican que existen diferencias, en general, en el tamaño de los ejemplares entre las estaciones estudiadas aunque no se observa un patrón altitudinal claro en lo que respecta al tamaño.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E5, por presentar el mayor número de ejemplares ($n= 38$). Se aplicó un análisis de matrices de correlación paramétrico (r de Pearson) para la variable longitud del ala, y un análisis de correlación no paramétrico en el caso de la longitud del fémur (correlación de rangos de Spearman), que no mostraron la existencia de aumento ni disminución progresiva del tamaño de los parámetros considerados conforme avanza el período de vuelo de la especie ($r= 0,19376592$, $N= 38$, $p= 0,243760$ para el ala; $R= -0,243566$, $N= 38$, $p= 0,140595$ para el fémur).

| ALA | E1 | E3 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 | E11 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E1 | 1,000 | 0,619 | <i>0,007</i> | 0,271 | 0,197 | 0,320 | 0,306 | <i>0,002</i> | <i>0,012</i> |
| E3 | 0,619 | 1,000 | <i>0,028</i> | 0,528 | 0,054 | 0,653 | 0,120 | <i>0,000</i> | <i>0,035</i> |
| E5 | <i>0,007</i> | <i>0,028</i> | 1,000 | 0,173 | <i>0,000</i> | <i>0,033</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,562 |
| E6 | 0,271 | 0,528 | 0,173 | 1,000 | <i>0,010</i> | 0,782 | <i>0,033</i> | <i>0,000</i> | 0,135 |
| E7 | 0,197 | 0,054 | <i>0,000</i> | <i>0,010</i> | 1,000 | <i>0,004</i> | 0,921 | <i>0,012</i> | <i>0,000</i> |
| E8 | 0,320 | 0,653 | <i>0,033</i> | 0,782 | <i>0,004</i> | 1,000 | <i>0,028</i> | <i>0,000</i> | 0,052 |
| E9 | 0,306 | 0,120 | <i>0,000</i> | <i>0,033</i> | 0,921 | <i>0,028</i> | 1,000 | <i>0,023</i> | <i>0,000</i> |
| E10 | <i>0,002</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,012</i> | <i>0,000</i> | <i>0,023</i> | 1,000 | <i>0,000</i> |
| E11 | <i>0,012</i> | <i>0,035</i> | 0,562 | 0,135 | <i>0,000</i> | 0,052 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 |

Tabla 6.43. *Leuctra andalusiaca* (hembras). Test de LSD entre parejas de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado con cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son (en mm): E1 (7,830), E3 (7,743), E5 (7,437), E6 (7,632), E7 (8,024), E8 (7,675), E9 (8,010), E10 (8,438) y E11 (7,346).

| FÉM | E1 | E3 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 | E11 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E1 | 1,000 | 0,751 | <i>0,046</i> | <i>0,016</i> | <i>0,022</i> | 0,895 | 0,245 | <i>0,011</i> | 0,091 |
| E3 | 0,751 | 1,000 | <i>0,013</i> | <i>0,011</i> | <i>0,028</i> | 0,984 | 0,325 | <i>0,004</i> | <i>0,043</i> |
| E5 | <i>0,046</i> | <i>0,013</i> | 1,000 | 0,204 | <i>0,000</i> | <i>0,017</i> | <i>0,002</i> | <i>0,000</i> | 0,783 |
| E6 | <i>0,016</i> | <i>0,011</i> | 0,204 | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,028</i> | <i>0,005</i> | <i>0,000</i> | 0,534 |
| E7 | <i>0,022</i> | <i>0,028</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,020</i> | 0,460 | 0,125 | <i>0,001</i> |
| E8 | 0,895 | 0,984 | <i>0,017</i> | <i>0,028</i> | <i>0,020</i> | 1,000 | 0,283 | <i>0,003</i> | 0,075 |
| E9 | 0,245 | 0,325 | <i>0,002</i> | <i>0,005</i> | 0,460 | 0,283 | 1,000 | 0,107 | <i>0,015</i> |
| E10 | <i>0,011</i> | <i>0,004</i> | <i>0,000</i> | <i>0,001</i> | 0,125 | <i>0,003</i> | 0,107 | 1,000 | <i>0,001</i> |
| E11 | 0,091 | <i>0,043</i> | 0,783 | 0,534 | <i>0,001</i> | 0,075 | <i>0,015</i> | <i>0,001</i> | 1,000 |

Tabla 6.44. *Leuctra andalusiaca* (hembras). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado con cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son (en mm): E1 (1,860), E3 (1,864), E5 (1,784), E6 (1,770), E7 (1,930), E8 (1,855), E9 (1,889), E10 (1,975) y E11 (1,781).

6.2.12. *Leuctra franzi paenibetica*

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|---------------|----------------|--------------|------------|--------------|
| MEDIA | 1,075 | 0,905 | 6,435 | 7,605 | 2,100 |
| MÍNIMO | 1,050 | 0,830 | 5,940 | 7,380 | 2,100 |
| MÁXIMO | 1,100 | 0,980 | 6,930 | 7,830 | 2,100 |
| SD | 0,035 | 0,106 | 0,700 | 0,318 | 0,000 |
| SE | 0,025 | 0,075 | 0,495 | 0,225 | 0,000 |

Tabla 6.45. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *L. franzi paenibetica* (N= 2).

SÁNCHEZ-ORTEGA y ROPERO-MONTERO (1993) describieron a esta subespecie a partir de ejemplares de diversas localidades del Sistema Penibético (provincias de Cádiz, Granada y Málaga) y señalaron una longitud de cuerpo de 4,3 a 6,9 mm para los machos y de 5,8 a 8,1 para las hembras, con una longitud de ala anterior de 4,7 a 6,9 mm en los machos y de 7,2 a 7,8 mm en las hembras. Nuestros datos en cuanto a longitud total y longitud del ala de la hembra se incluyen aproximadamente dentro de los márgenes señalados por dichos autores (Tabla 6.45).

El bajo número de ejemplares capturados no nos permite analizar posibles variaciones en el tamaño entre estaciones o a lo largo del período de vuelo de la especie.

6.2.13. *Leuctra fusca*

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) señalaron un tamaño de 4,5 a 6,5 mm para los machos y de 5 a 8,5 mm para las hembras en Sierra Nevada, con una longitud de ala anterior de 6 a 7 mm en los machos y de 7 a 8 mm en las hembras, comprendidos dentro de los márgenes encontrados en nuestro estudio (Tablas 6.46 y 6.47).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|-------|-------|-------|
| MEDIA | 0,878 | 0,766 | 5,435 | 6,105 | 1,672 |
| MÍNIMO | 0,730 | 0,530 | 3,690 | 4,410 | 1,000 |
| MÁXIMO | 1,100 | 0,980 | 7,920 | 7,470 | 2,050 |
| SD | 0,056 | 0,067 | 0,583 | 0,481 | 0,130 |
| SE | 0,002 | 0,002 | 0,016 | 0,013 | 0,004 |

Tabla 6.46. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *L. fusca* (N= 1367).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|-------|-------|-------|
| MEDIA | 1,001 | 0,880 | 6,739 | 7,205 | 1,757 |
| MÍNIMO | 0,830 | 0,680 | 4,320 | 5,400 | 1,350 |
| MÁXIMO | 1,200 | 1,180 | 9,630 | 9,090 | 2,150 |
| SD | 0,068 | 0,077 | 0,853 | 0,571 | 0,141 |
| SE | 0,002 | 0,002 | 0,023 | 0,016 | 0,004 |

Tabla 6.47. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *L. fusca* (N= 1329).

MACHOS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d=0,05814$, $p<0,01$; y K-S, $d=0,09581$, $p<0,01$ respectivamente), por lo que se emplearon tests no paramétricos.

Ejemplares machos de esta especie fueron capturados en casi todas las estaciones (salvo en E11), y en número superior a 5 individuos por estación, por lo que efectuamos un test de

ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño entre estaciones. Para ambas variables se encontraron diferencias significativas entre las estaciones [H (9, N= 1367)= 330,3206, $p < 0,00001$ y H (9, N= 1367)= 311,2456, $p < 0,00001$ respectivamente]. Posteriormente se procedió a efectuar tests de la U de Mann-Withney para comprobar entre qué estaciones los tamaños, medidos como longitud del ala y como longitud del fémur, eran significativamente distintos (Tablas 6.48 y 6.49).

Los resultados indican que existen diferencias, en general, en el tamaño de los ejemplares entre las estaciones estudiadas siguiendo un cierto patrón termal, de modo que en las estaciones más cálidas (con una mayor temperatura media del agua como E10, E7, E8 y E9) el tamaño de los ejemplares, medido como longitud del fémur y del ala, suele ser mayor que en estaciones más frías (las restantes estaciones).

| ALA | E1 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E1 | 1,000 | 0,555 | 0,101 | <i>0,027</i> | <i>0,020</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,132 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E2 | 0,555 | 1,000 | 0,115 | <i>0,031</i> | 0,062 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,127 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E3 | 0,101 | 0,115 | 1,000 | 0,083 | 0,189 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,991 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E4 | <i>0,027</i> | <i>0,031</i> | 0,083 | 1,000 | 0,308 | 0,926 | <i>0,006</i> | 0,096 | 0,296 | <i>0,002</i> |
| E5 | <i>0,020</i> | 0,062 | 0,189 | 0,308 | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,280 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E6 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,926 | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,044</i> | <i>0,000</i> |
| E7 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,006</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,605 |
| E8 | 0,132 | 0,127 | 0,991 | 0,096 | 0,280 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E9 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,296 | <i>0,000</i> | <i>0,044</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,000</i> |
| E10 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,002</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,605 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 |

Tabla 6.48. *L. fusca* (machos). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son (en mm): E1 (5,824), E2 (5,785), E3 (5,896), E4 (6,105), E5 (5,949), E6 (6,133), E7 (6,494), E8 (5,898), E9 (6,211) y E10 (6,551).

| FEM | E1 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 |
|-----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| E1 | 1,000 | 0,020 | 0,869 | 0,275 | 0,522 | 0,004 | 0,000 | 0,285 | 0,000 | 0,000 |
| E2 | 0,020 | 1,000 | 0,028 | 0,061 | 0,012 | 0,000 | 0,000 | 0,004 | 0,000 | 0,000 |
| E3 | 0,869 | 0,028 | 1,000 | 0,303 | 0,276 | 0,000 | 0,000 | 0,177 | 0,000 | 0,000 |
| E4 | 0,275 | 0,061 | 0,303 | 1,000 | 0,495 | 0,938 | 0,029 | 0,510 | 0,143 | 0,011 |
| E5 | 0,522 | 0,012 | 0,276 | 0,495 | 1,000 | 0,003 | 0,000 | 0,645 | 0,000 | 0,000 |
| E6 | 0,004 | 0,000 | 0,000 | 0,938 | 0,003 | 1,000 | 0,000 | 0,027 | 0,000 | 0,000 |
| E7 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,029 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 0,000 | 0,000 | 0,378 |
| E8 | 0,285 | 0,004 | 0,177 | 0,510 | 0,645 | 0,027 | 0,000 | 1,000 | 0,000 | 0,000 |
| E9 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,143 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 0,006 |
| E10 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,011 | 0,000 | 0,000 | 0,378 | 0,000 | 0,006 | 1,000 |

Tabla 6.49. *L. fusca* (machos). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación son (en mm): E1 (1,614), E2 (1,561), E3 (1,611), E4 (1,658), E5 (1,629), E6 (1,666), E7 (1,764), E8 (1,631), E9 (1,720) y E10 (1,795).

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E5 por presentar el mayor número de ejemplares ($n = 389$). Se aplicó un análisis de correlación no paramétrico (la correlación de rangos de Spearman), que mostró la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($R = -0,271434$, $N = 389$, $p = 0,000000$ para el ala; $R = -0,347887$, $N = 389$, $p = 0,000000$ para el fémur).

HEMBRAS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S,

$d=0,08742$, $p<0,01$ y K-S, $d=0,06180$, $p<0,01$ respectivamente), por lo que se emplearon tests no paramétricos.

Ejemplares hembras de esta especie fueron capturados en casi todas las estaciones (salvo en la E11), y en número superior a 5 individuos por estación, por lo que efectuamos un test de ANOVA Kruskal-Wallis para comprobar la existencia de variaciones en tamaño entre estaciones. Para ambas variables se encontraron diferencias significativas entre las estaciones [H (9, N= 1329)= 411,6292, $p<0,0001$ y H (9, N= 1329)= 348,5769, $p<0,0001$ respectivamente]. Posteriormente se procedió a efectuar tests de la U de Mann-Withney para comprobar entre qué estaciones los valores para ambas variables eran significativamente distintos (Tablas 6.50 y 6.51).

| ALA | E1 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 |
|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| E1 | 1,000 | <i>0,021</i> | 0,090 | 0,133 | 0,441 | 0,521 | <i>0,000</i> | 0,106 | <i>0,001</i> | <i>0,000</i> |
| E2 | <i>0,021</i> | 1,000 | 0,178 | <i>0,003</i> | 0,069 | <i>0,013</i> | <i>0,000</i> | 0,242 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E3 | 0,090 | 0,178 | 1,000 | <i>0,006</i> | 0,153 | <i>0,007</i> | <i>0,000</i> | 0,884 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E4 | 0,133 | <i>0,003</i> | <i>0,006</i> | 1,000 | <i>0,043</i> | 0,254 | <i>0,000</i> | <i>0,011</i> | 0,626 | <i>0,000</i> |
| E5 | 0,441 | 0,069 | 0,153 | <i>0,043</i> | 1,000 | 0,126 | <i>0,000</i> | 0,293 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E6 | 0,521 | <i>0,013</i> | <i>0,007</i> | 0,254 | 0,126 | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,033</i> | <i>0,003</i> | <i>0,000</i> |
| E7 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,001</i> |
| E8 | 0,106 | 0,242 | 0,884 | <i>0,011</i> | 0,293 | <i>0,033</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> |
| E9 | <i>0,001</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 0,626 | <i>0,000</i> | <i>0,003</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 | <i>0,000</i> |
| E10 | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | <i>0,001</i> | <i>0,000</i> | <i>0,000</i> | 1,000 |

Tabla 6.50. *L. fusca* (hembras). Test de la U de Mann-Withney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p<0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p>0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del ala para cada estación son (en mm): E1 (7,053), E2 (6,843), E3 (6,918), E4 (7,216), E5 (6,955), E6 (7,069), E7 (7,705), E8 (6,922), E9 (7,254) y E10 (7,931).

Los resultados indican, como en el caso de los machos, que existen diferencias, en general, en el tamaño de los ejemplares entre las estaciones estudiadas siguiendo un cierto patrón termal, de modo que en las estaciones más cálidas (con una mayor temperatura media del agua) el tamaño de los ejemplares suele ser mayor, de modo similar a como ocurría en el caso de los machos.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del periodo de vuelo se escogió, como en el caso de los machos, la estación E5 por presentar el mayor número de ejemplares ($n=356$). Se aplicó un análisis de correlación no paramétrico (correlación de rangos de Spearman), que mostró la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido tanto en ala como en fémur, conforme avanza el periodo de vuelo de la especie ($R=-0,190136$, $N=356$, $p=0,000309$ para el ala; $R=-0,248880$, $N=356$, $p=0,000002$ para el fémur).

| FEM | E1 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | E8 | E9 | E10 |
|-----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| E1 | 1,000 | 0,029 | 0,131 | 0,001 | 0,691 | 0,015 | 0,000 | 0,038 | 0,000 | 0,000 |
| E2 | 0,029 | 1,000 | 0,174 | 0,000 | 0,026 | 0,001 | 0,000 | 0,001 | 0,000 | 0,000 |
| E3 | 0,131 | 0,174 | 1,000 | 0,000 | 0,010 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| E4 | 0,001 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 0,004 | 0,099 | 0,003 | 0,046 | 0,807 | 0,012 |
| E5 | 0,691 | 0,026 | 0,010 | 0,004 | 1,000 | 0,012 | 0,000 | 0,103 | 0,000 | 0,000 |
| E6 | 0,015 | 0,001 | 0,000 | 0,099 | 0,012 | 1,000 | 0,000 | 0,707 | 0,001 | 0,000 |
| E7 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,003 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 0,000 | 0,000 | 0,825 |
| E8 | 0,038 | 0,001 | 0,000 | 0,046 | 0,103 | 0,707 | 0,000 | 1,000 | 0,000 | 0,000 |
| E9 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,307 | 0,000 | 0,001 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 0,001 |
| E10 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,012 | 0,000 | 0,000 | 0,825 | 0,000 | 0,001 | 1,000 |

Tabla 6.51. *L. fusca* (hembras). Test de la U de Mann-Whitney entre cada pareja de estaciones. En los recuadros aparece el valor de p (si $p < 0,05$ significa que existen diferencias significativas en el tamaño entre esas dos estaciones y aparece señalado en cursiva; si $p > 0,05$ significa que las diferencias no son significativas). Los valores medios del fémur para cada estación son (en mm): E1 (1.696), E2 (1.654), E3 (1.671), E4 (1.787), E5 (1.708), E6 (1.744), E7 (1.866), E8 (1.735), E9 (1.794) y E10 (1.865).

6.2.14. *Leuctra iliberis*

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) señalaron un tamaño de 4 a 6 mm para los machos y de 5 a 8 mm para las hembras en Sierra Nevada, con una longitud del ala anterior de 5 a 6,5 mm en los machos y de 7,5 a 8 mm en las hembras, ligeramente más grandes que los encontrados en nuestro estudio (Tablas 6.52 y 6.53).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|---------------|----------------|--------------|------------|--------------|
| MEDIA | 0,769 | 0,656 | 4,463 | 5,364 | 1,544 |
| MÍNIMO | 0,650 | 0,530 | 3,420 | 4,230 | 1,250 |
| MÁXIMO | 0,880 | 0,750 | 5,580 | 6,120 | 1,750 |
| SD | 0,041 | 0,045 | 0,517 | 0,329 | 0,105 |
| SE | 0,004 | 0,004 | 0,050 | 0,032 | 0,010 |

Tabla 6.52. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *L. iliberis* (N= 105).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|---------------|----------------|--------------|------------|--------------|
| MEDIA | 0,956 | 0,809 | 5,663 | 7,122 | 1,707 |
| MÍNIMO | 0,850 | 0,700 | 4,410 | 5,760 | 1,450 |
| MÁXIMO | 1,100 | 0,950 | 7,200 | 7,740 | 1,950 |
| SD | 0,051 | 0,061 | 0,746 | 0,399 | 0,108 |
| SE | 0,007 | 0,008 | 0,102 | 0,054 | 0,015 |

Tabla 6.53. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *L. iliberis* (N= 54).

MACHOS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,10352$, $p> 0,20$ y K-S, $d= 0,12222$, $p> 0,20$ respectivamente), por lo que se emplearon tests paramétricos.

Ejemplares macho de esta especie fueron capturados únicamente en las estaciones E10 y E11, y en ambas en número superior a 5 individuos. Para la variable longitud del ala no se encontraron diferencias significativas entre dichas estaciones, testado mediante una t de Student, ($t= 1,766631$, $df= 103$, $n1= 12$; $n2= 93$, $p= 0,080252$), aunque sí se encontraron en el caso de la variable longitud del fémur, testado también con una t de Student, ($t= 2,301258$, $df= 103$, $n1= 12$; $n2= 93$, $p= 0,023391$), con un tamaño medio superior en la estación E10 (1,608 mm), de mayor altitud, que en la estación E11 (1,535 mm).

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E11, por presentar el mayor número de ejemplares ($n= 93$). Se aplicó un test de matrices de correlación que mostró la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($r= -0,4134$, $N= 93$, $p< 0,05$ para el ala; $r= -0,3477$, $N= 93$, $p< 0,05$ para el fémur).

HEMBRAS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,13649$, $p> 0,20$; y K-S, $d= 0,14636$, $p< 0,20$; respectivamente), por lo que se emplearon tests paramétricos.

Ejemplares hembra de esta especie fueron capturados únicamente en las estaciones E10 y E11, y en ambas en número superior a 5 individuos. Para la variable ala no se encontraron diferencias significativas entre la estación E10 y la estación E11 ($t= 0,055071$, $df= 52$, $n1= 10$;

$n_2= 44$, $p= 0,156293$), aunque sí se encontraron en el caso de la variable fémur ($t= 4.164639$, $df= 52$, $n_1= 10$; $n_2= 44$, $p= 0,000118$), del mismo modo que se observó en los machos, con un tamaño medio superior en la estación E10 (1,820 mm), de mayor altitud, que en la estación E11 (1,682 mm).

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E11, por presentar el mayor número de ejemplares ($n= 44$). Se aplicó un test de matrices de correlación que no mostró la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares conforme avanza el período de vuelo de la especie, si bien se observaba una cierta tendencia, aunque no fue significativa ($r= -0,1748$, $N= 44$, $p> 0,05$ para el ala; $r= -0,1321$, $N= 44$, $p> 0,05$ para el fémur).

6.1.15. *Leuctra inermis*

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) señalaron un tamaño de 5 a 5,5 mm para los machos y de 4,5 a 6,5 para las hembras en Sierra Nevada, con una longitud de ala anterior de 5 mm en los machos y de 5 a 7 mm en las hembras, medidas incluidas en los márgenes obtenidos en nuestro estudio, salvo en el caso de la longitud de la hembra que es ligeramente inferior en los datos señalados por dichos autores (Tablas 6.54 y 6.55).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|-------|-------|-------|
| MEDIA | 0,879 | 0,794 | 5,446 | 5,110 | 1,519 |
| MÍNIMO | 0,800 | 0,680 | 3,960 | 4,320 | 1,300 |
| MÁXIMO | 0,980 | 0,900 | 6,570 | 5,670 | 1,700 |
| SD | 0,035 | 0,043 | 0,512 | 0,240 | 0,066 |
| SE | 0,002 | 0,003 | 0,034 | 0,016 | 0,004 |

Tabla 6.54. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *L. inermis* (N= 229).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|-------|-------|-------|
| MEDIA | 1,032 | 0,974 | 6,679 | 6,280 | 1,594 |
| MÍNIMO | 0,880 | 0,800 | 5,310 | 5,220 | 1,300 |
| MÁXIMO | 1,230 | 1,130 | 8,190 | 7,020 | 1,800 |
| SD | 0,057 | 0,065 | 0,687 | 0,342 | 0,093 |
| SE | 0,006 | 0,006 | 0,067 | 0,033 | 0,009 |

Tabla 6.55. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *L. inermis* (N= 106).

MACHOS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,10869$, $p < 0,01$ y K-S, $d= 0,16427$, $p < 0,01$ respectivamente), por lo que se emplearon tests no paramétricos.

Para ambas variables no se encontraron diferencias significativas entre la estación E5 y la estación E6, únicas estaciones con más de 5 ejemplares capturados (Test de la U de Mann-Whitney: $Z= -0,654314$, $p= 0,512914$, $n_1= 132$; $n_2= 94$; $Z= -2,20444$, $p= 0,027501$, $n_1= 132$, $n_2= 94$ respectivamente).

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del periodo de vuelo se escogió la estación E5, por presentar el mayor número de ejemplares ($n= 132$). Se aplicó un análisis de correlación no paramétrico (correlación de rangos de Spearman), que mostró la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud del fémur, conforme avanza el periodo de vuelo de la especie ($R= -0,195828$, $N= 132$, $p= 0,024428$ para el ala; $R= -0,333231$, $N= 132$, $p= 0,000094$ para el fémur).

HEMBRAS

Para la variable longitud del ala los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d=0,11708$, $p<0,15$), por lo que se emplearon tests paramétricos; mientras que para la variable longitud del fémur los datos se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d=0,14907$, $p<0,05$), por lo que se emplearon tests no paramétricos.

Como en el caso de los machos, tanto para la variable ala como para la variable fémur no se encontraron diferencias significativas entre la estación E5 y la estación E6 ($t=-0,989625$, $df=102$, $n_1=65$; $n_2=39$, $p=0,324699$ y $Z=-0,147717$, $n_1=65$, $n_2=39$, $p=0,880741$ respectivamente).

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E5, por presentar el mayor número de ejemplares ($n=65$). Se aplicó un test de matrices de correlación (coeficiente de correlación de Pearson), en el caso del ala, que mostró la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los ejemplares conforme avanza el período de vuelo de la especie ($r=-0,39036927$, $N=65$, $p=0,001305$). Para el fémur se empleó un test no paramétrico de correlación (R de Spearman) y se obtuvo también una disminución progresiva significativa del tamaño de esta medida con respecto al avance del período de vuelo ($R=-0,405252$, $N=65$, $p=0,000812$).

6.2.16. *Leuctra maroccana*

SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR (1990b) señalaron un tamaño de 4 a 6 mm para los machos y de 5,5 a 8 para las hembras en Sierra Nevada, con una longitud de ala anterior de 3 a 4,5 mm en los machos y de 4,5 a 6,5 mm en las hembras, comprendidos dentro de los márgenes encontrados en nuestro estudio (Tablas 6.56 y 6.57).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|-------|-------|-------|
| MEDIA | 0,849 | 0,736 | 4,948 | 3,941 | 1,655 |
| MÍNIMO | 0,630 | 0,530 | 3,690 | 2,970 | 1,250 |
| MÁXIMO | 1,000 | 0,900 | 6,480 | 6,120 | 2,000 |
| SD | 0,053 | 0,070 | 0,683 | 0,444 | 0,129 |
| SE | 0,005 | 0,006 | 0,063 | 0,041 | 0,012 |

Tabla 6.56. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en los machos de *L. maroccana* (N= 118).

| | CABEZA | PRONOTO | LONG. | ALA | FÉMUR |
|---------------|--------|---------|-------|-------|-------|
| MEDIA | 1,071 | 0,947 | 7,069 | 5,802 | 1,894 |
| MÍNIMO | 0,930 | 0,750 | 4,680 | 4,410 | 1,550 |
| MÁXIMO | 1,180 | 1,050 | 9,090 | 6,660 | 2,100 |
| SD | 0,058 | 0,065 | 0,841 | 0,501 | 0,127 |
| SE | 0,006 | 0,007 | 0,089 | 0,053 | 0,013 |

Tabla 6.57. Medidas (en mm) de los caracteres estudiados en las hembras de *L. maroccana* (N= 89).

MACHOS

Tanto para la variable longitud del ala como para la variable longitud del fémur los datos no se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,11377$, $p < 0,10$ y K-S, $d= 0,10175$, $p < 0,20$ respectivamente), por lo que se emplearon tests paramétricos.

Aunque especímenes machos de esta especie fueron capturados en 5 estaciones diferentes, tan sólo en 2 de ellas (E10 y E11) el número de individuos fue superior a 5, por lo que efectuamos

un test de la t para muestras independientes para comprobar la existencia de posibles variaciones en tamaño entre estaciones. Para ambas variables no se encontraron diferencias significativas entre dichas estaciones ($t= 4,023067$, $df= 109$, $n1= 94$; $n2= 17$, $p= 0,000106$ y $t= 5.464100$, $df= 109$, $n1= 94$, $n2= 17$, $p= 0,529363$ respectivamente).

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió la estación E10, por presentar el mayor número de ejemplares ($n= 94$). Se aplicó un test de matrices de correlación que mostró la inexistencia de un aumento o disminución estadísticamente significativo del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del ala y como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($r= 0,10964$, $N= 94$, $p> 0,05$ para el ala; $r= 0,21660$, $N= 94$, $p> 0,05$ para el fémur).

HEMBRAS

Los datos de ambas variables se apartaban significativamente de una distribución normal (test de Kolmogorov-Smirnov: K-S, $d= 0,14827$ $p< 0,05$ y K-S, $d= 0,15574$, $p< 0,05$ respectivamente), por lo que se emplearon tests no paramétricos.

Para ambas variables se encontraron diferencias significativas entre la estación E10 y la estación E11, únicas estaciones con un número de capturas superior a 5, ($U= 38,500000$, $n1= 77$; $n2= 7$, $p= 0,000185$ y $U= 25,000000$, $n1= 77$, $n2= 7$, $p= 0,000076$ respectivamente). Los individuos de la estación de mayor altitud: E10 (5,944 mm de longitud media de ala y 1,926 mm de longitud media de fémur) presentaban un mayor tamaño que los individuos de la estación E11 (5,027 mm de longitud media de ala y 1,679 mm de longitud media de fémur), localizada a menor altitud, aunque no se han observado diferencias en la temperatura del agua media anual entre ambas estaciones.

Para el estudio de la variación en tamaño a lo largo del período de vuelo se escogió, como en el caso de los machos, la estación E10 por presentar el mayor número de ejemplares ($n= 77$). Se aplicó un test no paramétrico de correlación (test de los rangos de Spearman), que mostró la inexistencia de una variación progresiva del tamaño de los ejemplares, medido como longitud del

ala y como longitud del fémur, conforme avanza el período de vuelo de la especie ($R = -0,188716$, $N = 77$, $p = 0,100239$ para el ala y $R = 0,108512$, $N = 77$, $p = 0,347530$ para el fémur).

| ESPECIE | CABEZA | PRONOTO | LONGITUD | ALA | FÉMUR |
|--------------------------|--------|---------|----------|-------|-------|
| <i>I. grammatica</i> | 9,63 | 12,94 | 10,51 | 13,73 | 4,68 |
| <i>I. nevada</i> | 10,76 | 12,92 | 12,46 | 12,64 | 7,72 |
| <i>P. marginata</i> | 20,55 | 28,29 | 21,28 | 31,60 | -2,95 |
| <i>C. nevada</i> | 13,07 | 10,17 | 14,84 | 11,50 | 3,11 |
| <i>A. triangularis</i> | 13,18 | 20,20 | 21,31 | 20,30 | 11,11 |
| <i>P. alcazaba</i> | 16,37 | 26,84 | 29,07 | 19,36 | 12,75 |
| <i>P. meyeri</i> | 14,78 | 20,08 | 23,78 | 19,76 | 9,23 |
| <i>N. cinerea</i> | 20,43 | 24,34 | 36,44 | 26,69 | 29,21 |
| <i>C. nigra</i> | - | - | - | - | - |
| <i>C. mitis</i> | 14,50 | 18,53 | 25,86 | 18,22 | -1,45 |
| <i>L. andalusiaca</i> | 16,13 | 17,54 | 26,19 | 19,63 | 5,06 |
| <i>L. f. paenibetica</i> | - | - | - | - | - |
| <i>L. fusca</i> | 14,01 | 14,88 | 23,99 | 18,02 | 5,08 |
| <i>L. iliberis</i> | 24,32 | 23,32 | 26,89 | 32,77 | 10,56 |
| <i>L. inermis</i> | 17,41 | 22,67 | 22,64 | 22,90 | 4,94 |
| <i>L. maroccana</i> | 26,15 | 28,67 | 42,87 | 47,22 | 14,44 |

Tabla 6.58. Porcentaje de tamaño (%) en el que supera la hembra al macho para cada una de las variables medidas.

6.3. DISCUSIÓN GENERAL

Entre los plec6pteros, as4 como en otros muchos grupos de insectos, existe un marcado dimorfismo sexual en cuanto al tama1o (BUTLER, 1984), por lo que machos y hembras han de ser tratados, siempre que sea posible, por separado en estudios biom6tricos. As4, en todas las especies de plec6pteros estudiadas el tama1o de la hembra ha superado al de los machos en todos los par6metros medidos, salvo en dos excepciones en las que la longitud media del f6mur del macho es superior a la de la hembra, concretamente en *I. nevada* y *C. mitis*, (Tabla 6.58). Por otra parte, los porcentajes que miden las diferencias entre sexos dentro de una misma especie para los diferentes par6metros medidos no son constantes y var4an entre las distintas variables (Tabla 6.58), lo que implica que machos y hembras presentan diferencias en las proporciones corporales. Asimismo, el tanto por ciento en tama1o en que la hembra supera al macho var4a tambi6n en funci3n de la especie de que se trate, de forma que esas diferencias son m6ximas en el caso de *L. maroccana* y, en general, en los nemuroideos y los p6rlidos, mientras que presentan menores valores en el caso de los perloideos de las familias perl6didos y clorop6rlidos (Tabla 6.58). Por otra parte, no encontramos relaci3n entre el tama1o medio de una especie y la proporci3n de diferenciaci3n en tama1o entre sexos.

Algunos autores justifican la existencia de diferencias en el tama1o entre sexos de acuerdo a diferentes estrategias en el ciclo de vida (BEER-STILLER y ZWICK, 1995), entre ellas un mayor n6mero de estadios ninfales en la hembra (ELLIOTT, 1987; BRITAIN, 1990). MOREIRA Y PECKARSKY (1994) se1alaron que los diferentes modelos de desarrollo entre machos y hembras pueden estar asociados a diferentes presiones selectivas que favorecen un mayor tama1o en la hembra en relaci3n a una mayor fecundidad (ver cap4tulo 10), y un menor tama1o en los machos que disminuye los riesgos de ser depredados.

Entre las especies que hemos estudiado tan s3lo ha presentado micropterismo *Capnia nigra* (las 6nicas dos hembras colectadas). Tanto el braquipterismo como el micropterismo han sido previamente citadas para varias especies de este g6nero (NEBEKER y GAUFIN, 1967; LILLEHAMMER, 1974; COSTELLO, 1988). En el caso de *C. nigra*, el braquipterismo es un fen3meno frecuente en Sierra Nevada (S6NCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1990b) y se conoce adem6s en poblaciones cercanas, como la de la Sierra de Baza, con distintos grados de

reducción alar (LUZÓN-ORTEGA, TIerno DE FIGUEROA y SÁNCHEZ-ORTEGA, a en prensa). También hemos capturado algunos ejemplares braquípteros de *I. nevada*, tanto machos como hembras, lo que parece ser un carácter asociado a la vida en alta montaña, y no un carácter específico como se consideró en un principio, ya que en las poblaciones que habitan en áreas menos elevadas (como las que nos ocupan), ocurre sólo en casos aislados (TIerno, SÁNCHEZ-ORTEGA y PICAZO-MUÑOZ, 1994). También se conocen casos de braquípteroismo en otras especies como *P. meyeri*, *L. fusca*, *L. inermis* y *L. maroccana*, tanto en Sierra Nevada (SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1990b) como en otros países (HYNES, 1941). Dado que en nuestro estudio no se han incluido estaciones de muestreo en las grandes altitudes del macizo de Sierra Nevada, no hemos encontrado mayor abundancia de ejemplares braquípteros. Por último y en relación con lo anteriormente expuesto señalaremos que en nuestro caso, *L. maroccana* presentó alas proporcionalmente cortas en relación al tamaño del animal, tanto en hembras como en machos, constituyendo éste un carácter propio de la especie a lo largo de todo su amplio rango de distribución altitudinal y no se corresponde con una adaptación de las poblaciones que viven en altitudes elevadas.

En nuestro estudio, y a partir de los resultados obtenidos al comparar poblaciones de una misma especie y sexo entre estaciones de muestreo diferentes, hemos encontrado en muchas ocasiones la existencia de diferencias en tamaño estadísticamente significativas, en algunos casos siguiendo un gradiente térmico, de forma que en estaciones más cálidas el tamaño medio de los individuos es generalmente mayor (como ocurre en *L. fusca*), un gradiente altitudinal, con mayores tamaños en estaciones más elevadas (como es el caso de *P. meyeri*, *L. iliberis*, machos de *L. andalusiaca* y hembras de *L. maroccana*), o bien siguiendo un gradiente tanto altitudinal como térmico (*C. nevada* o *A. triangularis*). En los restantes casos las variaciones no pudieron ser atribuidas a diferencias de altitud o de temperatura del agua en las diferentes estaciones. No obstante, con la presente información no es posible discernir si las diferencias son debidas a la existencia de variabilidad genética entre poblaciones o se deben a factores ambientales (como pueda ser la temperatura y otros). Lo que sí podemos deducir de nuestros resultados en relación a las variaciones en tamaño entre distintas poblaciones es que distintos factores van a influir en ello y de un modo diferencial entre las distintas especies.

Hemos detectado una disminución progresiva del tamaño de los individuos conforme avanza el período de vuelo en la mayoría de las especies estudiadas con un período de vuelo no extenso, salvo en *L. andalusiaca* y *L. maroccana*, en las que no se observó variación del tamaño a lo largo de dicho período. En las especies con períodos de vuelo extendido, esta disminución sólo tenía lugar en los machos sin que el tamaño de la hembra variase (*P. meyeri*), o bien se detectaba un incremento en el tamaño de la hembra mientras el del macho no tendía a aumentar ni a disminuir (*P. alcazaba* y *C. mitis*).

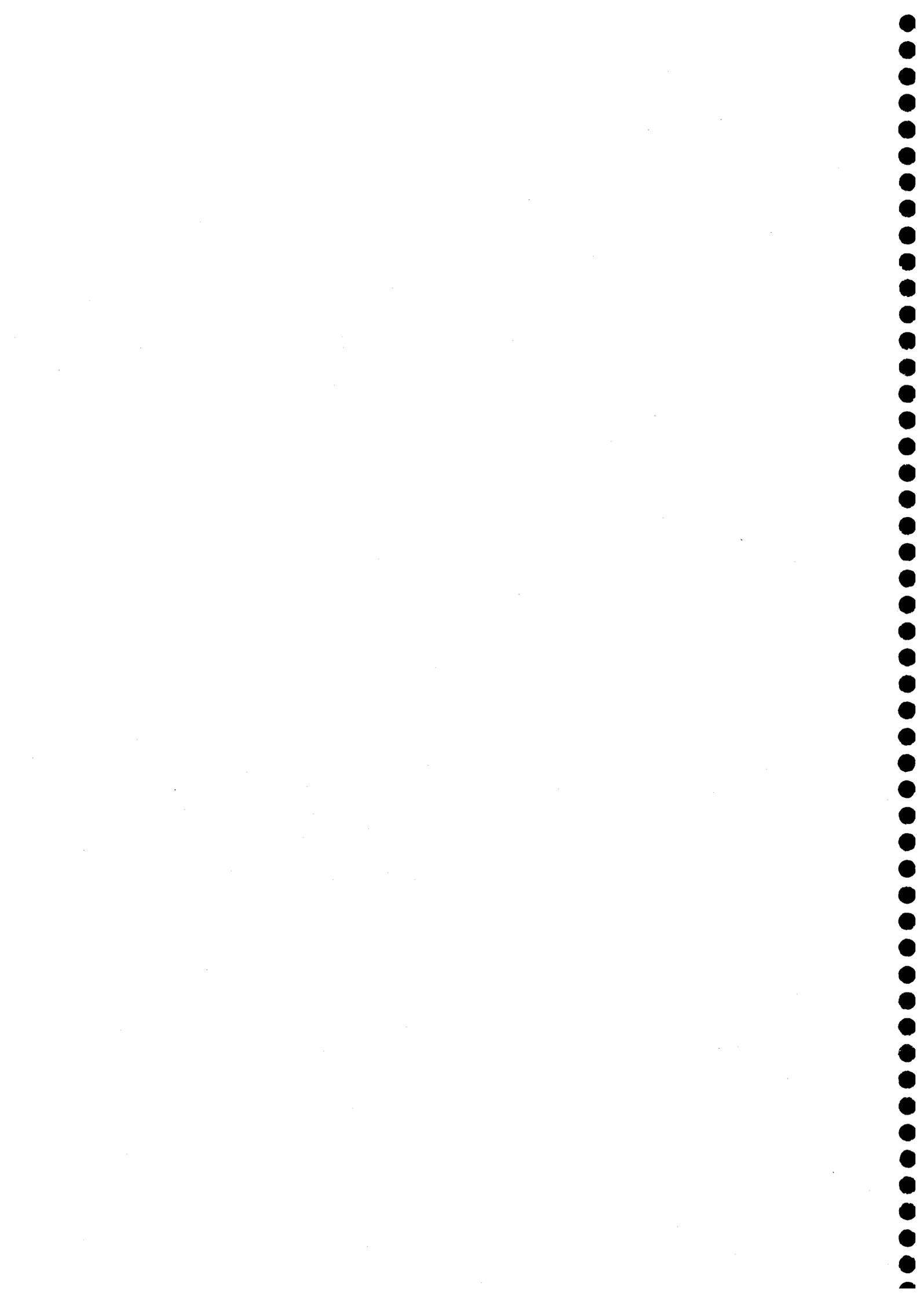
La existencia de una disminución del tamaño medio del imago, dentro de una población, conforme avanza el ciclo anual ha sido señalado en diversos grupos de insectos (SWEENEY, JACKSON y FUNK, 1995; COLLANTES y MARTÍNEZ-ORTEGA, 1997), así como para algunas especies del grupo de los plecópteros (KHOO, 1964; CARTHER y GAUFIN, 1975; HYNES, 1976; ZWICK, 1986; WOLF y ZWICK, 1989; FROEHLICH, 1990; HOGUE y HAWKINS, 1991; MOREIRA y PECKARSKY, 1994), aunque pocas veces ha sido demostrado estadísticamente. Estas diferencias en tamaño a lo largo del período de vuelo parecen no presentarse en especies que no son estacionales (FROEHLICH, 1990), lo cual puede guardar relación con el hecho de las especies de nuestro estudio cuyo período de vuelo se extiende durante más de dos estaciones no presenten dicha disminución progresiva del tamaño e incluso, en el caso de las hembras de *P. alcazaba* y *C. mitis*, se observe un mayor tamaño en las hembras en los meses más avanzados de del período.

En relación a la disminución general del tamaño de los individuos conforme avanza el período de vuelo, se ha sugerido que podría ser debido a que aquellos ejemplares que han alcanzado un tamaño óptimo, que han tenido un desarrollo adecuado, emergen en el comienzo del período de vuelo, cuando las condiciones ambientales fuesen las oportunas (temperatura, fotoperíodo, etc), mientras que los individuos que llegado este momento no tuviesen un tamaño adecuado se encontrarían obligados a emerger después intentando incrementar su tamaño pero con la limitación de que los factores ambientales que regulan su emergencia actuarían como estímulo desencadenante de la emergencia aun cuando no hubiesen alcanzado el tamaño óptimo (KHOO, 1964).

SWEENEY, JACKSON y FUNK (1995) propusieron la hipótesis de que el declive en el tamaño adulto, observado en este caso en una especie de efemeróptero, durante el período de

emergencia era el resultado de una propensión genética del individuo a sufrir la metamorfosis durante una época específica del año, de forma que los individuos más pequeños pierden un crecimiento adicional para emerger durante el mismo período de tiempo general que el resto de la cohorte. Estos mismos autores proponen que mucha de la variación en tamaño de los adultos refleja los efectos combinados de procesos casuales que afectan al desarrollo del huevo y crecimiento de las ninfas, creando un amplio rango de tamaño de las larvas, en relación con la necesidad de emerger en un tiempo limitado. Esta explicación podría ser también válida en el caso de los plecópteros.

SWEENEY y VANNOTE (1978) y VANNOTE y SWEENEY (1980) interpretaron el decline en tamaño en base a la premisa de que la temperatura afecta diferencialmente al crecimiento y al desarrollo. No obstante, esto último explicaría una disminución del tamaño a lo largo del período de emergencia en aquellas especies en las que la temperatura tiende a incrementarse a lo largo de dicho período y no en las que ocurre lo contrario. Esto justificaría en nuestro estudio la ausencia de declive en el tamaño observada en *L. maroccana* y el marcado descenso del tamaño a lo largo del período de vuelo que presentan las especies primaverales y primaverales-estivales, aunque no está de acuerdo con la inexistencia de dicho declive en *L. andalusiaca*, y haría esperar que en las especies otoñales, concretamente en *L. fusca*, esta disminución de tamaño no tuviera lugar. Esto nos hace suponer que además de la temperatura, otros factores reguladores de la emergencia se hallan implicados, tal y como se había señalado anteriormente en la introducción del presente capítulo.



7. ALIMENTACIÓN



7.1. INTRODUCCIÓN

La alimentación de los plec6pteros adultos ha sido poco estudiada en comparaci6n a la de las ninfas. Incluso tradicionalmente se ha pensado que las especies de plec6pteros, al menos las europeas, no ingerían alimento en su estadio imaginal, hecho que se apoyaba en las reducci6n de las piezas bucales que ocurre en los adultos (SCHOENEMUND, 1924; KÜHTREIBER, 1934; MERTENS, 1923), aunque como señala HYNES (1942), esto sólo se producía en el caso de los setipalpia, y ya BURMEISTER en 1839 había hecho la distinción entre los géneros *Nemoura* y *Semblis* de acuerdo a las piezas bucales desarrolladas o reducidas, respectivamente.

RUPRECHT (1990) afirmaba que las especies pertenecientes al grupo de los systellognatha siempre habían sido encontradas con el intestino vacío, salvo un individuo de *Chloroperla burmeisteri* citado por BRINCK (1949), que sí tenía contenido en el tracto intestinal, y la cita de un adulto de *Chloroperla tripunctata* que fue observado ingiriendo la hemolinfa de un tenthredínido (ROTHERAY y LISTON, 1985). HYNES (1941, 1976) afirmó que los systellognatha sólo bebían agua pero no se alimentaban en estado adulto, mientras que los nemuroideos sí necesitaban alimentarse, hecho que confirmó BRINCK (1949, en: KHOO, 1964), y previamente había demostrado HYNES (1942).

Finalmente, trabajos posteriores han demostrado que algunos perloideos pueden metabolizar lo que ingieren en estado adulto (RUPPRECHT, 1990); ZWICK (1973b) y SURDICK (1985) señalaron que el polen de conífera es el alimento usual de los cloroperlinos.

En cuanto a la superfamilia Nemouroidea, generalmente se acepta que se alimentan de líquenes y algas (FRISON, 1935; HYNES, 1941, 1942; BRINCK, 1949; RUPPRECHT, 1990), e incluso se ha mencionado la importancia que la dieta puede tener para la hembra de algunos nemuroideos en la producci6n de huevos maduros fertilizados (HYNES, 1942; BRINCK, 1949; ELLIOT, 1986 en: RUPPRECHT, 1990) o en la longevidad del adulto (HYNES, 1941; RUPPRECHT, 1990). RUPPRECHT (1990) mostró la existencia de metabolismo del alimento ingerido también en dos especies de filipalpia, *Nemurella pictetii* y *Leuctra nigra*, mediante la medida del di6xido de carbono radiactivo respirado. Incluso se conocen varias especies del género *Taniopteryx* que se alimentan de yemas y hojas de plantas, causando daños económicos en el

sector agrícola al alimentarse sobre frutales (NEWCOMER, 1918). También se han descrito daños a árboles y arbustos ornamentales por parte de plecópteros de esta superfamilia (SCHUH y MOTE, 1948; WINKLER, 1964).

Dentro de los anctartoperlaria, BENEDETTO (1970) señaló que *Jewettoperla munoai* (familia Gripopterygidos) se alimentaba de algas y hongos, y que experimentalmente la longevidad del adulto se prolongaba cuando se alimentaban, hasta 20 días en las hembras y 13 días en los machos, mientras que si no ingerían alimento morían generalmente al cabo de 50 horas. WISELY (1953) también señaló la ingesta de alimento, en este caso restos vegetales, en especies de la familia Gripopterygidos en Nueva Zelanda. Por su parte, HYNES (1974) observó que distintas especies de las familias Eustheniidos, Austropérlidos, Gripopterygidos (suborden Antarctoperlaria) y Notonemúridos (suborden Arctoperlaria) de Australia se alimentaban y producían heces durante su estado adulto.

En el presente capítulo analizaremos los componentes de la dieta de las especies de plecópteros presentes en Sierra Nevada, tanto de la superfamilia Nemuroidea como Perloidea, estudiando machos y hembras por separado. Asimismo estudiaremos la posible variación en la dieta a lo largo del período de vuelo de cada especie.

7.2. ALIMENTACIÓN EN PERLOIDEOS

Las tablas 7.1 a 7.8 reflejan la composición alimenticia de los ejemplares estudiados.

7.2.1. *Perla marginata* (tablas 7.1 y 7.2)

Únicamente se capturaron 3 machos y 4 hembras, de los que pudo estudiarse el contenido de su tracto digestivo. Sólo en 1 macho y 2 hembras se observó algún tipo de contenido intestinal (un 33,3% y un 50% respectivamente del total capturado). La cantidad de alimento por individuo fue muy pequeña: detritus en muy baja cantidad, algunas esporas de ascomicetos y un grano de

| | Julio n=1 (33,3%) | | |
|---------------------------------------|----------------------|-----|--------|
| | p | r | m(ES) |
| Polen de Pináceas | - | - | - |
| P. Gramináceas | - | - | - |
| Otros polenes | - | - | - |
| Esporas e hifas de Ascomicetes | - | - | - |
| M.O.P.F. | 100 | 100 | 100(-) |
| M.O.P.G. | - | - | - |
| Cianofíceas | - | - | - |
| Diatomeas | - | - | - |

Tabla 7.1. -Composición del contenido intestinal de los machos de *Perla marginata* a lo largo de su período de vuelo (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

| | Junio n=0 (0%) | | | Julio n=2 (66,7%) | | |
|---------------------------------------|-------------------|---|-------|----------------------|--------|----------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen de Pinácea | - | - | - | - | - | - |
| P. Gramináceas | - | - | - | - | - | - |
| Otros polenes | - | - | - | 50 | 0-40 | 20(20.0) |
| Esporas e hifas de Ascomicetes | - | - | - | 50 | 0-10 | 5(5.0) |
| M.O.P.F. | - | - | - | 100 | 50-100 | 75(25.0) |
| M.O.P.G. | - | - | - | - | - | - |
| Cianofíceas | - | - | - | - | - | - |
| Diatomeas | - | - | - | - | - | - |

Tabla 7.2. -Composición del contenido intestinal de las hembras de *Perla marginata* a lo largo de su período de vuelo (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

| | Mayo n=2 (28,6%) | | | Junio n=5 (55,6%) | | | Julio n=2 (66,7%) | | |
|---------------------------------------|---------------------|-------|----------|----------------------|------|--------|----------------------|--------|---------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen de Pinácea | 50 | 0-100 | 50(50.0) | - | - | - | - | - | - |
| P. Gramináceas | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Otros polenes | 50 | 0-50 | 25(25.0) | 40 | 0-<1 | <1(0) | 100 | 90-100 | 95(5.0) |
| Esporas e hifas de Ascomicetes | - | - | - | - | - | - | 50 | 0-10 | 5(5.0) |
| M.O.P.F. | 100 | <1-50 | 25(25.0) | 100 | 100 | 100(0) | 50 | 0-<1 | <1(0) |
| M.O.P.G. | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Cianofíceas | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Diatomeas | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Tabla 7.3.-Composición del contenido intestinal de los machos de *Isoperla grammatica* a lo largo de su periodo de vuelo (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

polen que, dado su tamaño, ocupó el 40% del contenido del tubo digestivo de un ejemplar.

Las mandíbulas, a diferencia de lo que ocurre en las ninfas, aparecían muy poco esclerotizadas y eran prácticamente vestigiales.

Todo lo anterior lleva a pensar que la alimentación imaginal no es muy importante para esta especie, e incluso es posible que la presencia de detritus sea un resto de lo que ha comido durante el final de su estadio de ninfa. Asimismo, la presencia de unas pocas esporas y un único grano de polen podría ser accidental, aunque la escasez de ejemplares dificulta la obtención de conclusiones.

7.2.2. *Isoperla grammatica* (tablas 7.3 y 7.4)

Se estudiaron 19 ejemplares macho, de los cuales 9 presentaron algún tipo de contenido en su tracto digestivo (47,4% del total). El porcentaje de ejemplares con contenido alimenticio aumentó conforme avanzó el período de vuelo.

La cantidad de alimento encontrado por individuo fue bastante baja, y normalmente no formaban paquetes. Los detritus en forma de materia particulada fina estaban presentes en todos los ejemplares y suponían en algunos casos el 100% del contenido. Los granos de polen también fueron frecuentes aunque poco abundantes, salvo en un individuo en el que aparecieron numerosos granos de polen de *Salix*. Los otros granos de polen presentes (de *Pinus*, de *Populus*, de *Trifolium* o de rosácea) no superaron las cuatro o cinco unidades por individuo. Por último, también se observaron ascosporas, pero en un único ejemplar.

Sólo 7 de los 16 ejemplares hembra estudiados presentaron contenido en el tracto digestivo (43,8% del total), y no se observó ninguna tendencia a lo largo del período de vuelo.

La cantidad de alimento encontrada por individuo fue, como en el caso de los machos, baja y el contenido apareció igualmente disperso, sin formar paquetes, salvo en un caso. El componente más frecuente de la dieta, y en casi todos los casos mayoritario, fue la materia particulada fina o detritus, seguida por las esporas de ascomicetos y en menor medida pólenes. En un ejemplar, el 100% de la dieta estuvo compuesto por una pequeña cantidad de materia

| | Mayo n=0 (0%) | | | Junio n=5 (62,5%) | | | Julio n=1 (33,3%) | | | Agosto n=1 (50%) | | |
|---------------------------------------|------------------|---|-------|----------------------|-------|----------|----------------------|----|-------|---------------------|-----|--------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen de Pinácea | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| P. Gramináceas | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Otros polenes | - | - | - | 60 | 0-20 | 9(4.0) | - | - | - | - | - | - |
| Esporas e hifas de Ascomicetes | - | - | - | 60 | 0-100 | 23(19.3) | 100 | 50 | 50(-) | - | - | - |
| M.O.P.F. | - | - | - | 80 | 0-100 | 68(17.4) | 100 | 50 | 50(-) | - | - | - |
| M.O.P.G. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 100 | 100 | 100(-) |
| Cianofíceas | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Diatomeas | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Tabla 7.4.-Composición del contenido intestinal de las hembras de *Isoperla grammatica* a lo largo de su período de vuelo (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

particulada gruesa (restos vegetales) presente en la parte anterior del tubo digestivo, a nivel de la cabeza.

En cuanto a las piezas bucales, tanto en machos como en hembras, se presentaban reducidas con respecto a las de las ninfas, aunque aparecían esclerotizadas.

7.2.3. *Isoperla nevada* (tablas 7.5 y 7.6)

De los 51 ejemplares macho montados, 31 (60,8%) presentaron contenido en el tracto digestivo, que fue más abundante a nivel del abdomen, pero que también estuvo presente a nivel de la cabeza y del tórax.

En cuanto a la abundancia de comida, si bien en general no era muy elevada, en algunos casos el contenido era considerable (superando en alguna ocasión los 300 granos de polen). En cuanto a los componentes, el polen fue frecuente y abundante. Resulta clara una disminución del contenido en polen de pinácea desde mayo a julio, con un claro predominio en este último mes del polen de poácea. Entre los otros pólenes presentes es destacable la presencia de polen de labiadas, muy frecuentes y abundantes a finales del mes de junio, y de polen de compuestas desde julio a septiembre. Otros pólenes presentes en menores porcentajes, de uno a pocos granos, son los de *Salix*, de *Quercus* y de rosáceas, este último en una sólo ocasión. Los detritus, materia particulada fina, ocupan también un porcentaje elevado del contenido digestivo (entre un 31 y un 100% del total), y en menor medida la materia orgánica gruesa. Por último las cianofíceas y, con mayor frecuencia las esporas e hifas de ascomicetos, completan el cuadro de la composición alimenticia de estos animales.

Se estudiaron 55 ejemplares hembra, de los que 31 (56,4%) presentaron contenidos en el tracto digestivo. La cantidad de alimento presente por individuo no era, como en los machos, demasiado alta (aunque en un caso superase los 400 granos de polen de poácea en un ejemplar).

El polen supuso una fracción importante de la dieta, más de un 40% en todos los casos. El polen de pinácea disminuyó a lo largo del período de vuelo desde el mes de junio hasta julio, para desaparecer de la dieta a partir de ese mes. El polen de poácea, de acuerdo con su floración

| | Mayo n=2 (40%) | | | Junio n=6 (54,5%) | | | Julio n=6 (100%) | | | Septiembre n=2 (66,7%) | | | Octubre n=1 (100%) | | |
|---------------------------------------|-------------------|-------|------------|----------------------|-------|------------|---------------------|-------|------------|---------------------------|-------|------------|-----------------------|-----|--------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen of Pinácea | 100 | 45-94 | 69,5(24.5) | 33,3 | 0-16 | 3,2(2.6) | 16,7 | 0-<1 | <1(0) | - | - | - | - | - | - |
| P. Gramináceas | 50 | 0-27 | 13,5(13.5) | 33,3 | 0-9 | 2,3(1.6) | 50 | 0-100 | 49,2(22.0) | - | - | - | - | - | - |
| Otros polenes | 100 | 5-28 | 16,5(11.5) | 66,7 | 0-98 | 44,8(19.7) | 66,7 | 0-6 | 1,8(1.2) | 100 | 20-95 | 57,5(37.5) | - | - | - |
| Esporas e hifas de Ascomicetes | 50 | 0-<1 | <1(0) | 50 | 0-8 | 1,3(1.3) | 33,3 | 0-<1 | <1(0) | 100 | 0-<1 | <1(0) | - | - | - |
| M.O.P.F. | 50 | 0-1 | 0,5(0.5) | 83,3 | 0-100 | 40(20.0) | 83,3 | 0-100 | 31,2(16.3) | 100 | 5-80 | 42,5(37.5) | 100 | 100 | 100(0) |
| M.O.P.G. | - | - | - | 16,7 | 0-40 | 6,7(6.7) | 50 | 0-60 | 17,8(11.4) | - | - | - | - | - | - |
| Cianofíceas | - | - | - | 50 | 0-8 | 1,7(1.3) | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Diatomeas | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Tabla 7.5.- Composición del contenido intestinal de los machos de *Isoperla nevada* a lo largo de su periodo de vuelo (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

| | Mayo n=0 (0%) | | | Junio n=10 (47,6%) | | | Julio n=13 (59,1%) | | | Agosto n=6 (100%) | | | Septiembre n=2 (66,7%) | | |
|---------------------------------------|------------------|---|-------|-----------------------|-------|------------|-----------------------|-------|------------|----------------------|-------|------------|---------------------------|--------|---------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen of Pinácea | - | - | - | 50 | 0-98 | 22,7(12.9) | 30,1 | 0-100 | 7,8(7.7) | - | - | - | - | - | - |
| P. Gramináceas | - | - | - | 30 | 0-100 | 29,3(14.9) | 30,8 | 0-100 | 30,5(13.2) | 16,7 | 0-95 | 15,8(15.8) | - | - | - |
| Otros polenes | - | - | - | 70 | 0-90 | 10,6(8.9) | 46,2 | 0-75 | 10,6(6.1) | 50 | 0-68 | 28(13.1) | 100 | 90-100 | 95(5.0) |
| Esporas e hifas de Ascomicetes | - | - | - | 60 | 0-2 | 0,2(0.2) | 53,8 | 0-90 | 8,5(6.9) | 83,3 | 0-100 | 23,7(15.5) | 100 | 0-<1 | <1(0) |
| M.O.P.F. | - | - | - | 50 | 0-85 | 14,6(9.5) | 76,9 | 0-100 | 32,8(11.9) | 100 | 0-50 | 19(8.8) | 100 | <1-10 | 5(5.0) |
| M.O.P.G. | - | - | - | 60 | 0-100 | 22,6(12.8) | 46,2 | 0-45 | 5,2(3.7) | 50 | 0-50 | 13,5(8.6) | - | - | - |
| Cianofíceas | - | - | - | - | - | - | 7,7 | 0-25 | 1,9(1.9) | - | - | - | - | - | - |
| Diatomeas | - | - | - | - | - | - | 15,4 | 0-25 | 2,7(2.0) | - | - | - | - | - | - |

Tabla 7.6.-Composición del contenido intestinal de las hembras de *Isoperla nevada* a lo largo de su período de vuelo (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

más tardía, fue abundante durante los meses de junio y julio, para descender su porcentaje en agosto, época a partir de la cual se incrementa la proporción de otros pólenes en el contenido digestivo, especialmente los de compuestas y los de labiadas. Las esporas e hifas de ascomicetos también fueron frecuentes en la dieta, alcanzando en el mes de agosto un porcentaje alto del volumen medio del contenido intestinal (más de un 20%). La materia orgánica fina, y en menor medida la materia orgánica gruesa, constituyeron también una fracción considerable de la dieta, a diferencia de las cianofíceas y las diatomeas centrales, cuya presencia no fue muy frecuente y en volúmenes bajos.

Las piezas bucales, tanto en machos como en hembras, se presentaron esclerotizadas, pero algo reducidas con respecto a las de la ninfa.

7.2.4. *Chloroperla nevada* (tablas 7.7 y 7.8)

De los 23 ejemplares macho montados, 14 presentaron contenido intestinal (60,9%), aunque la proporción de machos con alimento fue mayor en junio que en julio. La cantidad de alimento encontrada varió mucho de unos ejemplares a otros, y la situación de los paquetes alimenticios (aunque en algunos casos aparecían como partículas sueltas) también fue muy variable; en la mayoría de los individuos se situaban a nivel del abdomen, pero podían hacerlo a nivel del tórax o de la cabeza, o a lo largo de todo el tubo digestivo de un modo más o menos continuo, correspondiendo con distintas fases del proceso digestivo.

El componente mayoritario de la dieta estaba constituido por granos de polen que, salvo en un caso, constituyeron el 100% del contenido. Hasta comienzos del mes de julio, el polen dominante, en número de granos y en volumen ocupado en el tracto digestivo fue el de pinácea (género *Pinus*) (n= 10) (entre un 95 y un 100% del contenido), pero a partir de esta fecha fue el polen de poácea (gramíneas) el que supuso casi el 100% de la dieta (n= 3), guardando relación con el desplazamiento temporal de la floración de ambos grupos de especies botánicas. En menor proporción, pero presente en la mayor parte de los individuos analizados, estaba el polen de *Quercus* (entre 1 y 12 granos por animal, frente a los más de 150 que podían aparecer de pinácea

| | Junio n=10 (66,7%) | | | Julio n=4 (50%) | | |
|---------------------------------------|-----------------------|--------|-----------|--------------------|-------|----------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen de Pinácea | 100 | 50-100 | 90,7(5.4) | 50 | 0-100 | 25(25.0) |
| P. Gramináceas | - | - | - | 75 | 0-100 | 75(25.0) |
| Otros polenes | 70 | 0-10,3 | 1,4(1.0) | 75 | 0<-1 | <1(0) |
| Esporas e hifas de Ascomicetes | 50 | 0-1.6 | <1(0) | 75 | 0<-1 | <1(0) |
| M.O.P.F. | 60 | 0-10 | 1(1.0) | - | - | - |
| M.O.P.G. | 30 | 0-20 | 2(2.0) | 10 | 0<-1 | <1(0) |
| Cianofíceas | 20 | 0-50 | 5(5.0) | 25 | 0<-1 | <1(0) |
| Diatomeas | - | - | - | 25 | 0<-1 | <1(0) |

Tabla 7.7.- Composición del contenido intestinal de los machos de *Chloroperla nevada* a lo largo de su período de vuelo (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

o póacea), de compuestas (de 0 a 4 granos por individuos) y de salicácea (*Salix*, de 0 a 5), así como de *Juglans regia* y *Plantago* (de 0 a 1 grano en algunos ejemplares aislados).

Otros componentes hallados en el interior del tubo digestivo son las ascosporas y las hifas de ascomicetos, estas últimas menos frecuentes, que aparecieron en casi todos los ejemplares pero sin llegar a constituir un volumen considerable de la dieta (menos del 1%), las cianofíceas, que normalmente ocupan un volumen despreciable, aunque en una ocasión llegaron a ocupar casi el 50% del volumen de alimento en el digestivo junto a un 50% de polen de pináceas, y las algas diatomeas (*Pinnularia*), de las que tan sólo se encontró un ejemplar. Por último, en algunos ejemplares se observaron pequeñas cantidades de detritus.

La presencia de ejemplares sin contenido en el tracto digestivo aumentó conforme avanzaba el período de vuelo de la especie especialmente en las zonas más bajas del área de estudio.

| | Junio n=14 (100%) | | | Julio n=25 (96,2%) | | | Agosto n=4 (80%) | | | Septiembre n=1 (33,3%) | | |
|---|----------------------|-------|------------|-----------------------|-------|-----------|---------------------|-------|------------|---------------------------|----|-------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen of Pinácea | 64,3 | 0-100 | 48,4(12.9) | 32 | 0-100 | 13,6(6.5) | - | - | - | - | - | - |
| P. Gramináceas | 28,6 | 0-100 | 23,2(11.3) | 76 | 0-100 | 66,7(9.1) | 50 | 0-100 | 49,5(28.6) | - | - | - |
| Otros polenes | 92,9 | 0-100 | 20,6(9.3) | 52 | 0-100 | 15,6(6.9) | 75 | 0-4 | 1,8(0.9) | 100 | <1 | <1(-) |
| Esporas e hifas de Ascomicetes | 78,6 | 0-<1 | <1(0) | 72 | 0-<1 | <1(0) | 100 | <1 | <1(0) | 100 | <1 | <1(-) |
| M.O.P.G. | 35,7 | 0-50 | 3,9(3.6) | 56 | 0-100 | 4(4.0) | 75 | 0-<1 | <1(0) | 100 | 50 | 50(-) |
| M.O.P.F. | 28,6 | 0-50 | 3,9(3.6) | 36 | 0-1 | <1(0) | 75 | 0-98 | 48,6(27.9) | 100 | 50 | 50(-) |
| Cianofíceas | 14,3 | 0-<1 | <1(0) | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Diatomeas | - | - | - | 8 | 0-<1 | <1(0) | - | - | - | - | - | - |

Tabla 7.8.- Composición del contenido intestinal de las hembras de *Chloroperla nevada* a lo largo de su periodo de vuelo (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

Se transparentaron un total de 48 hembras, de las cuales sólo 14 no presentaron ningún contenido alimenticio en el tubo digestivo, frente a 34 que sí lo presentaron (70,8%).

La cantidad de alimento, así como el porcentaje de ejemplares con contenido intestinal, fue en general también superior a la observada en los machos, apareciendo en algunas ocasiones concentraciones de varios cientos de granos de polen. No obstante la cantidad de alimento era variable, e igualmente la posición que éste ocupaba a lo largo del tubo digestivo.

La composición del alimento fué básicamente semejante a la de los machos. Al comienzo del periodo de vuelo el polen de pinácea supone casi el 100% de la dieta (n= 9, más 12 ejemplares que fueron diseccionados para otro estudio y por lo tanto no aparecen recogidos en la tabla 7.8, pero en los que fueron analizados sus contenidos digestivos dando un porcentaje mayoritario de polen de pinácea), para ser reemplazado posteriormente en el tiempo por polen de poácea (n= 20) a partir de finales del mes de junio. A final del periodo de vuelo de la especie en el área de estudio (finales de agosto y comienzos de septiembre) aparecieron ejemplares con materia particulada gruesa (posiblemente tejidos de origen vegetal) (n= 3). Los restantes ejemplares o bien presentaron polen de pinácea y de fagácea (*Quercus*) al 50% (n= 1), de pinácea y de poácea al 50% (n= 1), de poácea y salicácea al 50% (n=1) o bien casi un 100% de salicácea (n= 4) o de *Populus* (n= 1). Por último 4 individuos presentaron muy poco contenido digestivo compuesto por detritus fino, materia particulada gruesa (posiblemente restos de tejidos vegetales) y algún grano de polen.

Al igual que en los machos de su especie, era común la presencia, entre los componentes minoritarios en volumen de la dieta, de ascosporas e hifas de ascomicetos (en prácticamente todos los ejemplares, pero representando una parte insignificante del alimento total), cianofíceas (en algún ejemplar), pólenes diversos (*Quercus*, *Salix*, rosáceas y compuestas), materia particulada fina o detritus, materia particulada gruesa (restos vegetales) y en una ocasión un alga diatomea del grupo de las centrales.

En todos los ejemplares observados, machos y hembras, las mandíbulas estaban bien esclerotizadas y eran, en apariencia, perfectamente funcionales, aunque estaban algo más reducidas que en las ninfas.

7.2.5. Discusión general

Una primera idea que podemos extraer de los resultados obtenidos es que algunos plecópteros de la superfamilia Perloidea, en contra de la idea generalizada de muchos autores, consumen alimento de forma habitual en su estado adulto.

La dieta es variada y abarca distintos componentes (tablas 1 a 8). Para ambos sexos, los principales componentes de la dieta incluyen diferentes tipos de polen, materia orgánica particulada fina (M.O.P.F), materia orgánica particulada gruesa (M.O.P.G) y esporas e hifas de ascomicetos.

A partir de la frecuencia y la abundancia con la que estos elementos aparecen en la dieta, podemos separar aquellos que forman una parte importante de la alimentación (mayoritarios), como es el caso de los granos de polen, de otros elementos, caso de las algas, cuya presencia es probablemente accidental (acompañantes). Un tercer tipo de alimentos (minoritarios), como las esporas e hifas de ascomicetos, a pesar de su alta frecuencia de aparición, pocas veces ocupan un volumen considerable de la dieta.

En lo que respecta a la variación de la dieta a lo largo del período de vuelo, es destacable la disminución progresiva de la cantidad de polen de pinácea desde el mes de mayo-junio en adelante frente al aumento de polen de poácea, sobre todo en junio-julio y algo menos en agosto, coincidiendo con su floración más tardía. De hecho, estudios de la concentración de polen en la atmósfera de Granada muestran que durante los últimos seis meses del año (julio a diciembre) el polen de plantas herbáceas predomina sobre otros pólenes (ALBA y DIAZ DE LA GUARDIA, 1996). En la ciudad de Granada la concentración de polen de *Pinus* es mayor desde marzo a mayo-junio; en todo caso, las mayores concentraciones de polen de poácea aparecen desde mayo en adelante.

Los pólenes de otras especies botánicas (*Quercus*, *Salix*, *Populus*, *Juglans*, etc.) suelen ser minoritarios, aunque en algunos casos la proporción de alguno de ellos, o de otros como los de compuestas y de labiadas, puedan ser altos. Por su parte, la materia orgánica es más abundante en la dieta durante los últimos meses.

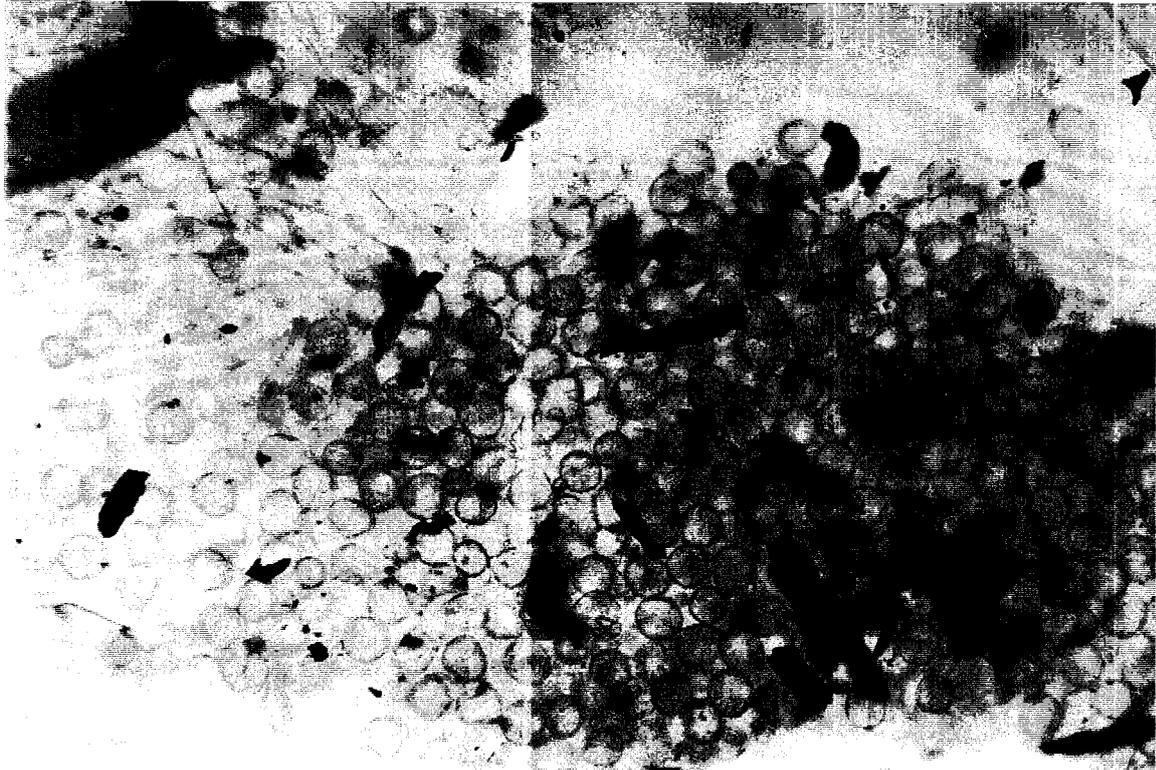


Fig. 10.1. Masa de polen con materia particulada gruesa en el intestino de *Chloroperla nevada*.

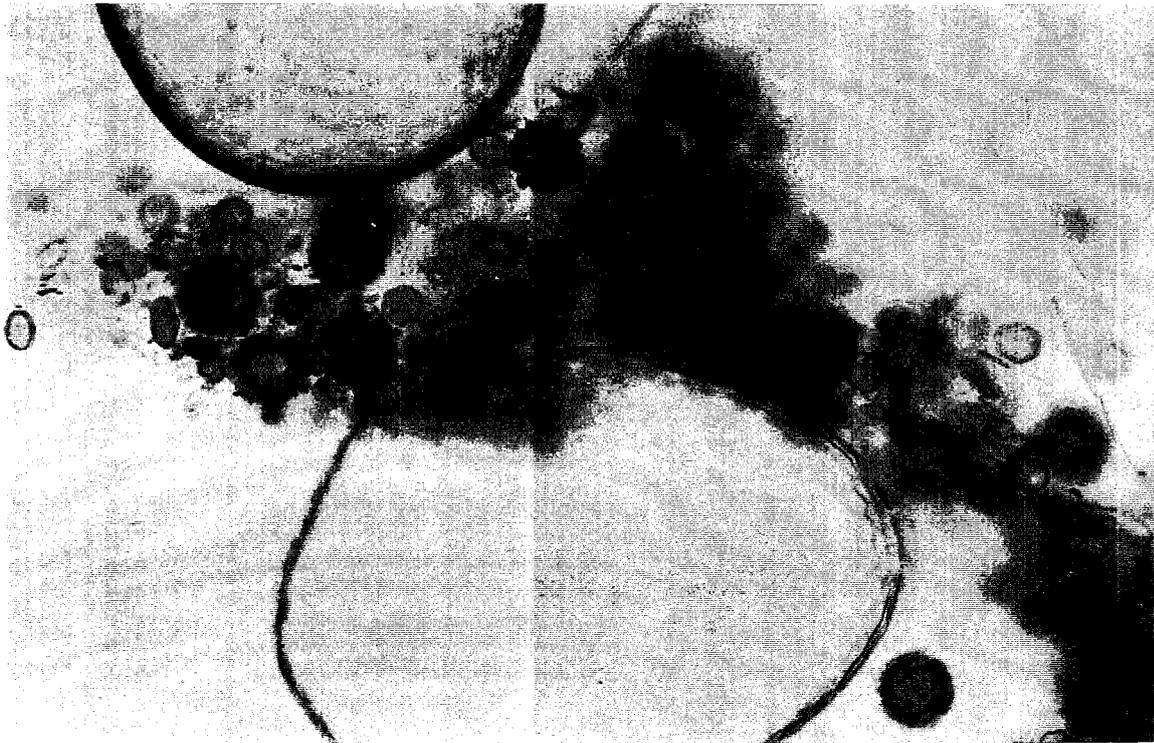


Fig. 10.2. Huevos y contenido intestinal (granos de polen de Compositae y otras plantas) de *Isoperla nevada*

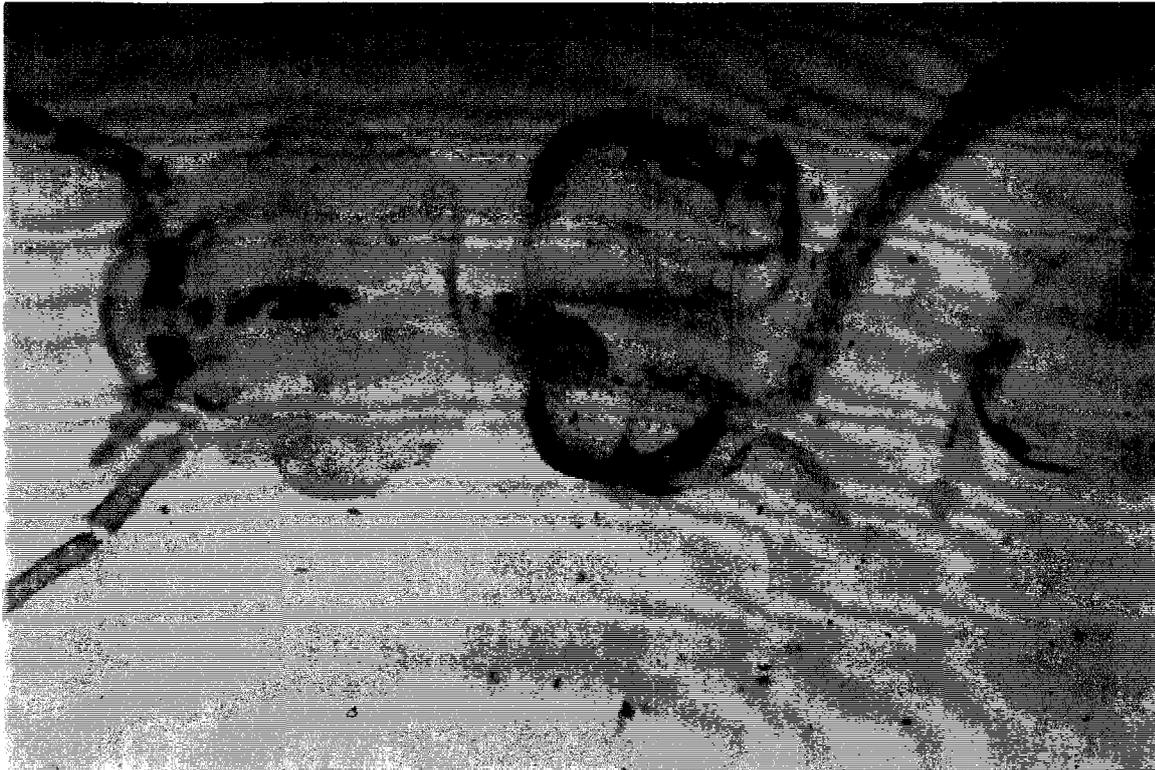


Fig. 10.3. Contenido intestinal de *Chloroperla nevada*

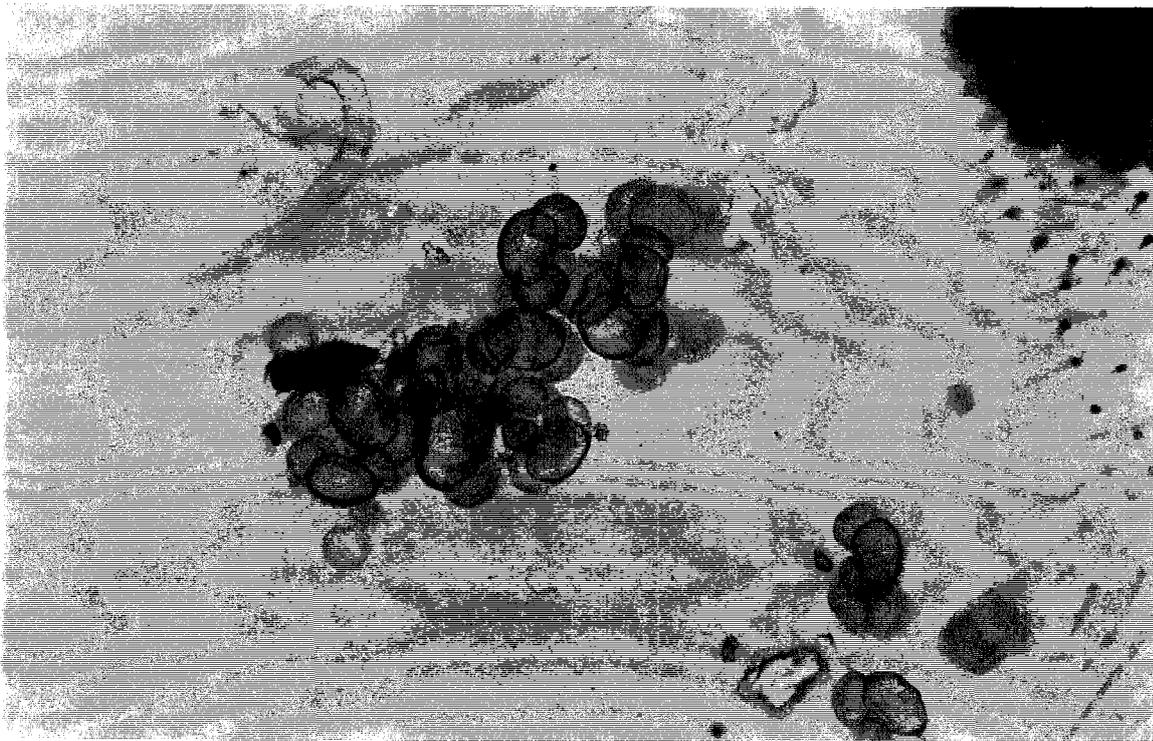


Fig. 10.4. Granos de polen de *Pinus* en el intestino de *Chloroperla nevada*.

Cabe pensar, por lo tanto, en una cierta selección en la toma de alimento por parte de las especies estudiadas de las familias Perlodidae y Chloroperlidae, al menos en lo que a polen se refiere. Si bien pináceas y poáceas son especies dominantes en el área de estudio y su floración coincide aproximadamente con el período de vuelo de las especies en estudio, otras especies de floración primaveral, como *Salix* y *Populus*, también abundantes en la zona de estudio, raras veces constituían altos porcentajes en el volumen de alimento consumido.

El estado intacto de la exina de los granos de polen se explicaría, posiblemente, porque el contenido es extraído por difusión, como es común en muchos insectos palinófagos (VIEJO MONTESINOS, 1996).

La ausencia de aparatos bucales especializados nos hace pensar que no tomarían néctar de las flores, lo que se apoya también en el hecho de que suelen tomar pólenes de plantas anemófilas. Las piezas bucales aparecen algo reducidas, con respecto a las de las ninfas, en el caso de *Chloroperla* e *Isoperla*, aunque aparecen esclerotizadas y aparentemente funcionales. En el caso de *Perla* esta reducción es extrema, ya que aparecen en los adultos como vestigios membranosos lo que en la ninfa eran mandíbulas y maxilas fuertemente esclerotizadas y dentadas. Esta variación en todos los casos va apareada al abandono del régimen alimenticio depredador propio de las ninfas. Esta reducción de las mandíbulas, que es máxima en *Perla*, seguida por *Isoperla* y en menor proporción por *Chloroperla*, ya había sido señalada para los tres géneros por BRINCK (1949).

Los datos nos muestran una diferencia aparente en la cantidad de alimento consumida por las distintas especies, que en el caso de *C. nevada* es máxima (encontrándose en algunas ocasiones casi todo el tubo digestivo repleto de alimento), seguido por ambas especies del género *Isoperla*, y por último *P. marginata*, en la que la cantidad de alimento es muy pequeña, por lo que muy probablemente la ingestión es accidental, y en todo caso nuestras observaciones indican que la alimentación no tendría gran importancia para esta especie durante el estadio imaginal. Esta observación en la cantidad de alimento encontrada va relacionada también con el porcentaje de especímenes que presentan contenido alimenticio sobre el total estudiado para cada especie (tablas 1 a 8).

Las diferencias entre sexos dentro de una especie, en lo que respecta a la cantidad de

alimento y porcentaje de ejemplares con alimento, únicamente es destacable en el caso de *Chloroperla*, en las que las hembras superan a los machos.

Otras observaciones, realizadas en laboratorio, mostraron que tanto *C. nevada* como *I. nevada* tomaban agua y polen de pino si se les proporcionaba. También se observó la presencia de exinas de polen en los excrementos de *C. nevada*.

7.3. ALIMENTACIÓN EN NEMUROIDEOS

Las tablas 7.9 a 7.20 muestran la composición del contenido del tracto digestivo de los ejemplares estudiados. A diferencia de lo que ocurría en la superfamilia anterior, en la que se observaba una cierta variación de la dieta a lo largo del período de vuelo (fundamentalmente en el tipo de pólenes ingeridos), en la superfamilia Nemuroidea eso no suele ocurrir, y en tal caso se ha señalado en el texto, por lo que hemos decidido confeccionar tablas globales, sin desglosar los resultados por meses.

7.3.1. *Amphinemura triangularis* (tabla 7.9)

Un elevado porcentaje de los ejemplares estudiados (el 95,5% de las 22 hembras estudiadas y el 83,3% de los 18 machos estudiados) presentaron contenido intestinal, en muchos casos abundante, lo que indica la importancia que la alimentación debe tener para los adultos de esta especie. Las piezas bucales, tanto de machos como de hembras, están perfectamente esclerotizadas y no se observa reducción de éstas respecto a las de las ninfas.

Los componentes principales de la dieta son los cianolíquenes, que ocupan entre 2/3 y 3/4 del contenido digestivo, seguido por cianofíceas y pólenes de pináceas, estos últimos más abundantes en los últimos meses del período de vuelo. Los restantes componentes suelen aparecer en bajas proporciones y, en muchas ocasiones, es presumible que su ingestión ocurra de un modo accidental, mezclados con los componentes fundamentales de la alimentación de la especie.

| | ♀ ♀ total n= 21 (95,5%) | | | ♂ ♂ total n= 15 (83,3%) | | |
|----------------------|----------------------------|-------|-----------|----------------------------|-------|------------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen Pinácea | 66,7 | 0-97 | 9,7(5,4) | 60 | 0-88 | 15,8(7,5) |
| Otros polenes | 52,4 | 0-2 | <1(0,1) | 53,3 | 0-25 | 4,0(2,1) |
| Cianolíquenes | 76,2 | 0-100 | 74,2(9,3) | 60 | 0-100 | 63,1(11,4) |
| Cianofíceas | 19,0 | 0-100 | 14,0(7,6) | 6,7 | 0-100 | 6,7(6,7) |
| Ascomicetes | 4,8 | 0-34 | 1,6(1,6) | 13,3 | 0-1 | <1(0,1) |
| M.O.P.F. | - | - | - | 13,3 | 0-100 | 10,7(7,5) |
| M.O.P.G. | 28,6 | 0-5 | <1(0,2) | 6,7 | 0-20 | 1,3(1,3) |

Tabla 7.9.- Composición del contenido intestinal de *Amphinemura triangularis* (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

| | ♀ ♀ total n= 14 (70%) | | | ♂ ♂ total n= 7 (70%) | | |
|----------------------|--------------------------|-------|------------|-------------------------|-------|------------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen Pinácea | 21,4 | 0-10 | <1(0,7) | 14,3 | 0-<1 | <1(0,0) |
| Otros polenes | 35,7 | 0-4 | <1(0,3) | 14,3 | 0-<1 | <1(0,0) |
| Cianolíquenes | 50 | 0-100 | 49,6(13,8) | 42,9 | 0-100 | 42,9(20,2) |
| Cianofíceas | 42,9 | 0-100 | 42,8(13,7) | 28,6 | 0-100 | 28,6(18,4) |
| Ascomicetes | - | - | - | 28,6 | 0-100 | 14,4(14,3) |
| M.O.P.F. | 7,1 | 0-86 | 6,1(6,1) | 14,3 | 0-60 | 8,6(8,6) |
| M.O.P.G. | 21,4 | 0-3 | <1(0,3) | 14,3 | 0-39 | 5,6(5,6) |

Tabla 7.10.- Composición del contenido intestinal de *Protonemura alcazaba* (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

7.3.2. *Protonemura alcazaba* (tabla 7.10)

La proporción de ejemplares hallados con contenido intestinal (70%) fue similar para ambos sexos (14 de las 20 hembras estudiadas y 7 de los 10 machos estudiados), y la cantidad de alimento fue en algunos casos abundante. Las piezas bucales no presentaron reducción con respecto a las de las ninfas.

Los componentes principales de la dieta son los cianolíquenes y cianofíceas, que constituyen en ambos casos más de un 70% de la alimentación. En el caso de los machos cabe destacar el porcentaje, casi un 15%, que representan las hifas y esporas de ascomicetes. La materia orgánica particulada fina y gruesa, esta última sólo en el caso de los machos, representó en algunos ejemplares una fracción considerable del contenido digestivo. Los pólenes aparecieron en porcentajes muy bajos, inferiores al 1% del contenido digestivo, por lo que su aporte a la dieta es muy poco significativo, y su presencia suele ser accidental. Sólomente una hembra de la especie presentó polen en una cantidad considerable en el mes de julio, lo que supuso un 14% del contenido total.

7.3.3. *Protonemura meyeri* (tabla 7.11)

Aproximadamente la mitad de los ejemplares estudiados, tanto machos como hembras, presentaron alimento en su tracto digestivo (25 de las 48 hembras estudiadas y 20 de los 38 machos estudiados). La cantidad de alimento fue variable entre ejemplares, aunque en muchos casos formaba grandes paquetes de alimento. Las piezas bucales, como en la especie anterior, aparecieron esclerotizadas y sin reducción aparente respecto a las de las ninfas.

Los componentes mayoritarios de la dieta fueron muy similares a lo largo del dilatado período de vuelo de la especie, si bien las proporciones de estos componentes entre ambos sexos difería: los cianolíquenes son el componente fundamental de la alimentación de los machos, seguido por cianofíceas e hifas y esporas de ascomicetes. En el caso de las hembras, el componente principal eran las cianofíceas, seguidas por cianolíquenes y en último lugar los

ascomicetes, tanto hifas como esporas. La materia particulada gruesa y fina y el polen de pináceas alcanzó en algunas hembras una fracción considerable de la dieta, aunque en conjunto ninguno de ellos superó el 10% de la alimentación de las hembras de esta especie. En el caso de los machos estos componentes aparecieron aún en menor medida, y en el conjunto de los machos de la especie no supusieron más de un 1% de la dieta.

7.3.4. *Nemoura cinerea* (tabla 7.12)

Debido a la escasez de especímenes capturados de esta especie, tan sólo se pudo estudiar el contenido alimenticio de 2 hembras y 3 machos, aunque uno de éstos últimos presento el tracto digestivo sin alimento. La cantidad de alimento, en los especímenes con contenido intestinal, fue elevada. Las piezas bucales, en machos y hembras, aparecieron perfectamente esclerotizadas.

Los componentes presentes en los tractos digestivos estudiados muestran una predominancia de los cianolíquenes y cianofíceas en general, aunque la dieta es muy variada e incluye diversos componentes y en proporciones muy diferentes entre ejemplares, esto unido al bajo número de ejemplares estudiados dificulta la extracción de conclusiones sobre los componentes fundamentales de la dieta de la especie.

7.3.5. *Capnia nigra* (tabla 7.13)

Tan sólo se pudo estudiar el contenido del tracto digestivo de una hembra de esta especie, ya que ningún macho ha sido capturado durante nuestros muestreos. Las piezas bucales no se hallaban reducidas respecto a las de las ninfas.

El contenido intestinal de la hembra estaba compuesto exclusivamente por cianolíquenes en una cantidad considerable. De todos modos, y aunque resulta difícil sacar conclusiones, cabe suponer, por comparación con otras especies de plecópteros capturadas en el mismo período, que éste sea al menos uno de los componentes básicos de su dieta.

| | ♀ ♀ total n= 25 (52,1%) | | | ♂ ♂ total n= 20 (52,6%) | | |
|----------------------|----------------------------|-------|------------|----------------------------|-------|------------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen Pinácea | 16 | 0-60 | 3,0(2,4) | 10 | 0-<1 | <1(0,0) |
| Otros polenes | 12 | 0-5 | <1(0,2) | 20 | 0-<1 | <1(0,0) |
| Cianolíquenes | 36 | 0-100 | 31,5(9,0) | 65 | 0-100 | 64,4(10,9) |
| Cianofíceas | 48 | 0-100 | 47,1(10,0) | 20 | 0-100 | 20,0(9,2) |
| Ascomícetes | 12 | 0-100 | 8,2(5,5) | 10 | 0-100 | 15,0(8,2) |
| M.O.P.F. | 4 | 0-95 | 3,8(3,8) | 5 | 0-10 | <1(0,5) |
| M.O.P.G. | 12 | 0-100 | 6,1(4,4) | 20 | 0-2 | <1(0,1) |

Tabla 7.11.-Composición del contenido intestinal de *Protonemura meyeri* (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

| | ♀ ♀ total n= 2 (100%) | | | ♂ ♂ total n= 2 (66,7%) | | |
|----------------------|--------------------------|-------|------------|---------------------------|-------|------------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen Pinácea | 50 | 0-8 | 4,0(4,0) | 50 | 0-40 | 20,0(20,0) |
| Otros polenes | 50 | 0-<1 | <1(0,1) | - | - | - |
| Cianolíquenes | 50 | 0-30 | 15,0(15,0) | 50 | 0-100 | 50,0(50,0) |
| Cianofíceas | 50 | 0-100 | 50,0(50,0) | 50 | 0-60 | 30,0(30,0) |
| Ascomícetes | - | - | - | - | - | - |
| M.O.P.F. | 50 | 0-22 | 11,0(11,0) | - | - | - |
| M.O.P.G. | 50 | 0-40 | 20,0(20,0) | - | - | - |

Tabla 7.12.-Composición del contenido intestinal de *Nemoura cinerea* (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

7.3.6. *Capnioneura mitis* (tabla 7.14)

La proporción de individuos hallados con contenido intestinal fue superior en machos (un 90,2% de los 51 machos estudiados) que en hembras (un 72,4% de las 58 hembras estudiadas), aunque en ambos casos aparecieron ejemplares con mucha o poca cantidad de contenido, sin que se observase diferencia en la cantidad de alimento entre sexos. Las piezas bucales aparecieron perfectamente esclerotizadas en ambos sexos y sin mostrar reducción respecto a las de las ninfas.

A pesar de lo prolongado en el tiempo del período de vuelo de esta especie la dieta fue bastante homogénea, sin presentar variaciones a lo largo de dicho período, y estuvo compuesta fundamentalmente por cianolíquenes, cianofíceas y esporas e hifas de ascomicetes. Los fragmentos vegetales, materia orgánica particulada gruesa, ocuparon en algún caso aislado un porcentaje elevado de la dieta, aunque regularmente constituía junto a la materia orgánica particulada fina o detritus y los pólenes una fracción muy pequeña de ésta.

7.3.7. *Leuctra andalusiaca* (tabla 7.15)

La proporción de ejemplares hallados con contenido intestinal fue del 74,2% en las hembras (23 de las 31 hembras estudiadas) y del 85% en los machos (17 de los 20 machos estudiados), y la cantidad de alimento fue en algunos casos abundante, sin aparecer diferencias en cuanto a cantidad entre machos y hembras. Las piezas bucales aparecieron bien esclerotizadas.

En el caso de las hembras el componente fundamental de la dieta son las cianofíceas, seguidas por los cianolíquenes y el polen de pinácea en último lugar como componentes principales, si bien los restos vegetales pueden tener cierta importancia en la proporción del contenido digestivo en algunos casos. En los machos el componente fundamental de la dieta son los cianolíquenes seguidos por los pólenes de pinácea y las cianofíceas. Otros pólenes y detritus, este último en el caso de los machos, son los componentes menos representados en la dieta.

| | ♀ ♀ total n= 1 (100%) | | |
|----------------------|--------------------------|-----|-------|
| | p | r | m(ES) |
| Polen Pinácea | - | - | - |
| Otros polenes | - | - | - |
| Cianolíquenes | 100 | 100 | 100 |
| Cianofíceas | - | - | - |
| Ascomicetes | - | - | - |
| M.O.P.F. | - | - | - |
| M.O.P.G. | - | - | - |

Tabla 7.13.- Composición del contenido intestinal de *Capnia nigra* (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

| | ♀ ♀ total n= 42 (72,4%) | | | ♂ ♂ total n= 46 (90,2%) | | |
|----------------------|----------------------------|-------|-----------|----------------------------|-------|-----------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen Pinácea | 19 | 0-23 | 1,2(0,6) | 2,1 | 0-2 | <1(0,0) |
| Otros polenes | 28,5 | 0-16 | <1(0,4) | 2,1 | 0-<1 | <1(0,0) |
| Cianolíquenes | 50 | 0-100 | 45,7(7,5) | 50 | 0-100 | 50,0(7,4) |
| Cianofíceas | 40,4 | 0-100 | 39,8(7,6) | 19,5 | 0-100 | 19,6(5,9) |
| Ascomicetes | 9,5 | 0-100 | 9,4(4,5) | 23,9 | 0-100 | 22,6(6,1) |
| M.O.P.F. | 7,1 | 0-82 | 3,0(2,1) | 10,8 | 0-100 | 7,8(3,8) |
| M.O.P.G. | 9,5 | 0-9 | <1(0,2) | 10,8 | 0-2 | <1(0,0) |

Tabla 7.14.- Composición del contenido intestinal de *Capnioneura mitis* (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

7.3.8. *Leuctra franzi paenibetica* (tabla 7.16)

Únicamente se capturaron dos hembras en nuestros muestreos, por lo que resulta difícil sacar conclusiones sobre su alimentación. De los dos ejemplares, sólo uno presentó el tubo digestivo con contenido alimenticio, compuesto por cianolíquenes. Las piezas bucales aparecen bien esclerotizadas.

7.3.9. *Leuctra fusca* (tabla 7.17)

Se estudiaron 46 hembras y 58 machos, de los que 34 (73,9%) y 45 (77,6%) respectivamente presentaron contenido intestinal. Las piezas bucales se presentaron bien esclerotizadas.

Los componentes principales de la dieta fueron en el caso de los machos los cianolíquenes y en el caso de las hembras las cianofíceas, seguidas por los cianolíquenes. Es destacable la ausencia de cianofíceas, salvo aquellas que forman parte de los cianolíquenes, en la dieta de los machos, y la importancia de éstas en la alimentación de las hembras. Los restantes componentes, aunque en algún ejemplar lleguen a constituir una fracción considerable de la dieta (normalmente cuando la cantidad de alimento es baja), en su conjunto no constituyen parte importante de la alimentación de la especie.

7.3.10. *Leuctra iliberis* (tabla 7.18)

La proporción de ejemplares encontrados con contenido digestivo difirió bastante entre hembras con un 33,3% (sólo 4 de las 10 hembras estudiadas presentaron alimento en el digestivo) y machos con un 69,6% (16 de los 23 machos estudiados). Las piezas bucales aparecieron bien esclerotizadas y sin reducción aparente.

En el caso de las hembras los componentes mayoritarios, tanto en frecuencia como en

abundancia fueron las cianofíceas, que constituyeron el 100% del contenido de los dos ejemplares con mayor cantidad de alimento. Los cianolíquenes le siguieron en importancia aportando la totalidad del contenido digestivo de un tercer individuo y un 25% de la restante. El detritus alcanzó cierta importancia en un ejemplar y el polen de pinácea apareció de una forma puntual. En el caso de los machos los componentes fundamentales de la dieta fueron los cianolíquenes seguidos por las cianofíceas, si bien el detritus supuso en algunos casos una fracción considerable del contenido digestivo, mientras en otras ocasiones apareció en muy baja densidad. Los restos vegetales o materia orgánica particulada gruesa, las hifas y esporas de ascomicetos y los pólenes representaron en todos los casos una fracción mínima del contenido digestivo.

7.3.11. *Leuctra inermis* (tabla 7.19)

El 100% de los 9 machos estudiados y el 81,3% de las hembras (13 de 16) presentaron contenido en el tracto digestivo. La cantidad de contenido fue muy variable y hallamos desde ejemplares con unos pocos granos de polen hasta ejemplares con más de 400 granos de polen de pináceas o auténticos paquetes de cianolíquenes. Las piezas bucales estaban en ambos sexos bien desarrolladas y esclerotizadas.

En el caso de las hembras el componente más importante de la dieta fue el polen de pinácea, seguido por otros pólenes. En un caso, la materia orgánica particulada fina constituyó un porcentaje considerable de la dieta (un 30%), aunque en ese ejemplar el contenido digestivo era poco abundante. En general, los restantes componentes fueron minoritarios. En el caso de los machos también los pólenes, especialmente los de pináceas, fueron el componente fundamental de la dieta, aunque en algunos ejemplares el componente más abundante, o incluso exclusivo, de su contenido intestinal fueron los cianolíquenes o, en un sólo caso, el detritus o materia orgánica particulada fina. Los otros componentes, como en el caso de las hembras, fueron minoritarios.

La importancia del polen en la dieta de *L. inermis* está relacionada con el período de vuelo de tipo primaveral que exhibe esta especie.

| | ♀ ♀ total n= 23 (74,2%) | | | ♂ ♂ total n= 17 (85,0%) | | |
|----------------------|----------------------------|-------|-----------|----------------------------|-------|------------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen Pinácea | 65,2 | 0-50 | 11,0(3,8) | 52,9 | 0-100 | 15,0(7,7) |
| Otros polenes | 39,1 | 0-2 | <1(0,1) | 47 | 0-<1 | <1(0,0) |
| Cianolíquenes | 26,1 | 0-100 | 22,3(8,2) | 88,2 | 0-100 | 71,2(10,0) |
| Cianofíceas | 73,9 | 0-100 | 60,2(8,7) | 11,7 | 0-100 | 11,8(8,1) |
| Ascomicetes | - | - | - | - | - | - |
| M.O.P.F. | - | - | - | 17,6 | 0-18 | 2,0(1,2) |
| M.O.P.G. | 43,5 | 0-50 | 6,4(3,4) | - | - | - |

Tabla 7.15.- Composición del contenido intestinal de *Leuctra andalusiaca* (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

| | ♀ ♀ total n= 1 (50%) | | |
|----------------------|-------------------------|-----|-------|
| | p | r | m(ES) |
| Polen Pinácea | - | - | - |
| Otros polenes | - | - | - |
| Cianolíquenes | 100 | 100 | 100 |
| Cianofíceas | - | - | - |
| Ascomicetes | - | - | - |
| M.O.P.F. | - | - | - |
| M.O.P.G. | - | - | - |

Tabla 7.16.-Composición del contenido intestinal de *Leuctra franzi paenibetica* (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

| | ♀ ♀ total n= 34 (73,9%) | | | ♂ ♂ total n= 45 (77,6%) | | |
|----------------------|----------------------------|-------|-----------|----------------------------|-------|-----------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen Pinácea | 32,4 | 0-40 | 3,5(1,7) | - | - | - |
| Otros polenes | 26,5 | 0-55 | 2,5(1,7) | 4,4 | 0-6 | <1(0,2) |
| Cianolíquenes | 41,2 | 0-100 | 35,7(8,0) | 86,7 | 0-100 | 83,4(5,4) |
| Cianofíceas | 52,9 | 0-100 | 48,6(8,5) | - | - | - |
| Ascomicetes | 2,9 | 0-100 | 2,9(2,9) | 11,1 | 0-100 | 5,6(3,2) |
| M.O.P.F. | 2,9 | 0-90 | 2,6(2,6) | 17,8 | 0-100 | 10,5(4,1) |
| M.O.P.G. | 17,6 | 0-100 | 4,1(3,0) | 6,7 | 0-5 | <1(0,1) |

Tabla 7.17.-Composición del contenido intestinal de *Leuctra fusca* (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

| | ♀ ♀ total n= 4 (33,3%) | | | ♂ ♂ total n= 16 (69,6%) | | |
|----------------------|---------------------------|-------|------------|----------------------------|-------|------------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen Pinácea | 25 | 0-5 | 1,3(1,3) | - | - | - |
| Otros polenes | - | - | - | 25 | 0-<1 | <1(0,0) |
| Cianolíquenes | 50 | 0-100 | 31,3(23,7) | 68,8 | 0-100 | 65,0(11,9) |
| Cianofíceas | 50 | 0-100 | 50,0(28,9) | 25 | 0-100 | 21,9(10,2) |
| Ascomicetes | - | - | - | 18,8 | 0-<1 | <1(0,0) |
| M.O.P.F. | 25 | 0-70 | 17,5(17,5) | 43,8 | 0-100 | 13,2(7,5) |
| M.O.P.G. | - | - | - | 43,8 | 0-<1 | <1(0,0) |

Tabla 7.18.-Composición del contenido intestinal de *Leuctra iliberis* (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

7.3.12. *Leuctra maroccana* (tabla 7.20)

El 100% de las 17 hembras estudiadas y el 93,3% de los 30 machos estudiados presentaron contenido intestinal, en algunos casos ocupando un volumen considerable del tubo digestivo. Las piezas bucales, como en los casos anteriores, aparecieron bien esclerotizadas y sin reducción respecto a las de las ninfas.

Los cianolíquenes y, secundariamente, las cianofíceas constituyeron el grueso de la dieta de las hembras de esta especie. El polen constituyó en algunos ejemplares también una fracción importante del contenido digestivo. Los restantes componentes aparecieron en proporciones bajas o incluso, como en el caso de las hifas y esporas de ascomicetes, ausentes. En el caso de los machos el componente más abundante y frecuente fueron los cianolíquenes, seguidos por los ascomicetes y, en porcentajes mucho más bajos, los pólenes y la materia orgánica particulada fina y gruesa.

7.3.13. **Discusión general**

El alto porcentaje de individuos encontrados con contenido en el tracto intestinal (Tablas 7.9 a 7.20) demuestra que la alimentación juega un papel importante en los imagos de la superfamilia Nemouroidea, tanto en machos como en hembras.

La dieta es variada y abarca distintos componentes (Tablas 7.9 a 7.20), aunque, en general, la alimentación básica de los ejemplares estudiados, compuesta sobre todo por cianolíquenes y cianofíceas y, en algunas ocasiones hifas y esporas de ascomicetes, coincide con la que tradicionalmente se ha señalado para los representantes de la superfamilia Nemouroidea, es decir líquenes y algas (FRISON, 1935; HYNES, 1942; RUPPRECHT, 1990). Como dato interesante, destaca la presencia de pólenes en el contenido digestivo de diversas especies y que, en algunas especies, constituye un porcentaje considerable de la dieta, como es el caso de especies primaverales o primaverales-estivales como es el caso *A. triangularis*, *N. cinerea*, *L. andalusiaca* y *L. inermis*. Los restos vegetales, o materia orgánica particulada gruesa, no parecen constituir

| | ♀♀ total n= 9 (100%) | | | ♂♂ total n= 13 (81,3%) | | |
|----------------------|-------------------------|--------|-----------|---------------------------|-------|------------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen Pinácea | 100 | 50-100 | 87,9(6,2) | 61,5 | 0-100 | 51,0(13,7) |
| Otros polenes | 55,6 | 0-50 | 7,2(5,4) | 38,5 | 0-100 | 8,1(7,7) |
| Cianolíquenes | 11,1 | 0-2 | <1(0,2) | 38,5 | 0-100 | 30,8(13,3) |
| Cianofíceas | 22,2 | 0-4 | <1(0,6) | 7,7 | 0-<1 | <1(0,0) |
| Ascomicetes | - | - | - | 23,1 | 0-3 | <1(0,2) |
| M.O.P.F. | 11,1 | 0-30 | 3,3(3,3) | 30,8 | 0-100 | 9,7(7,7) |
| M.O.P.G. | 11,1 | 0-4 | <1(0,4) | 23,1 | 0-3 | <1(0,2) |

Tabla 7.19.-Composición del contenido intestinal de *Leuctra inermis* (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

| | ♀♀ total n= 17 (100%) | | | ♂♂ total n= 28 (93,3%) | | |
|----------------------|--------------------------|-------|------------|---------------------------|-------|-----------|
| | p | r | m(ES) | p | r | m(ES) |
| Polen Pinácea | 29,4 | 0-95 | 10,3(6,4) | - | - | - |
| Otros polenes | 35,3 | 0-20 | 1,5(1,2) | 14,3 | 0-70 | 2,5(2,5) |
| Cianolíquenes | 70,6 | 0-100 | 62,6(11,4) | 75 | 0-100 | 74,9(8,3) |
| Cianofíceas | 23,5 | 0-100 | 23,5(10,6) | 3,6 | 0-100 | 3,6(3,6) |
| Ascomicetes | - | - | - | 21,4 | 0-100 | 17,5(6,9) |
| M.O.P.F. | 11,8 | 0-5 | <1(0,3) | 3,6 | 0-40 | 1,4(1,4) |
| M.O.P.G. | 47,1 | 0-25 | 1,8(1,5) | 14,3 | 0-2 | <1(0,1) |

Tabla 7.20.-Composición del contenido intestinal de *Leuctra maroccana* (n = número de especímenes con contenido intestinal; (%)= % que representa n del total de especímenes estudiados en cada mes; p = % de presencia; r = rango en %; m = media en %; SE: error standard).

una proporción considerable de la dieta, como sí se ha observado en algunas especies de taeniopterygidos que causan daños a frutales y otras especies botánicas, y en los que se ha señalado una cierta preferencia por determinadas plantas, especialmente rosáceas (NEWCOMER, 1918), o en el caso de *Nemura vallicularia*, que fue observada alimentándose de hojas de plantas (WU, 1923).

Como en la superfamilia Perloidea, podemos establecer aquí, a partir de la frecuencia y la abundancia de aparición, distintas categorías para los elementos presentes en la dieta: Por una parte están aquellos que forman una parte importante de la alimentación (mayoritarios), como es el caso de los cianolíquenes, las cianofíceas y, en algunos casos, los ascomicetes y los granos de polen, fundamentalmente de pinácea. Por otra parte estarían los elementos cuya presencia es probablemente accidental (acompañantes), caso de algunos granos de polen, ascosporas, alguna fracción vegetal (M.O.P.G) o detritus (M.O.P.F). No encontramos en este caso alimentos minoritarios, como ocurría en la superfamilia Perloidea, que aparezcan con alta frecuencia y que pocas veces ocupen un volumen considerable de la dieta.

En lo que respecta a la variación de la dieta a lo largo del período de vuelo, no hemos detectado una variación significativa en ninguna de las especies estudiadas y, si bien existen diferencias en las proporciones de determinados elementos del contenido digestivo entre meses diferentes, éstas suelen deberse más a un pequeño tamaño de muestra que a variaciones significativas. Únicamente en el caso de *A. triangularis* se observó un aumento en el contenido de pólenes hacia el final del período de vuelo.

Salvo en ocasiones muy contadas, en las que la exina de los granos de polen se encontraba ligeramente aplastada, normalmente eran halladas con su superficie intacta a cualquier nivel del tubo digestivo del animal estudiado. Como en el caso de los perloideos esto se explicaría, posiblemente, porque el contenido es extraído por difusión, como es común en muchos insectos palinófagos (VIEJO MONTESINOS, 1996). Del mismo modo, la carencia de aparatos bucales especializados nos hace pensar que no tomarían néctar de las flores, idea sustentada también por el hecho de que, como los representantes de la otra superfamilia, toman polen de plantas anemófilas. Las piezas bucales, como ya habían señalado varios autores para esta superfamilia

(HYNES, 1942; ZWICK, 1973b), no aparecen reducidas ni vestigiales con respecto a las de las ninfas en ninguna de las especies estudiadas.

En cuanto a la cantidad de alimento, no observamos diferencias aparentes entre machos y hembras, sino que las diferencias existen dentro de una misma especie y sexo debidas posiblemente al momento de la ingestión/digestión en el que fue capturado el animal. Tampoco se observan diferencias notables entre especies respecto a la cantidad de alimento y, en todos los casos, la ingesta de alimento parece ser una requisito importante para la vida adulta de estos insectos.

Estudios realizados en laboratorio mostraron que algunas especies de la superfamilia Nemuroidea tomaban agua y alimento si se les proporcionaba. Concretamente se observó a algunas hembras y machos de *A. triangularis*, *C. mitis*, *L. andalusiaca* y *L. fusca* ingerir chocolate, polen de pino y agua. En el caso de una hembra de *L. andalusiaca* se identificaron exinas de polen en sus excrementos.



8. REPRODUCCIÓN I (COMUNICACIÓN)



LAS LLAMADAS DEL MACHO DE *ISOPERLA NEVADA*

8.1. INTRODUCCIÓN

La comunicación vibracional intersexual se ha desarrollado de una forma compleja en el suborden Arctoperlaria dentro del orden Plecópteros (MAKETON y STEWART, 1988; STEWART y MAKETON, 1991, STEWART, ABBOTT y BOTTORFF, 1995). Los arctoperlaria producen señales vibratorias por tamborileo (drumming), tremulación (tremulation) o fricción (rubbing) (ZEIGLER y STEWART, 1987; STEWART y MAKETON, 1991; STEWART, 1994), mientras que en antarctoperlaria la comunicación vibracional es desconocida (STEWART, 1994).

Las llamadas de tamborileo están programadas genéticamente como modelos de conducta específicos de especies (SZCZYTKO y STEWART, 1979b; STEWART, SZCZYTKO y STARK, 1983), lo que hace que sea una línea potencialmente útil de evidencia para resolver problemas sistemáticos e inferir filogenias dentro del orden (ZWICK, 1973b; STEWART, SZCZYTKO y STARK, 1982, 1983; STEWART, SZCZYTKO, STARK y ZEIGLER, 1982; STEWART y ZEIGLER 1984a, 1984b; MAKETON y STEWART, 1984b). Así, el uso del tamborileo como una línea de evidencia en sistemática ha sido empleado para varios taxones de plecópteros, como en los géneros *Perla* (MEMBIELA, 1990b) e *Isoperla* (SZCZYTKO y STEWART 1979a; STEWART, SZCZYTKO y MAKETON, 1988).

El tamborileo de los plecópteros se conoce desde el siglo pasado (NEWPORT, 1851), pero fue por primera vez cuantificado por RUPPRECHT (1968). Desde entonces, el tamborileo de aproximadamente 150 especies de plecópteros de todo el mundo ha sido estudiado (STEWART, 1994, 1997), aunque en Europa sólo han sido descritas las llamadas de menos de 20 especies (STEWART y MAKETON, 1990).

La importancia del tamborileo en la localización de la pareja, y su transmisión a través del sustrato, ha sido demostrada tanto en sustrato artificial (ABBOTT y STEWART, 1993), como en sustrato natural (ALEXANDER y STEWART, 1996b). También se ha demostrado la capacidad de

ciertos plecópteros, particularmente *Isoperla*, para transmitir sus señales de tamborileo en presencia de ruidos extraños en las orillas del río, incluidos los del agua corriente, (SZCZYTKO y STEWART, 1979b).

Como ya hemos comentado con anterioridad, *I. nevada* es un endemismo de la Península Ibérica cuya distribución había sido considerada previamente como restringida a las altas cumbres de Sierra Nevada (AUBERT, 1952, 1963; SÁNCHEZ-ORTEGA y ALBA-TERCEDOR, 1987, 1989, 1990b), hasta que los trabajos de TIERNO, SÁNCHEZ-ORTEGA y PICAZO-MUÑOZ, (1994) y TIERNO y SÁNCHEZ-ORTEGA (1997b) ampliaron su distribución sustancialmente. A raíz de dichos trabajos sabemos que *I. nevada* e *I. grammatica* están distribuidas por diversas áreas de la Península Ibérica, pero Sierra Nevada es la única región donde ambas especies han sido colectadas, incluso en este lugar nunca han sido capturadas en la misma localidad y han presentado diferentes periodos de vuelo. También, TIERNO, SÁNCHEZ-ORTEGA y PICAZO-MUÑOZ (1994) invalidaron el uso de los caracteres morfológicos externos que previamente habían sido utilizados para distinguir *I. nevada* de *I. grammatica*, por lo que sólo es posible distinguir las dos especies basándose en las diferencias de la armadura del saco peneal y en la forma de las escamas mucronadas que la forman.

El modelo de tamborileo de *I. grammatica* y la existencia de dialectos han sido estudiados en varias localidades de Europa (RUPPRECHT, 1968, 1969, 1983, 1984). En la Península Ibérica se ha estudiado la llamada de esta especie en Galicia (MEMBIELA y VIDAL, 1998), e incluso se ha sugerido la existencia de posibles dialectos entre las poblaciones pirenaicas (BERTHÉLEMY, 1979b).

En este capítulo, analizamos las llamadas de tamborileo de una población de *I. nevada* dentro de nuestra área de estudio, con la finalidad de encontrar diferencias entre las llamadas de estas dos especies morfológicamente crípticas, diferencias que podrían actuar como un mecanismo de aislamiento reproductivo.

| | SECUENCIA I (n=8) | | | Is (n=8) × (SD) | SECUENCIA II (n=15) | | | Is (n=12) × (SD) |
|------------|-------------------|------------------|------------------|-----------------------|---------------------|------------------|------------------|------------------------|
| | Ph I × (SD) | If × (SD) | Ph II × (SD) | | Ph I × (SD) | If × (SD) | Ph II × (SD) | |
| tiempo (s) | 3.446 (1.562) | 0.019 (0.006) | 0.563 (0.023) | 0.134 (0.087) | 1.089 (0.300) | 0.027 (0.019) | 0.827 (0.180) | 0.236 (0.104) |
| # bats. | 43.3 (16.1) | | 54.9 (12.1) | | 21.5 (4.3) | | 61.3 (7.2) | |
| # bats/s | 13.5 (3.6) | | 100.2 (20.2) | | 20.2 (3.6) | | 90.6 (7.6) | |

| | SECUENCIA III (n=12) | | | Is (n=2) × (SD) | SECUENCIA IV (n=2) | | | Is (n=1) × (SD) |
|------------|----------------------|------------------|------------------|-----------------------|--------------------|------------------|------------------|-----------------------|
| | Ph I × (SD) | If × (SD) | Ph II × (SD) | | Ph I × (SD) | If × (SD) | Ph II × (SD) | |
| tiempo (s) | 1.052 (0.354) | 0.024 (0.010) | 0.739 (0.148) | 0.136 (0.084) | 0.910 (0.001) | 0.036 (0.008) | 0.739 (0.098) | 0.217 |
| # bats. | 21.2 (4.3) | | 62.0 (10.9) | | 17.5 (3.5) | | 60.5 (9.2) | |
| # bats/s | 20.7 (3.0) | | 84.6 (7.4) | | 19.3 (3.1) | | 81.8 (1.6) | |

| | SECUENCIA V (n=1) | | | I (n=15) × (SD) | BATS. FINALES (n=15) × (SD) rango |
|------------|-------------------|--------------|-----------------|-----------------------|--|
| | Ph I × (SD) | If × (SD) | Ph II × (SD) | | |
| tiempo (s) | 0.853 | 0.023 | 0.719 | 0.354 (0.227) | 0.535 (0.695) 0-1.943 |
| # bats. | 13 | | 50 | | 4.1 (3.5) 1-12 |
| # bats/s | 15.2 | | 69.5 | | 11.9 (6.7) (n=10) |

Tabla 8.1. Llamada de drumming característica de *Isoperla nevada*. (Ph I= fase I; Ph II= fase II; If= intervalo interfase; Is= intervalo interseñal; I= intervalo entre la última secuencia y los batidos finales).

8.2. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Cincuenta y cinco llamadas de aproximadamente tres secuencias cada una (moda= 3; media= 2.727; DS= 0.827; rango= 1-5, n= 55) fueron grabadas de cuatro machos diferentes. Se analizaron las quince llamadas más claras representadas por los cuatro machos, aunque no pudimos analizar la primera secuencia en siete de ellas (Tabla 8.1). Estas quince llamadas estuvieron compuestas de 2 secuencias (n=3), 3 secuencias (n=10), 4 secuencias (n=1) y 5 secuencias (n=1). Puesto que sólo pudieron ser estudiadas dos cuartas secuencias y una quinta secuencia, en estos casos la significación estadística de los datos es muy baja.

Cada secuencia consistió en dos fases con diferente número de batidos, duración y número de batidos por fase (Tabla 8.1; Fig. 8.1). Se puede observar que a lo largo de la fase I se produce un incremento en el número de batidos por segundo, mientras que el tiempo entre fases es menor de 0,03 s y el tiempo entre dos secuencias varía entre 0,13 a 0,24 s. Las llamadas finalizaron con un número variable de batidos (rango= 1-12) que parecían el comienzo de una secuencia abortada.

Como en las llamadas estudiadas en algunas otras especies de *Isoperla*, el modelo para esta especie es un continuo grupo de secuencias (MAKETON, STEWART, KONDRATIEFF y KIRCHNER, 1988), pero la llamada de *I. nevada* difiere de las otras llamadas conocidas para el género por tener la primera secuencia con un longitud total, un número de batidos y un número de batidos por segundo diferentes a las siguientes secuencias. El modelo de secuencias de señal difásica descrito aquí para *I. nevada* es parecido a las llamadas descritas para *Isoperla phalerata* (SZCZYTKO y STEWART, 1979b), *Acroneuria lycorias* (MAKETON y STEWART, 1984b) e *Isoperla slossonae* (GRAHAM, 1982). De todos modos, en esas especies la llamada está compuesta de una sola secuencia, mientras que las llamadas de *I. nevada* e *I. grammatica* se componen generalmente de más de una secuencia de señal difásica.

La llamada de tamborileo de *I. grammatica* descrita por RUPPRECHT (1968, 1969, 1983, 1984) y MEMBIELA y VIDAL (1998) es diferente de la llamada de *I. nevada* estudiada por nosotros. La diferencia fundamental entre las llamadas de ambas especies es la distinción entre la

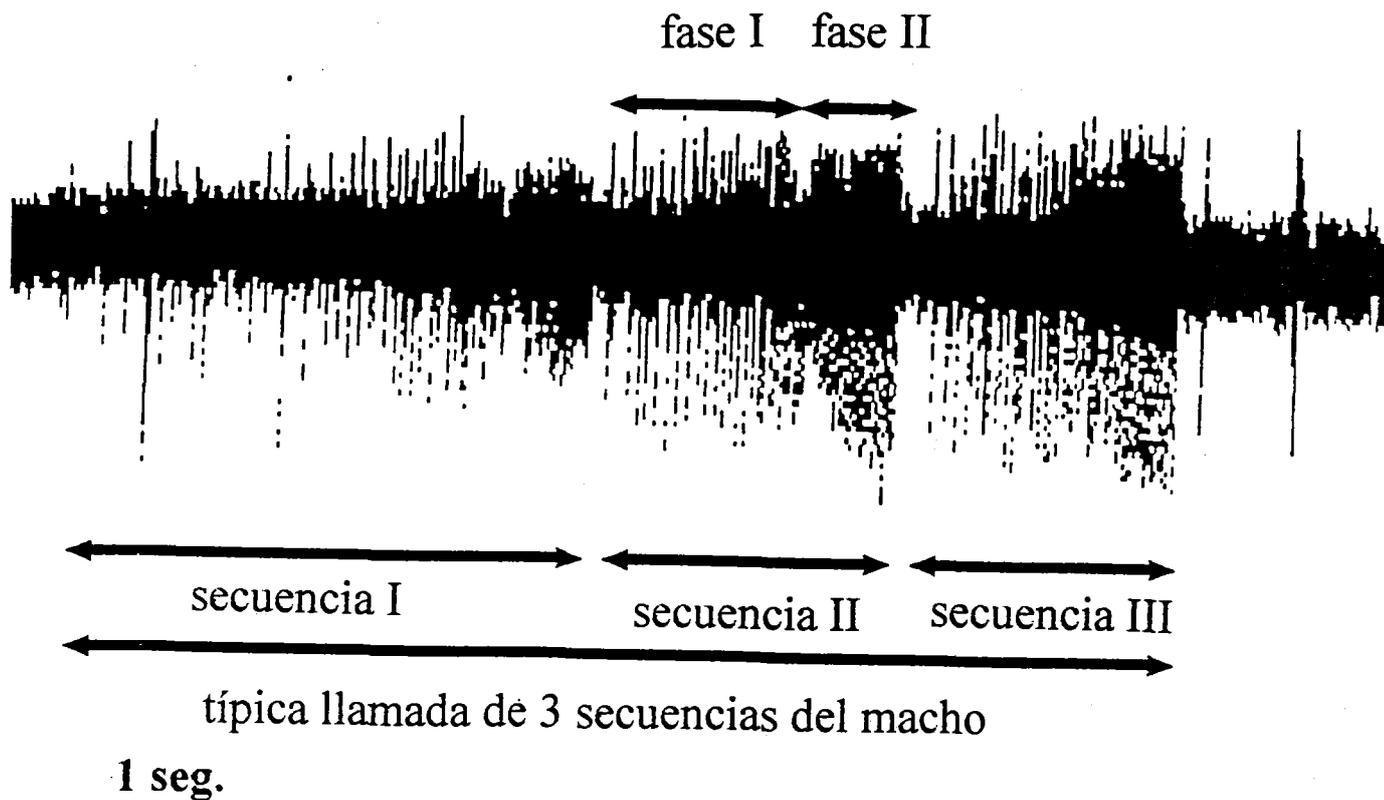


Fig. 8.1. Llamada de drumming de *Isoperla nevada*.

primera secuencia y las siguientes secuencias en *I. nevada*, mientras que todas las secuencias de *I. grammatica* son similares. Aunque RUPPRECHT (1983) y MEMBIELA y VIDAL (1998) encontraron diferentes dialectos entre poblaciones en diferentes partes de Europa, esas diferencias sólo afectan a la longitud de secuencia y a la frecuencia (número de batidos por segundo), pero no a la existencia de diferentes secuencias dentro de una llamada. En *I. nevada* la primera secuencia es considerablemente diferente de las otras con la fase I más larga, conteniendo más batidos y con menor número de batidos por segundo, mientras la fase II es un poco más corta, con menos batidos pero con mayor número de batidos por segundo. Las secuencias siguientes (II, III...) de las llamadas del macho de *I. nevada* muestran poca variación entre sí (Tabla 8.1).

Proponemos que esta diferencia etológica es suficientemente fuerte para apoyar la actual separación de *I. grammatica* e *I. nevada* en dos especies. En el futuro, estudios de la respuesta de

la hembra y estudios de las llamadas de diferentes poblaciones de la especie, pueden aportar líneas adicionales de evidencia para resolver esta cuestión. También sería útil estudiar la existencia o no de respuesta de las hembras a las llamadas de los machos de la otra especie para comprobar la especificidad de la llamada.

El número de secuencias que componen una llamada en *I. nevada* es menor que el número encontrado por MEMBIELA y VIDAL (1998) en *I. grammatica* (media= 6,7; DS= 0,84). Pero este es un carácter muy variable, pues RUPPRECHT (1968), que consideró la llamada de *I. grammatica* como una señal repetida, encontró que el número de secuencias (o señales para él) oscilaba entre 2 y 15. Por esto, no consideramos este carácter como una diferencia importante entre las llamadas de ambas especies.

La llamada de tamborileo de *I. nevada* es un conjunto complejo de secuencias difásicas, lo cual puede considerarse como un carácter derivado (ZEIGLER y STEWART, 1987), y el gran número de batidos que la componen también sugiere que se trata de un carácter derivado (STEWART y ZEIGLER, 1984b). Nosotros consideramos la existencia de diferencias entre la primera y las siguientes secuencias de cada llamada como carácter derivado también, y una forma de incrementar la complejidad del modelo, lo que nos permite la separación de la llamada de *I. nevada* de los otros modelos conocidos. Es posible que el origen de este modelo fuera una llamada muy similar a la del macho de *I. grammatica*, la cual fue alterada por la modificación de la primera secuencia. Esto podría haber actuado como un mecanismo de aislamiento reproductivo.

**9. REPRODUCCIÓN II
(COMPORTAMIENTO DE CÓPULA)**



9.1. INTRODUCCIÓN

El estudio del comportamiento de cópula en general en los plec6pteros es un aspecto de la biología imaginal al que no se le ha prestado excesiva atenci6n. Aunque la llamada entre sexos es un tema frecuentemente estudiado (Capítulo 8), no ha ocurrido lo mismo con las restantes pautas de uni6n de la pareja, cópula e intentos de desplazamientos durante la realizaci6n de ésta (STEWART, 1994; ALEXANDER y STEWART, 1996a), a pesar de que estos eventos tienen una gran importancia en el conocimiento de la biología de cualquier grupo animal y, en el caso concreto de los plec6pteros, pueden involucrar gran complejidad (ZWICK, 1990).

El comportamiento de cópula y conductas asociadas, aparte del "drumming", han sido tratados en estudios m6s amplios sobre biología general del grupo (WU, 1923; FRISON, 1929, 1935; HYNES, 1941; BRINCK, 1949; KHOO, 1964; BENEDETTO, 1970; BERTHÉLEMY, 1979a), aunque han sido tema de interesantes artículos como los de STEWART, ATMAR y SOLON (1969), STEWART y STARK (1977), ZEIGLER (1990, 1991), STEWART (1994), HANADA, ISOBE, WADA y NAGOSHI (1994), ALEXANDER y STEWART (1996a, 1996b, 1997) o HANADA, ISOBE y OISHI (1997).

Por otra parte, los estudios de BRINCK (1956) y ZWICK (1973b) son los m6s relevantes acerca de la anatomía del sistema reproductor de distintas especies de plec6pteros y muestran la gran variaci6n existente. BRINCK (1956) fue el primero en correlacionar los aspectos anatómicos y morfol6gicos de la genitalia con el apareamiento (En: STEWART y STARK, 1977).

En la descripci6n del comportamiento de cópula de los plec6pteros de Sierra Nevada hemos preferido invertir el orden taxon6mico habitual (y empleado a lo largo de toda la presente memoria), ya que hemos optado por tratar en primer lugar la especie en la que se ha desarrollado el estudio m6s detallado y se han conseguido m6s resultados para, posteriormente, describir las pautas presentadas por otras especies en relaci6n a ella. Adem6s, el orden empleado, se ajusta bastante a los períodos en los que han ido siendo estudiados cada uno de estos taxones.

No hemos podido evaluar el tiempo que tardaban las hembras en hallarse dispuestas para la

cópula después de la emergencia, dado que el estudio se efectuó con hembras adultas capturadas en la naturaleza y que la proporción de hembras emergidas en laboratorio fue muy baja. Al respecto, KHOO (1964) señaló que, aparentemente, la disponibilidad a la cópula de la hembra no dependía del momento de maduración de los huevos, aunque sí existía un período de maduración antes de que machos y hembras estuvieran disponibles para aparearse, período que podía variar entre 45 minutos y 13 días. HYNES (1976), en su trabajo recopilatorio sobre biología de los plecópteros, coincidía en señalar un período de maduración o preparación para la cópula que oscila, según las especies, desde el momento en que los ejemplares emergidos han endurecido su tegumento hasta unos pocos días tras la emergencia.

9.2. COMPORTAMIENTO DE CÓPULA EN LAS ESPECIES ESTUDIADAS

9.2.1. *Leuctra fusca*

Se llevaron a cabo en laboratorio 48 experimentos de comportamiento de cópula con *L. fusca*, colocando 14 cajas de una hembra y un macho y 34 cajas con una hembra y más de un macho (19 con dos machos, 8 con tres machos, 4 con cuatro machos y 3 con cinco machos).

Por el movimiento de los ejemplares con el abdomen se deduce que probablemente utilizaban llamadas sexuales de tamborileo o "drumming", aunque no pudieron ser grabadas. Esta conducta se observó en ambos sexos.

A veces la hembra adoptaba una conducta característica con el abdomen arqueado hacia abajo (en forma de puente) moviéndolo en el plano horizontal a ambos lados mientras realizaba un movimiento similar de las alas, en el mismo plano, pero en sentido contrario; este movimiento va acompañado por un movimiento en plano vertical del abdomen. No se encontró relación entre este movimiento horizontal-vertical del abdomen de la hembra con la atracción de machos para la cópula ni con la disponibilidad de la hembra.

Previamente a la cópula, macho y hembra solían contactar con las antenas, tras lo cual el macho subía rápidamente sobre ésta. En las ocasiones en que había contacto con las antenas pero no se hallaban receptivos para la cópula alguno de los miembros, se separaban rápidamente. Se observó también interacciones entre machos con toques de sus antenas durante breves instantes y su posterior separación. A veces un individuo tocaba a otro con las antenas en el abdomen y se separaban bruscamente; normalmente es el individuo tocado el que huía, aunque en una ocasión se giró y subió sobre el otro individuo. Los contactos más frecuentes se producían entre dos individuos, pero cuando la densidad de individuos en la caja de observación era alta se podían observar 3 ó 4 ejemplares contactando sus antenas en aparente reposo.

En algunas ocasiones se dieron persecuciones, previas o no a la cópula, de machos a hembras o a otros machos. Si tras una o dos carreras no ocurría el apareamiento, el macho abandonaba. También ocurrieron intentos de apareamientos entre machos, que serán tratados en el apartado de comportamientos erróneos de cópula.

A veces, y previamente a la cópula, el macho se colocaba sobre la hembra en sentido contrario a ésta, con las cabezas dirigidas en sentidos opuestos, para rápidamente girarse y adoptar la postura normal de apareamiento.

Para copular, el macho colocado sobre las alas de la hembra se sujetaba con las patas al tórax de ésta, arqueaba su abdomen por debajo del abdomen de la hembra y adoptaba una posición en paralelo sobre la hembra pero con el abdomen en forma de S (Fig. 9.1). Durante la cópula el macho continuaba tocando en ciertos momentos a la hembra con sus antenas estableciendo contacto, y la hembra dirigía en algunas ocasiones sus antenas hacia atrás para contactar con las del macho. También se observó al macho tocar con sus piezas bucales la cabeza y el protorax de la hembra. La pareja en cópula se podía mantener inmóvil o bien se desplazaba durante la totalidad o parte del tiempo de duración de ésta. El macho en algunas ocasiones daba media vuelta sobre el tórax de la hembra antes de abandonarla tras la cópula.

Un mecanismo de rechazo empleado por la hembra consistía en elevar las alas, formando un ángulo de 80 a 90° sobre el cuerpo, con lo cual impedía al macho, que estaba colocado sobre éstas,

acceder hasta su abdomen. Al mismo tiempo la hembra arqueaba hacia arriba el abdomen dificultando la cópula. Esta misma postura era adoptada a menudo por una hembra no receptiva al contactar sus antenas con las de un macho.

En 20 de las cajas ocurrieron cópulas. La duración de éstas fue muy variable y osciló entre 14 y 6694 segundos (1 hora, 51 minutos y 34 segundos) (media= 1675,28 s; D. S.= 2434,38; E. S.= 486,96), sin considerar los intentos de cópula, que tenían una duración inferior a los 6 segundos y no se observaba la introducción de las estructuras copuladoras del macho en el orificio genital de la hembra.

En algunos casos el macho tras separarse de la hembra y transcurrido un breve espacio de tiempo (entre 1 segundo y 10 minutos) intentaba copular de nuevo, pero en la mayoría de los casos la hembra lo impedía huyendo o adoptando la postura de rechazo descrita anteriormente. En 3 de los 20 casos la hembra accedió a copular de nuevo, entre 2 y 10 minutos después de la cópula anterior, efectuando hasta dos (en un caso con duración 30 y 20 segundos respectivamente) o tres cópulas (en dos casos: uno de ellos con duración 13 min y 24 s / 30 min / 26 min; y el otro con duración 11 min y 13 s / 1 min y 25 s / 2 min y 8 s).

El número medio de cópulas por hembra fue de 1,25 (rango: 1 a 3), si bien este número podría ser mayor, ya que desconocemos si previamente la hembra había copulado en la naturaleza antes de ser capturada, o si transcurrido un espacio de tiempo más largo volvía a hacerlo. Se observó también a una hembra (que no formaba parte de los experimentos en las cajas y por lo tanto no se midió el tiempo de duración de cópula) copular por segunda vez transcurridos dos días, lo que nos hace pensar que en la naturaleza el número de cópulas puede ser superior. No se observó que la hembra ovipositará entre cópulas, aunque sí se observó poner a las hembras pasadas varias horas tras el apareamiento. Tampoco se detectó una reducción o un aumento significativo en el tiempo de cópula entre cópulas sucesivas en una misma hembra.

En los restantes 17 casos de apareamiento, la permanencia del macho sobre la hembra en posición de cópula se vio influida por los intentos o no de otros machos de desplazar al que se hallaba copulando con la hembra. Para ello, el macho invasor subía sobre la pareja y arqueaba su abdomen

intentando copular con la hembra. Los intentos de desplazamiento duraban entre 1 y 202 segundos, tras lo cual el macho invasor abandonaba y, con frecuencia, pasados unos instantes lo intentaba de nuevo (se han observado hasta 7 intentos de desplazamiento en 630 segundos y hasta 9 intentos en 3900 segundos de un macho sobre una pareja). En ningún caso el macho invasor desplazó al macho que se hallaba en cópula. En 11 casos en que no hubo intento de desplazamiento la cópula duró entre 14 y 1247 segundos (media= 185,09 s), mientras que en los restantes 6 casos, la duración de la cópula osciló entre 4860 y 6694 segundos (media= 5791,00 s). Estos resultados permiten suponer que el macho prolonga la duración del acoplamiento ante la presencia de competidores, posiblemente para evitar el desplazamiento de su espermia y asegurarse la paternidad. Para comprobar esta hipótesis se testaron estadísticamente los resultados. En primer lugar se comprobó que la variable duración de cópula no se distribuía como una función normal aplicando el test de normalidad K-S (K.S. $d=0,32740$ $p < 0,005$), por lo que empleamos un test de estadística no paramétrico para ver si eran significativas las diferencias en duración de cópula entre los casos sin intento de desplazamiento y los que sí habían sufrido dichos intentos. El test empleado fue el de la U de Mann-Whitney, y los resultados obtenidos fueron significativos ($Z= -3,31662$; $p= 0,000912$; $n_1= 11$ y $n_2= 6$). No tuvimos en cuenta en este análisis los 3 casos de cópulas reiteradas, pues carecemos de criterios suficientes para suponer que el macho una vez separado de la hembra trata de copular con ella como una continuación de la cópula anterior o simplemente cópula como si se tratara de otra hembra diferente.

9.2.2. *Leuctra andalusiaca*

Se llevaron a cabo en laboratorio 37 experimentos de comportamiento de cópula con esta especie, colocando al menos 1 hembra y 1 macho por caja. Además, en dos ocasiones se colocaron sólo machos para estudiar su conducta y en otra ocasión se colocaron 3 machos y 1 hembra muerta.

Se observó el empleo de tamborileo o "drumming" en los machos de esta especie, aunque no pudo ser grabado. En la hembra no fue detectado.

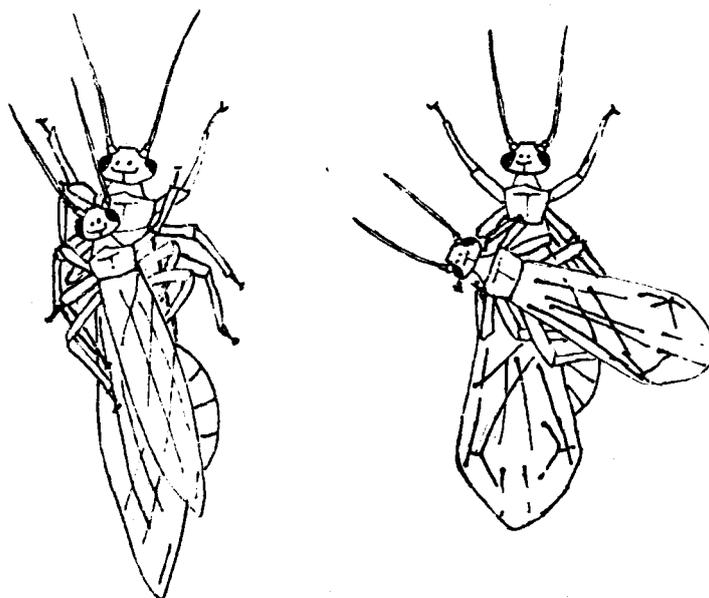


Fig. 9.1. Apareamiento en paralelo (ej. *L. fusca*). **Fig. 9.2.** Apareamiento en X (ej. *C. mitis*).

Los preliminares de la cópula eran muy parecidos al de la especie anterior: se producía el contacto con las antenas entre ambos sexos, tras lo cual el macho subía rápidamente sobre la hembra y, salvo en los casos en que la hembra no se hallaba receptiva y huía, se procedía al apareamiento. Se observaron también interacciones entre machos y persecuciones, previas o no a la cópula, de machos a hembras o a otros machos. También ocurrieron intentos de apareamiento entre machos e incluso de un macho que intentó copular con una hembra muerta, que serán tratados en el apartado de comportamientos erróneos de cópula.

Para copular, el macho se situaba sobre las alas de la hembra y arqueaba su abdomen por debajo del abdomen de ésta, adoptando una posición en paralelo, similar a la de *L. fusca* (Fig. 9.1). Durante la cópula se continuaba estableciendo contacto entre los dos individuos con las antenas. Como en el caso anterior, la pareja en cópula se podía mantener inmóvil o bien se desplazaba durante la totalidad o parte del tiempo de duración de ésta. En todos los casos se ha observado que la hembra

presentaba gran actividad momentos antes de dar por concluido el apareamiento.

En el caso de la hembra de *L. andalusiaca* no se ha observado la existencia de ningún mecanismo de rechazo, salvo la huida, cuando no se hallaba receptiva para la cópula.

En 10 de las cajas ocurrieron cópulas. La duración de la cópula fue bastante homogénea en todos los casos, en comparación con lo que ocurre en *L. fusca*, y osciló entre 4560 y 6780 segundos (media= 5089,09 s; D. S.= 706,79; E. S.= 213,10), sin considerar los intentos de cópula, que tenían una duración inferiores a los 6 segundos. En un caso la hembra accedió a copular de nuevo, pasadas 4 horas después de la cópula anterior (la duración de la primera cópula observada fue de 6120 s y la segunda de 4980 s).

El número de cópulas por hembra no pudo ser estimado, ya que salvo en un caso que fue de 2, en los restantes sólo se observó aparearse a la hembra una vez. Desconocemos si previamente la hembra había copulado en la naturaleza antes de ser capturada o si transcurrido un espacio de tiempo más largo volvía a hacerlo. No se observó que la hembra ovipositará entre cópulas, aunque sí se observó poner a las hembras 2 días después de efectuar la cópula.

En los 11 casos de cópula, la duración de éstas no parecía verse influida por los intentos de otros machos de desplazar al que se hallaba copulando con la hembra. Los intentos de desplazamiento eran similares a los de *L. fusca*, pero con una duración que oscilaba entre 1 y 780 segundos, tras lo cual el macho invasor abandonaba y con frecuencia, pasados unos instantes, lo intentaba de nuevo (se han observado hasta 4 intentos de desplazamiento por un mismo macho sobre una pareja). En ningún caso el macho invasor desplazó al macho que se hallaba en cópula. Se intentó comprobar si el tiempo de cópula se veía afectado por los intentos de desplazamiento, como ocurría en *L. fusca*, para lo cual se testó estadísticamente esta hipótesis. En primer lugar se comprobó que la variable duración de cópula no se distribuía como una función normal al aplicar el test de normalidad K-S (K.S. $d= 0,31202$ $p < 0,20$), por lo que empleamos un test estadístico no paramétrico para comprobar si las diferencias en duración de cópula entre los casos con intento de desplazamiento y los que no resultaban significativas. El test empleado fue el de la U de Mann-Whitney, y los resultados no fueron significativos ($Z= -1,13389$; $p= 0,256848$; $n_1= 4$ y $n_2= 7$), por lo que el tiempo de cópula no parece

estar influido por la presencia de machos extraños que intenten desplazar al que se halla copulando previamente. Una posible explicación a estos resultados es que en el caso de *L. andalusiaca* todas las cópulas son largas, con tiempos superiores a una hora, por lo que no tendría mucho sentido prolongar aún más el tiempo de apareamiento.

9.2.3. *Capnioneura mitis*

Se llevaron a cabo en laboratorio 40 experimentos de comportamiento de cópula con *C. mitis*, colocando al menos 1 hembra y 1 macho por caja.

Se observó el empleo de tamborileo o "drumming" tanto por machos como por hembras.

Los preliminares de la cópula fueron muy parecidos a los de *L. fusca*: se producía el contacto con las antenas entre ambos sexos, tras lo cual el macho subía rápidamente sobre la hembra y, en caso de no hallarse receptiva la hembra, ésta se separaba rápidamente. Se observaron también interacciones entre machos y persecuciones, previas o no a la cópula, de machos a hembras o a otros machos. También ocurrieron intentos de apareamiento entre machos, que serán tratados en el apartado de comportamientos erróneos de cópula.

Para copular el macho se situaba sobre las alas de la hembra y arqueaba su abdomen en forma de S por debajo del abdomen de ésta, adoptando una posición en X (Fig. 9.2), característica de esta especie y diferente a la posición en paralelo observada en las otras especies estudiadas. En la posición en X, el eje del cuerpo del macho se sitúa perpendicularmente en el plano horizontal al eje de la hembra (Fig. 9.2). Durante la cópula se continuaba estableciendo contacto entre los dos individuos con las antenas. Como en el caso de *L. fusca*, la pareja en cópula se mantenía inmóvil o bien se desplazaba durante la totalidad o parte del tiempo de duración de ésta.

La hembra de *C. mitis* presentaba también un mecanismo de rechazo cuando no se hallaba receptiva para el apareamiento. Éste consistía en elevar las alas, formando un ángulo de 90° sobre el cuerpo, y plegar hacia arriba el abdomen impidiendo al macho efectuar la cópula.

En varias ocasiones tras la cópula se observó al macho efectuar una postura característica arqueando el abdomen o quedar en estado de inmovilidad absoluta durante algunos segundos como si se hallase muerto.

En 9 de las cajas ocurrieron cópulas. La duración de éstas osciló entre 44 y 1389 segundos (media= 810,75 s; D. S.= 584,99; E. S.= 206,82), sin considerar los intentos de cópula, que tenían una duración inferiores a los 6 segundos. En un caso, el macho tras separarse de la hembra, y transcurridos algunos segundos, realizó dos intentos más de cópula, pero fue rechazado por la hembra. No se observó en ningún caso más de una cópula por hembra, si bien es posible que la hembra copule en más de una ocasión, ya que desconocemos si previamente la hembra lo había hecho en la naturaleza antes de ser capturada o si transcurrido un espacio de tiempo más largo volvía a copular. En tres ocasiones la hembra ovipositó transcurridas 3, 4 y 5 horas respectivamente después de la cópula; en el segundo caso volvió a ovipositar transcurridos dos días, sin realizar cópula durante ese tiempo.

No se observó en ningún caso intentos de desplazamiento durante las cópulas, a pesar de que la densidad de machos por caja de cópula solía ser alta, entre 2 y 4 ejemplares.

9.2.4. *Protonemura meyeri*

Se llevaron a cabo en laboratorio 5 experimentos de comportamiento de cópula con *P. meyeri*, colocando al menos 1 hembra y 1 macho por caja, según la disponibilidad de ejemplares en cada caso, ya que las capturas no fueron muy abundantes.

No se detectó la producción de llamadas intersexuales, y los preliminares de la cópula fueron similares a los descritos para otras especies, con contactos de antenas y monta del macho sobre la hembra (con posición en paralelo). Si la hembra no se hallaba receptiva huía y no se detectó ninguna postura característica para evitar la cópula.

Tan sólo se obtuvo una cópula en laboratorio con una duración de 2 horas y 45 minutos (9900

s). El macho de esa pareja intentó copular con la misma hembra al día siguiente de la anterior cópula pero la hembra no se mostró receptiva. Por falta de otros machos durante la realización del apareamiento, no sabemos si se producen intentos de desplazamiento en esta especie.

En varias ocasiones se observaron contactos entre ejemplares, macho con hembra y entre dos hembras, tocándose con las antenas, bien enfrentados o en paralelo, y en aparente posición de reposo. También se observó a una hembra realizar repetidos movimientos con su abdomen en el plano horizontal, sin que esto manifestara disposición a la cópula, ya que un macho próximo intentó copular con ella y no se mostró receptiva. Cabe pensar en ambas situaciones que dichos comportamientos no tengan relación con los contactos sexuales.

9.2.5. *Isoperla nevada*

Se realizaron en laboratorio 12 experimentos de comportamiento de cópula con *I. nevada*, colocando al menos 1 hembra y 2 machos por caja.

Se observó el empleo de tamborileo o "drumming" por parte de los machos, que fue analizado en el capítulo anterior.

Como en los casos anteriores, los preliminares de la cópula se sucedían con rapidez: se producía el contacto con las antenas entre ambos sexos, tras lo cual el macho subía rápidamente sobre la hembra y, en caso de no hallarse receptiva la hembra, ésta se separaba rápidamente. También ocurrieron intentos de apareamiento entre machos, que serán tratados en el apartado de comportamientos erróneos de cópula.

Para copular el macho se situaba sobre las alas de la hembra y arqueaba su abdomen por debajo del abdomen de ésta, adoptando una posición en paralelo (Fig. 9.1), similar a la observada en las otras especies estudiadas, salvo en *C. mitis*. Durante la cópula se continuaba estableciendo contacto entre los dos individuos con las antenas. La pareja en cópula solía estar muy activa y efectuaba frecuentes desplazamientos.

No se ha observado en la hembra de *I. nevada* ningún mecanismo de rechazo, salvo la huida, cuando no se hallaba receptiva para la cópula.

En 8 de las cajas ocurrieron cópulas, aunque en una de ellas dos hembras efectuaron apareamiento con dos machos diferentes, por lo que se obtuvieron datos de 9 cópulas. La duración de la cópula osciló entre 360 y 1200 segundos (media= 769,67 s; D. S.= 281,10; E. S.: 93,70), sin considerar los intentos de cópula, que tenían una duración inferiores a los 6 segundos.

Se observaron intentos de segundas cópulas por parte del macho tras separarse de la hembra, pero en todos los casos fue rechazado por la hembra. No se observó en ningún caso más de una cópula por hembra, si bien es posible que la hembra copule en más de una ocasión, ya que desconocemos si previamente la hembra lo había hecho en la naturaleza antes de ser capturada o si transcurrido un espacio de tiempo más largo volvía a copular. En tres ocasiones la hembra ovipositó transcurridas 1 hora y media, 4 horas y 5 horas respectivamente tras la cópula; en el tercer caso, la hembra efectuó dos puestas consecutivas esa misma tarde sin realizar cópula entre ellas.

Se observaron varios intentos de desplazamiento durante las cópulas, similares a los observados en otras especies, para lo cual el macho intruso se colocaba sobre la pareja y trataba de copular con la hembra. Se contaron hasta 4 intentos de desplazamiento de un macho sobre una pareja, con duración de unos pocos segundos cada uno, tras lo cual abandonaba. En ningún caso el macho intruso desplazó al que se hallaba copulando previamente. Se intentó comprobar si el tiempo de cópula se veía afectado o no por los intentos de desplazamiento, para lo cual se procedió de modo similar al caso de *L. fusca* y *L. andalusiaca*. En primer lugar se comprobó que la variable duración de cópula no se distribuía como una función normal aplicando el test de normalidad K-S (K.S d: 0,22278 $p > 0,20$), por lo que empleamos un test estadístico no paramétrico para comprobar si las diferencias en duración de cópula entre los casos con intento de desplazamiento y los que no eran significativas. El test empleado fue el de la U de Mann-Withney, y los resultados no fueron significativos ($Z = -0,516398$; $p = 0,605580$; $n_1 = 3$ y $n_2 = 6$), por lo que el tiempo de cópula no parece estar influido por la presencia de machos extraños que intenten desplazar al que se halla copulando previamente.

| | <i>L. fusca</i> | <i>L. andalusiaca</i> | <i>C. mitis</i> | <i>P. meyeri</i> | <i>I. nevada</i> |
|----------------------------|-----------------|-----------------------|-----------------|------------------|------------------|
| Tamborileo ♂/♀ | sí / sí | sí / - | sí / sí | - / - | sí / - |
| Postura de rechazo/huida | sí / sí | - / sí | sí / sí | - / sí | - / sí |
| Tipo de cópula | paralelo | paralelo | en X | paralelo | paralelo |
| Tiempo medio de cópula(s) | 1675,28 | 5089,09 | 810,75 | 9900 | 769,67 |
| S. D. | 2434,38 | 706,79 | 584,99 | - | 281,10 |
| Intentos desplazamiento | sí | sí | no | - | sí |
| Efecto en tiempo de cópula | sí | no | - | - | no |
| Nº cópulas/hembra | 1-3? | 1-2? | 1? | 1? | 1? |

Tabla 9.1. Tabla resumen del comportamiento de cópula en las especies estudiadas.

9.2.6. Comportamientos erróneos de cópula

En casi todos los seres vivos de reproducción sexual, la evolución ha favorecido la aparición de mecanismos que aseguren la correcta identificación de la pareja, evitando así los costes derivados de los posibles errores. No obstante, son frecuentes, especialmente en condiciones no naturales, los intentos de cópulas "erróneos". Estos errores han sido observados en muchos grupos de insectos (THORNHILL y ALCOCK, 1983), así como de otros animales como los anfibios (THORN, 1968) o los mamíferos (WENDT, 1964).

En el caso de los plecópteros ya han sido citados casos de anomalías en el comportamiento de cópula. KHOO (1964) observó el intento de cópula entre dos machos de *Capnia bifrons* y entre dos machos de *Diura bicaudata*, así como el intento de cópula de un macho de *Perlodes microcephalus* con una hembra de *Isogenus nubecula*. De todos modos señalaba que todas

esas conductas anormales se observaron en machos a los que no se les había permitido copular pronto con hembras de su especie después de su periodo de maduración.

HYNES (1941) señaló un intento de cópula de un macho de *Capnia nigra* con una hembra de *Leuctra nigra* que previamente había estado en contacto con hembras de *C. nigra*, por lo que el autor pensó que las hembras debían liberar alguna sustancia que atrajera al macho para la cópula.

Más recientemente, ZEIGLER (1990) señalaba que los machos de *Pteronarcella badia* intentaban copular tanto con hembras, vírgenes o no, como con otros machos; o incluso que machos de *Pteronarcella badia* intentaban copular con hembras de *Isogenoides zionensis*, en intentos de apareamiento que podían durar hasta 5 minutos colocados sobre la hembra. Estos comportamientos, según ZEIGLER, sugerían la falta de feromonas de contacto en *P. badia* así como de selectividad y discriminación por parte de los machos de esta especie. Este autor (ZEIGLER, 1991) citó también el caso de una hembra que trató de subir sobre una pareja que se hallaba en cópula.

BRINCK (1949) afirmó que un macho de *Capnia bifrons* trataría de copular con una hembra de su especie aunque ésta llevara muerta varios días. Este hecho también fue señalado por STEWART, ATMAR y SOLON (1969) con un macho de *Perlesta placida* que intentó copular con hembras muertas de su especie.

Los intentos de cópula de machos adultos con ninfas a punto de emerger también son posibles. De hecho ha sido observado y fotografiado en la naturaleza en la especie *Paracapnia angulata*, que emerge en gran número al fraccionarse la capa de hielo que cubre los ríos donde habitan (ALBA-TERCEDOR, comunicación personal).

Al parecer, algunos intentos de cópula entre individuos de diferente especie pueden dar lugar a la aparición de híbridos. En relación con esto, HANSON (1960) citó casos de hibridación entre ejemplares de *Allocaupnia minima* y *A. maria* en la naturaleza, en las zonas donde ambas especies coexisten.

En nuestros estudios en laboratorio observamos numerosos intentos de cópulas erróneos semejantes a los citados previamente. Entre ellos destacaron por su abundancia los realizados por un macho que intentaba copular con otro ejemplar del mismo sexo, intento que duraba normalmente

unos segundos y concluía con la huida del macho que hacía las veces de hembra. Estos intentos se podían repetir hasta 4 veces (como se observó en *L. andalusiaca*) o 5 veces (como se observó en *L. maroccana*), durante un período de repetidos intentos de hasta 1 minuto y 40 segundos.

Hay que señalar que intentos de cópula entre machos se observaron en casi todas las especies estudiadas: *L. fusca*, *C. mitis*, *L. maroccana*, *L. andalusiaca* e *I. nevada*, en casi todas las ocasiones en cajas donde estaban presentes hembras de su especie que rechazaban la cópula.

También se observó el intento de cópula por parte de un macho de *L. andalusiaca* sobre una hembra muerta de su especie. Tras intentarlo en un par de ocasiones, el macho abandonó.

Por último, otro caso anómalo observado fue el de un macho de *L. maroccana* que intentó copular repetidas veces con un macho de *L. inermis*, que por su tamaño recuerda bastante a la hembra de la especie anterior.

9.3. DISCUSIÓN GENERAL SOBRE EL COMPORTAMIENTO DE CÓPULA

Aunque no hemos cuantificado el fenómeno, se ha observado la existencia de agregación de miembros de una misma especie en un mismo sustrato, generalmente un mismo pie de planta. Esta conducta de agregación, aunque insuficientemente conocida, ha sido observada en muchas especies de plecópteros y parece jugar un papel importante en la vida adulta de los miembros de este orden de insectos facilitando el encuentro de las parejas (STEWART, 1994; ALEXANDER & STEWART, 1997; HANADA, ISOBE y OISHI, 1997).

El empleo de tamborileo o "drumming" en las especies estudiadas (Tabla 9.1) probablemente favorezca en la naturaleza el encuentro de la pareja. La importancia del drumming u otras formas de comunicación vibracional intersexual para facilitar la búsqueda de la pareja ha sido señalado para los plecópteros del suborden Arctoperlaria (ALEXANDER Y STEWART, 1996a) y ABBOTT y STEWART (1993) aportaron la primera evidencia experimental de ello. No obstante, el uso de dicha comunicación no parece ser una pauta obligatoria del cortejo o un requisito previo para el

apareamiento, ya que machos adultos que no realizan el "drumming" y se encuentran sobre el sustrato con la hembra proceden directamente al apareamiento (BERTHÉLEMY, 1979a; BOTTORFF, SZCZYTKO, KNIGHT y DIMICK, 1990), hecho que también nosotros hemos podido observar.

El mecanismo desarrollado por la hembra para evitar al macho mediante la adopción de elevar las alas (como se observó en *L. fusca* y en *C. mitis*) recuerda al descrito por HYNES (1974) para los adultos de dos especies de plecópteros australianos, lo que llamó una posición de las alas en "mariposa", y cuya misión podía estar relacionada, en esos casos, con la disuación de predadores. KHOO (1964), ZEIGLER (1990) y STEWART (1997), entre otros, señalaron también que algunas hembras, como en algunos ejemplares de nuestro estudio, elevaban el abdomen como estrategia para evitar copular con machos cuando no se hallaban receptivas. A este mecanismo de disuación, habría que añadir el más general consistente en la huida, observado en todas las especies estudiadas.

El comportamiento de aproximación e iniciación a la cópula es muy similar en todas las especies estudiadas y recuerda al descrito previamente para otras especies (WU, 1923; FRISON, 1929; 1935; BENEDETTO, 1970; STEWART, ATMAR y SOLOM, 1969; VAUGHT y STEWART, 1974; BERTHÉLEMY, 1979a; BURKANTIS y PECKARSKY, 1985), aunque la transmisión del esperma presenta variaciones relacionadas con los diferentes órganos de transferencia de esperma y genitales externas en general de las diferentes especies. BRINCK (1956) y BERTHÉLEMY (1979a) señalaron que el esperma era introducido en el orificio genital de la hembra por medio del epiprocto (en *Protonemura* y *Capnioneura*), de los paraproctos (en *Leuctra*) o del órgano copulador o pene (en *Isoperla*), lo que parece coincidir con nuestras observaciones.

La posición de cópula en paralelo, observada en casi todas las especies en nuestro estudio, es similar a la descrita para muchas especies de plecópteros, como *Leuctra hippopus* o *Capnia atra* (BRINCK, 1956), *Jewetoperla munoci* (BENEDETTO, 1970), *Perlinella drymo* (STEWART, 1976) o *Claasenia sabulosa* (ALEXANDER y STEWART, 1996a), mientras que la posición en X observada en *C. mitis* previamente había sido citada como posición de cópula oblicua en *Diura bicaudata* y otras especies (BRINCK, 1956), o como posición de cópula en "head-in-the-air" (cabeza en el aire) en *Paracnetina fumosa* (STEWART, 1976). Existen cópulas en las que la posición

adoptada sería más o menos oblicua, intermedia entre la descritas en los casos anteriores (BRINCK, 1956). En todos los casos que hemos estudiado el abdomen del macho se curva por debajo del de la hembra adoptando una posición típica en S hasta que el apex toca el segmento genital de la hembra, del mismo modo que fue descrito por BRINCK (1956) en distintas especies.

STEWART, ATMAR y SOLOM (1969) señalaron una posible estimulación táctil del macho durante la cópula mediante la acción de rozar sus piezas bucales sobre el pronoto de la hembra. Esta conducta, acompañada del contacto establecido con las antenas durante la cópula, ha sido observada también en la especie *L. fusca* de nuestro estudio y había sido previamente citada por BRINCK (1949) en *Capnia bifrons*. En las restantes especies estudiadas sólo se observó con claridad los contactos establecidos con las antenas.

La duración de la cópula es muy variable, tanto entre especies como incluso dentro de una especie y, además, se puede ver influida por la temperatura o la luz, como se ha observado en otros insectos (PETERSSON, 1990). Datos previos señalan también tiempos de cópula variados entre especies: aproximadamente 62 segundos en *Claasenia sabulosa* (ALEXANDER y STEWART, 1996a), 10 minutos aproximadamente para *Jewettoperla munoai* (BENEDETTO, 1970), unos 14 minutos en *Perlesta placida* (STEWART, ATMAR y SOLOM, 1969), 1 hora aproximadamente para *Paragnetina fumosa* y para *Perlinella drymo* (STEWART, 1976), de 5 a 15 minutos en las especies de gran tamaño y 45 a 60 minutos en las nemuroideos, con casos incluso de varias horas (BRINCK, 1949), varias horas en *Brachyptera auberti* (BERTHÉLEMY, 1979a) o entre unos pocos minutos y varias horas para las especies europeas estudiadas por KHOO (1964), con casos de especies en los que el macho permanecía varios días en la posición de cópula. Esto último se corresponde con un mecanismo de guarda de la pareja, similar al señalado por ALEXANDER y STEWART (1996a) para *Claasenia sabulosa*.

En nuestro estudio, los tiempos de cópula de las especies fueron igualmente muy variables y oscilaron entre 14 segundos (mínimo tiempo en *L. fusca*) y 2 horas y 45 minutos (en *P. meyeri*), aunque lo más notable fue el amplio margen de variación existente dentro de una misma especie, como queda reflejado en los altos valores de la desviación standar (S. D.).

La variación experimentada en el tiempo de cópula, o más correctamente de permanencia del macho sobre la hembra en posición de cópula, en el caso de *L. fusca* en relación con la existencia o no de intentos de desplazamientos es un comportamiento únicamente referido con anterioridad en la especie *Peronarcella badia*, cuya duración de cópula varió entre $16,6 \pm 9,5$ minutos sin sufrir intentos de desplazamientos por otro macho y más de 100 minutos cuando otro macho trataba de desplazar al que se hallaba copulando (ZEIGLER, 1991). Este mismo autor (ZEIGLER, 1991) señaló que la cópula se prolonga también en presencia de otras hembras, lo que podría explicarse porque el macho no distingue entre machos y hembras, idea apoyada en la existencia de intentos de cópulas entre machos.

Si bien se sabe que la guarda de la pareja es un mecanismo adoptado por algunas especies de plecópteros (KHOO, 1964; ALEXANDER y STEWART, 1996a), nuestros resultados suponen la confirmación de que los intentos de desplazamientos condicionan el tiempo de permanencia del macho sobre la hembra guardándola y demuestran por primera vez estadísticamente que la duración del acoplamiento se ve prolongada ante intentos de desplazamiento de otros machos, ya que en el trabajo de ZEIGLER (1991) las observaciones fueron incompletas, según el propio autor, y no se estableció un test estadístico que comprobara su hipótesis.

Esta conducta podría ser claramente beneficiosa en el macho para evitar posibles desplazamientos de esperma y asegurarse la paternidad, fenómeno muy común en los insectos (PARKER, 1970), ya que si una hembra se aparea varias veces, el esperma del último macho tiene más probabilidad de fecundar más huevos (PARKER, 1970; ALCOCK, 1979; En: WILEY y KHOLER, 1984). En todo caso existiría un balance entre los costos y beneficios en guardar a una hembra, de modo que el macho que guarda pierde posibilidades de aparearse con otras hembras, mientras que el que no guarda se expone a que su esperma sea desplazado por otro macho. El resultado de este balance dependerá de diversos factores como la duración normal de la cópula, el tiempo que el macho guarde, la posibilidad de encuentro entre ejemplares de diferente sexo, etc., así como de considerar otros costes y beneficios, como el tiempo perdido en alimentarse, la mayor o menor exposición a la depredación, y otros aspectos aún poco conocidos de la biología de las

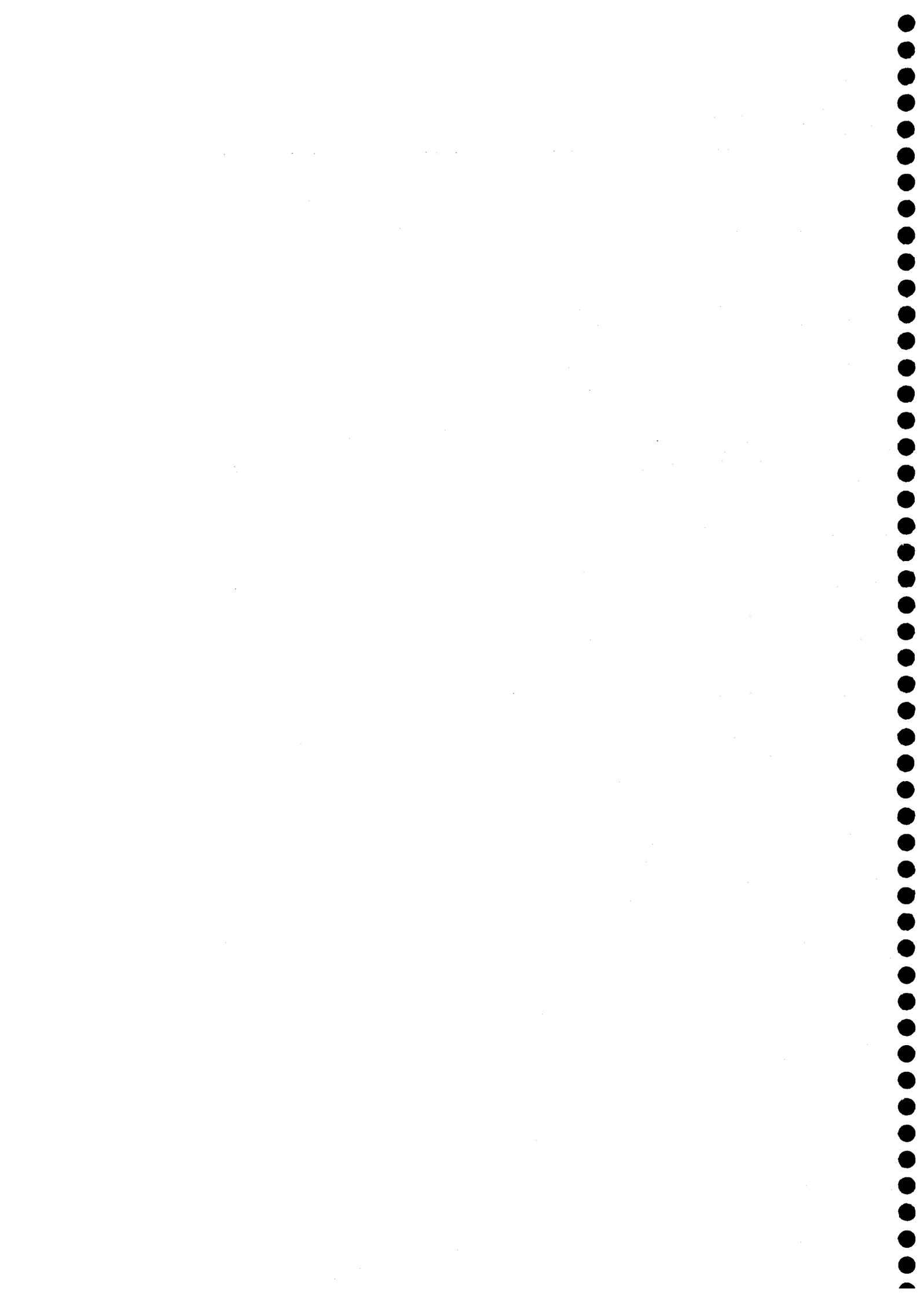
diferentes especies. Esto explicaría que estrategias adecuadas para algunas especies no lo sean para otras. Además, se ha citado la existencia de una secreción gelatinosa que taponan la entrada del conducto genital de las hembras apareadas en la especie *Leuctra prima* (ZWICK, 1990) que podría corresponder a un tapón colocado por el macho tras el apareamiento constituyendo otro modelo de estrategia para evitar el desplazamiento de su esperma.

En cuanto al número de cópulas que realiza una hembra parece ser que al menos en las especies *L. fusca* y *L. andalusiaca* puede ser de más de una, ya que en algunos casos volvieron a copular pasados tan sólo unos instantes de la cópula anterior, si bien normalmente suele transcurrir un tiempo hasta que la hembra se halle receptiva de nuevo, sin necesidad de efectuar una puesta durante el intervalo. A partir de nuestros resultados podemos calificar a las hembras de las especies estudiadas (al menos las dos especies del género *Leuctra* citadas anteriormente) como ocasionalmente poliándricas. Tradicionalmente se ha aceptado que la hembra generalmente rehusa aparearse más de una vez (HYNES, 1976), aunque tanto STEWART, ATMAR y SOLOM (1969) como ALEXANDER y STEWART (1996a) citaron la existencia de poliandria en el orden Plecópteros, concretamente en las especies *Perlesta placida* y *Claasenia sabulosa* respectivamente, ya que realizaban varias cópulas con diferentes machos. Así, STEWART, ATMAR y SOLOM (1969) habían señalado que algunas hembras de *P. placida* que se dejan junto a los machos en experiencias de cópula en laboratorio pueden repetir la cópula en intervalos de 42 horas. La poliandria o el reapareamiento puede tener un efecto positivo al aumentar la fecundidad de la hembra, como ha sido mostrado en una especie de tricóptero (PETERSSON, 1991), aunque en el caso de los plecópteros parece ser que, al menos en algunas especies, la hembra requiere un sólo apareamiento para fertilizar la mayoría, si no todos, sus huevos (ZEIGLER, 1990). Otra posible ventaja de la poliandria puede ser el aumento de la diversidad genética de la descendencia. Asimismo, el reapareamiento beneficiaría a la hembra si conllevara el aporte de recursos nutritivos para ésta (tales como sustancias proteicas), aunque sobre este tema apenas tenemos conocimientos en el caso concreto de los plecópteros.

En el caso del macho, parece realizar el máximo número de intentos de cópula con diferentes hembras, siendo por tanto poliginico, aunque en ocasiones pasan por períodos de inactividad o

inapetencia, sobre los que desconocemos si son motivados por factores externos o internos al animal. ZEIGLER (1990) mostró que la inversión del macho de *Pteronarcella badia* era muy baja (la transmisión del semen suponía un 1,12% aproximadamente de disminución en su peso corporal), lo que podía guardar relación con la falta de selectividad por parte del macho en los apareamientos.

Todos los intentos de desplazamiento sin éxito y cópulas erróneas, tanto en los ejemplares de nuestro estudio como en los citados en la bibliografía, parecen indicar poca o ninguna selección por parte del macho. Este hecho confirma lo referido por ZEIGLER (1990) para la especie *Pteronarcella badia*, lo que, según él, puede sugerir la poca importancia de las feromonas de contacto y de selección por parte del macho de esta especie. No obstante, en la naturaleza el uso de comunicación intersexual y, quizá, diferencias en la elección de sustrato o en los períodos de vuelo, evitarían gran parte de esas cópulas erróneas, favoreciendo el encuentro entre individuos de la misma especie y, en el primer caso, de diferente sexo. La existencia de lugares de agregación (STEWART, 1994), si bien van a favorecer el encuentro entre individuos de diferente sexo, por otra parte favorecería también una mayor frecuencia de intentos de cópulas entre machos.



**10. REPRODUCCIÓN III
(HUEVOS Y PUESTAS)**



10.1. INTRODUCCIÓN

Numerosos autores de todo el mundo, especialmente europeos, han estudiado aspectos de los huevos de los plec6pteros tales como morfologfa, citologfa, eclosi6n, inter6s taxon6mico, influencia de los factores ambientales en el 6xito de eclosi6n, cambios en la cubierta del huevo tras la oviposici6n, etc.

Los trabajos m6s frecuentes que tratan sobre los huevos de los plec6pteros son aquellos que describen la morfologfa de los huevos de especies concretas como parte de un estudio m6s amplio de biologfa o de descripci6n de especies (FRISON, 1935; HYNES, 1941, 1974; KHOO, 1964; STEWART, ATMAR y SOLOM, 1969; BENEDETTO, 1970; RIEK, 1970; HARPER, 1973; ZWICK, 1973a, 1976; CHINO, 1974; VAUGHT y STEWART, 1974); aunque no faltan aquellos que se dedican exclusivamente a la descripci6n morfol6gica de los huevos de especies de un 6rea concreta (DEGRANGE, 1957; KNIGHT, NEBEKER y GAUFIN, 1965a, 1965b; ISOBE, 1988). Asimismo, se han realizado estudios detallados sobre morfologfa a nivel ultraestructural e histol6gico de la superficie del huevo o del disco de anclaje (ROSCISZEWSKA, 1987, 1991a, 1991b; ROSCISZEWSKA y JANKOWSKA, 1993; ISOBE, 1997), y algunos autores han prestado su atenci6n al estudio de la oog6nesis y el desarrollo del huevo (ROSCISZEWSKA, 1989, 1995; GOTTANKA y BÜNING, 1990; BRITAIN, 1997; KISHIMOTO, 1997) o a la eclosi6n y los efectos que tienen sobre ella factores como la temperatura (ELLIOTT, 1988, 1989, 1991a, 1991b, 1995).

Los estudios sobre oviposici6n y estructura general de los huevos han sido tratados normalmente dentro de estudios m6s amplios sobre biologfa de los plec6pteros (HYNES, 1941, 1974, 1976; BRINCK, 1949; KHOO, 1964; ZWICK, 1973b).

En diversos grupos de insectos se ha estudiado la relaci6n existente entre el tamaño de la hembra con el posterior tamaño de su puesta (BERRIGAN, 1991; STEWART, HEMPTINNE y DIXON, 1991; HONÉK, 1993). En el caso de los plec6pteros, algunos trabajos citan la existencia de una relaci6n positiva entre ambos (KHOO, 1964; ELLIOTT, 1988; BRITAIN, 1990; PECKARSKY & COWAN, 1991).

El estudio de los huevos y puestas de este orden de insectos no sólo aporta información sobre la biología del grupo, sino que también puede constituir una valiosa ayuda en estudios taxonómicos (FRISON, 1935; BERTHÉLEMY, 1964; KNIGHT, NEBEKER y GAUFIN, 1965a, 1965b; ZWICK, 1973b; STARK y SZCZYTKO, 1982, 1988; LILLEHAMMER y OKLAND, 1987; NELSON, 1988).

Tan sólo contamos con un trabajo publicado en el que se estudien los huevos de algún plecóptero capturado en la Península Ibérica, concretamente *Guadalgenus franzi*, (STARK, GONZÁLEZ DEL TÁNAGO y SZCZYTKO, 1986). No obstante, se ha descrito la morfología de los huevos de algunas especies de plecópteros de la Península Ibérica, comunes a la fauna de otros países europeos. Concretamente, de entre las 21 especies de plecópteros presentes en Sierra Nevada, se ha descrito la morfología de los huevos de *Perlodes micocephalus* (BERTHÉLEMY, 1964; KHOO, 1964), *Isoperla grammatica* (KHOO, 1964; LILLEHAMMER y OKLAND, 1987), *Dinocras cephalotes* (ROSCISZEWSKA, 1991b), *Perla marginata* (DEGRANGE, 1957; ROSCISZEWSKA, 1991b; ISOBE, 1997), *Protonemura meyeri* (KHOO, 1964), *Nemoura cinerea* (KHOO, 1964), *Leuctra fusca* (KHOO, 1964) y *Leuctra inermis* (HYNES, 1941; KHOO, 1964), en todos los casos a partir de ejemplares de otros países. En todo caso, generalmente sólo los huevos de las especies de systellognatha son descritos en detalle, ya que los de euholognatha presentan gruesas cubiertas gelatinosas que, según el grado de hidratación y el tiempo que lleve el huevo fuera del animal, presentan un tamaño y un aspecto diferente.

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

En una segunda parte del capítulo, estudiaremos las relaciones existentes entre tamaño de la hembra y tamaño de la puesta y entre tamaño de la hembra y tamaño de los huevos. Para ello, nos centramos en la especie *Isoperla nevada* por razones que serán argumentadas en el correspondiente apartado.

10.2. CARACTERÍSTICAS DE LOS HUEVOS Y PUESTAS DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

10.2.1. *Isoperla grammatica* (Poda, 1761) (Fig. 10.1)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

Nº. máximo de huevos/hembra por disección= 341 (n= 7).

Diámetro menor del huevo en mm (n= 10): media= 0,240; rango= 0,209-0,264; D. S.= 0,019; E. S.= 0,006; C. V.= 0,079.

Diámetro mayor del huevo en mm (n= 10): media= 0,331; rango= 0,286-0,363; D. S.= 0,027; E. S.= 0,008; C. V.= 0,082.

Color de huevo maduro= marrón.

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

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

Los datos observados de coloración, rango de tamaño y forma del huevo, así como la presencia de collar, coinciden con los señalados por BRINCK (1949) y LILLEHAMMER y OKLAND (1987) para esta especie en las poblaciones del norte de Europa. Estos últimos autores (LILLEHAMMER y OKLAND, 1987) coinciden con nuestras observaciones al describir en la superficie del huevo la presencia de una puntuación profunda organizada hexagonalmente en formaciones de 10 a 20 (Fig. 10.1). Los micropilos, según dichos autores, aparecen en una hilera con aberturas ampliamente separadas y sin quilla.

Según KHOO (1964) la puesta de huevos comienza para *I. grammatica* entre los 5 y 17 días después de la emergencia y el número de puestas observados fue de hasta 5, con una tendencia a la reducción progresiva en el número de huevos. La fertilidad máxima encontrada para esta especie, según este autor, fue de 339 huevos, similar a la de nuestros resultados.

Si bien en nuestro estudio no tenemos datos sobre el tamaño de puesta de esta especie, el número de huevos por puesta señalado para diversas especies del género *Isoperla* oscila entre

17-788 con un total de hasta 5 puestas por hembra variable según las especies (KHOO, 1964; HARPER, 1973; DeWALT y STEWART, 1995).

10.2.2. *Isoperla nevada* Aubert, 1952 (Fig. 10.2)

Nº. huevos/puesta: media= 115 (n= 18 puestas); D. S.= 65,6; E. S.= 15,6; C. V.= 0,6.

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

Nº. máximo de huevos/puesta= 236.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 33.

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

Diámetro menor del huevo en mm (n= 10): media= 0,229; rango= 0,220-0,242; D. S.= 0,009; E. S.= 0,003; C. V.= 0,039.

Diámetro mayor del huevo en mm (n= 10): media= 0,342; rango= 0,330-0,352; D. S.= 0,008; E. S.= 0,003; C. V.= 0,023.

Color de huevo maduro= marrón.

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

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

Forma de la puesta= esférica.

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

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

El huevo de esta especie nunca ha sido descrito y su parecido con el de la especie *I. grammatica* revela el gran parentesco existente entre estas especies. LILLEHAMMER y OKLAND (1987) señalaban la distribución hexagonal de la punteadura (aeropilos) del huevo de

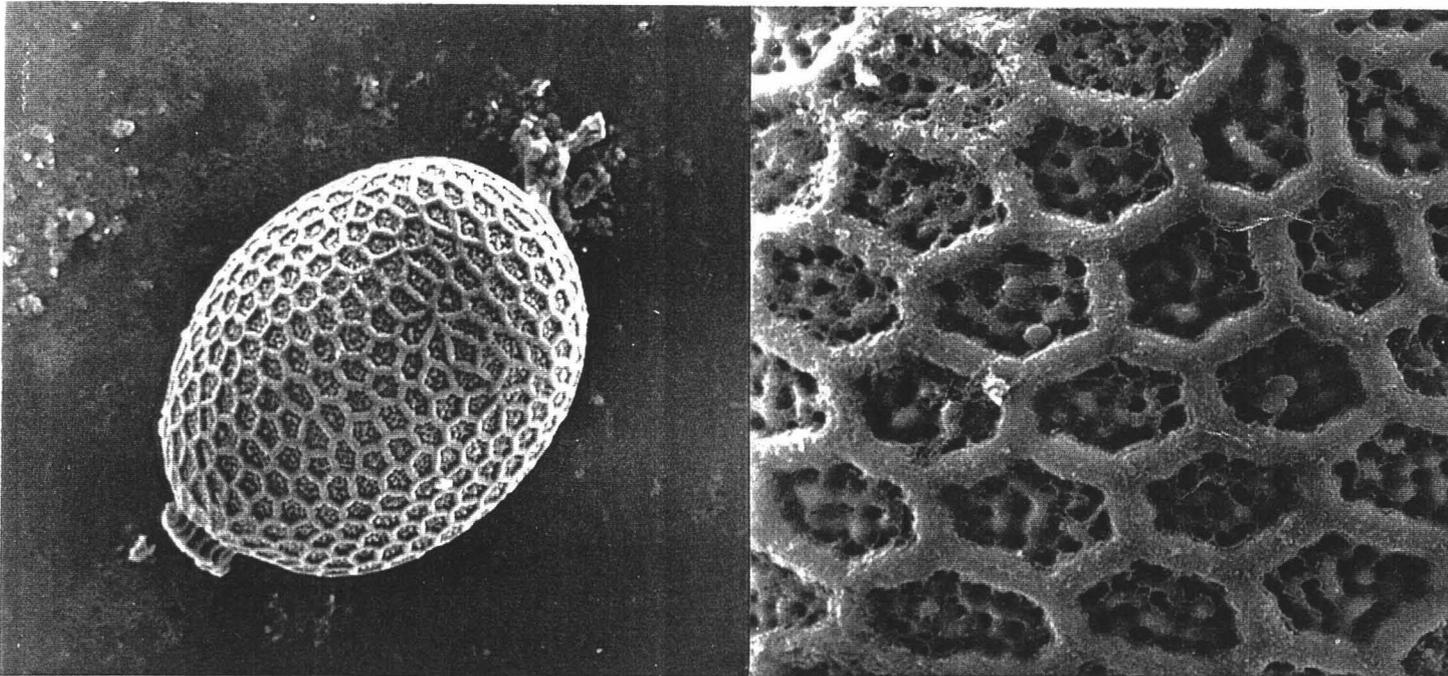


Fig. 10.1. Huevo de *Isoperla grammatica* y detalle de su superficie.

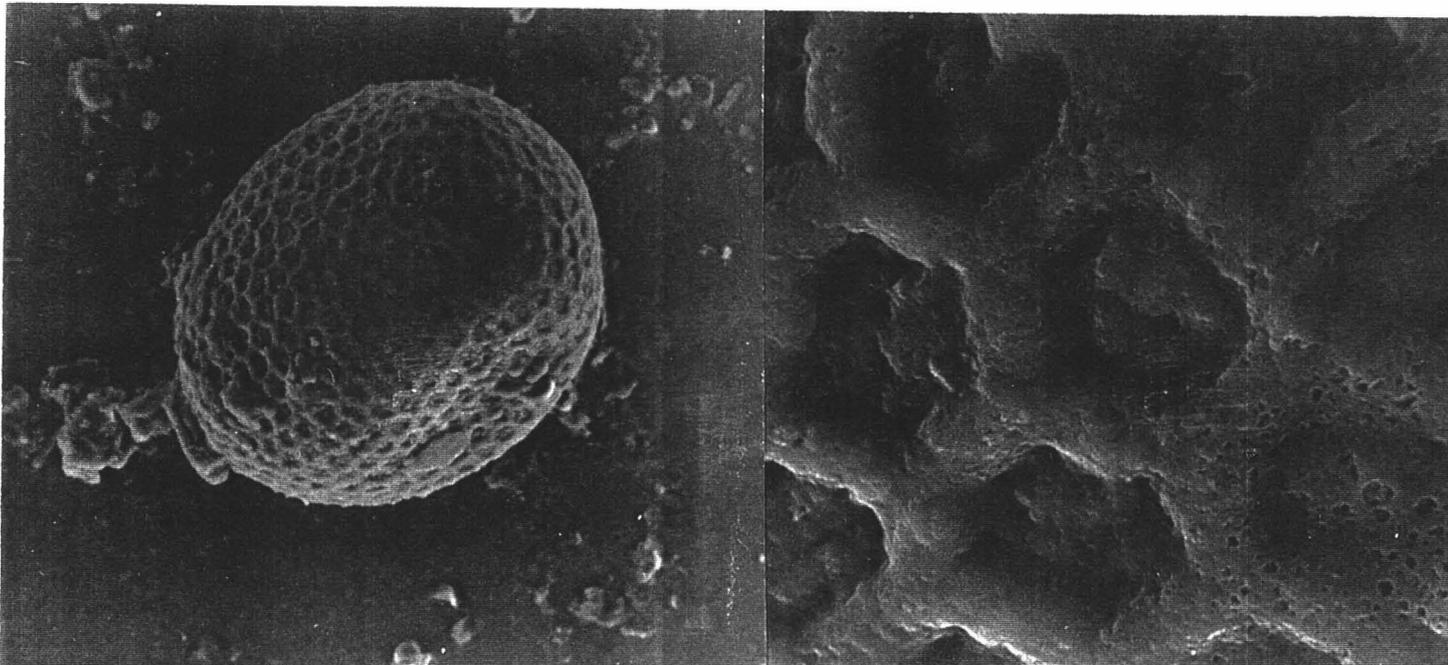


Fig. 10.2. Huevo de *Isoperla nevada* y detalle de su superficie.

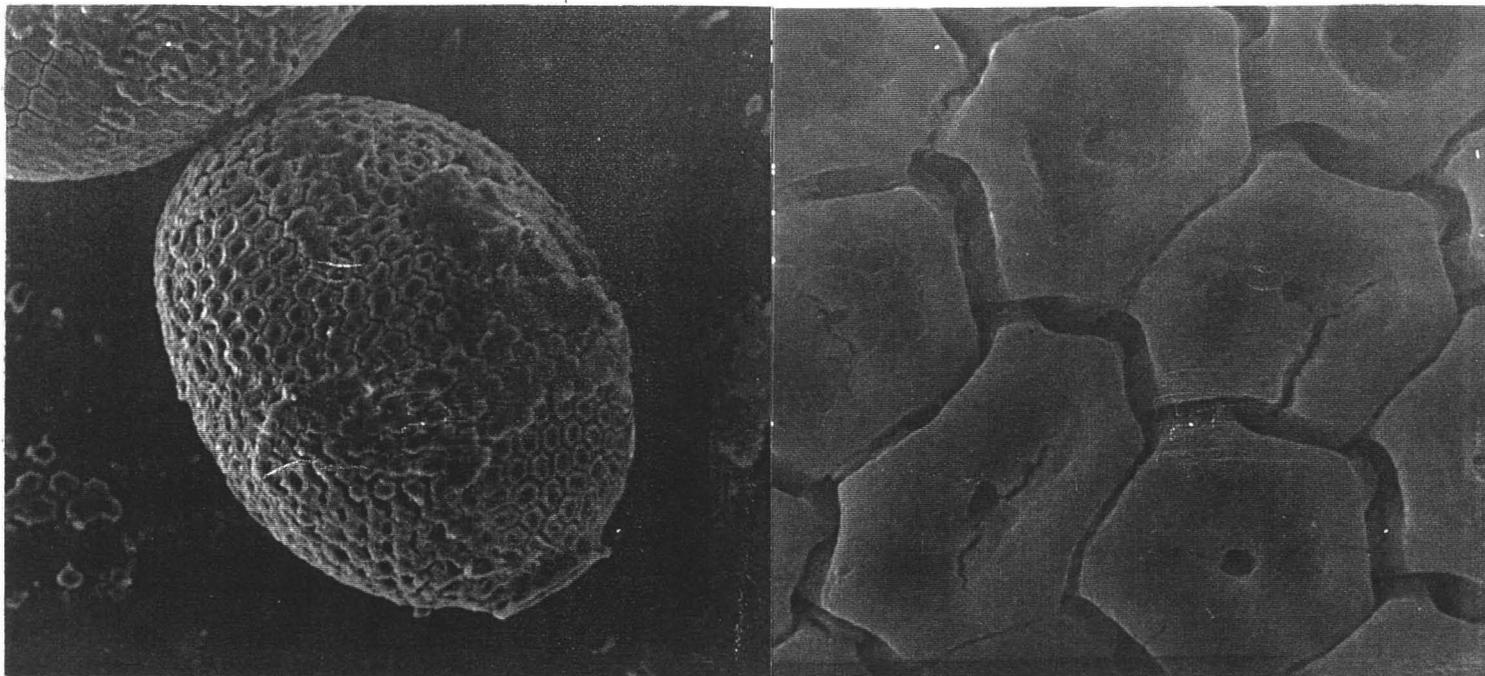


Fig. 10.3. Huevo de *Perla marginata* y detalle de su superficie.

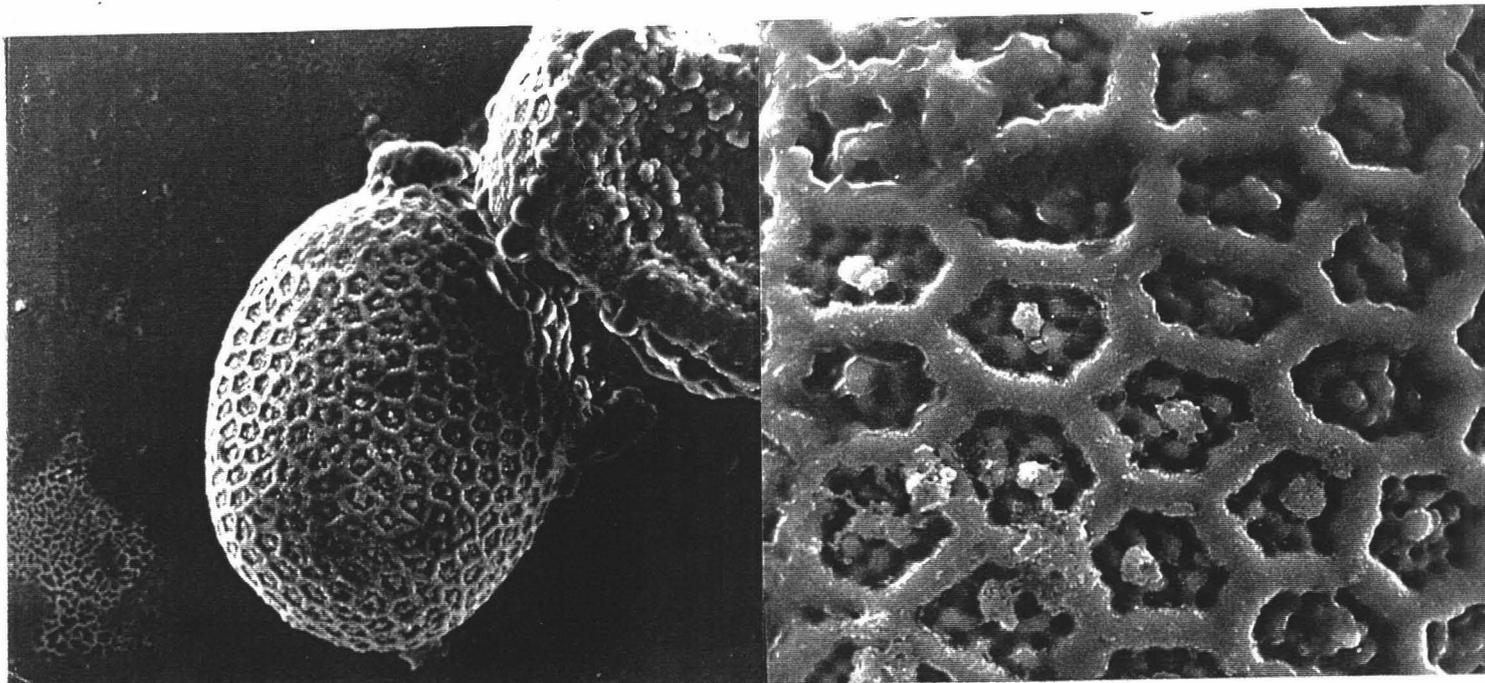


Fig. 10.4. Huevo de *Chloroperla nevada* y detalle de su superficie.

I. grammatica e *I. difformis* como un indicador de la existencia de una relación próxima entre ambas, y señalaban el número de punteaduras por grupo como el carácter diferenciador en ambas especies. Esto mismo podría ser señalado para las especies *I. grammatica* e *I. nevada*, ya que el número de punteaduras parece ser menor en *I. nevada* (<10) que en *I. grammatica* (10 a 20) (fig. 9.2 y 9.3).

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

10.2.3. *Perla marginata* (Panzer, 1799) (Fig. 10.3)

Nº. huevos/puesta: media= 79 (n= 2); D. S.= 32,5; E. S.= 23,2; C. V.= 0,4.

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

Nº. máximo de huevos/puesta= 102.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 56.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n= 10): media= 0,283; rango= 0,253-0,297; D. S.= 0,014; E. S.= 0,004; C. V.= 0,049.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,441; rango= 0,396-0,476; D. S.= 0,021; E. S.= 0,007; C. V.= 0,048.

Color de huevo maduro= marrón oscuro.

Forma de huevo= ovalada.

Presencia de collar= sí.

Forma de la puesta= esférica.

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

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

ISOBE (1997) en su estudio sobre los sistemas de anclaje de los huevos de los plecópteros hace referencia al huevo de *P. marginata*, y lo describe con un sistema de anclaje de tipo paraguas (umbrella) con cuerpos globulares a lo largo de toda la superficie del disco basal distribuidos en unidades en forma de flor. Estudios en la ultraestructura de este disco de anclaje han sido también efectuados (ROSCISZEWSKA, 1987). Previamente DEGRANGE (1957) había realizado una descripción completa de la morfología del huevo de esta especie: una membrana temporal externa con una redícula hexagonal regular con un corpúsculo hemisférico refringente en el centro de cada malla y un corion compuesto por un endocorion liso y transparente y un exocorion con dos capas, una interior traslúcida y una exterior, pardo clara, formada por un ensamblaje de placas perforadas en el centro, hexagonales en superficie (todo ello también observado en los huevos en nuestro estudio, ver Fig. 10.3). Los micropilos (de 12 a 27), según dicho autor, se hallan a una distancia de 0,09 mm. del polo anterior. ROSCISZEWSKA (1995) describió detalladamente el proceso de ovogénesis en *P. marginata* e hizo estudios sobre la ultraestructura e histoquímica de la cápsula del huevo (ROSCISZEWSKA, 1991b).

10.2.4. *Chloroperla nevada* Zwick, 1967 (Fig. 10.4)

Nº. huevos/puesta: media= 23 (n= 5); D. S.= 7,1; E. S.= 3,2; C. V.= 0,3.

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

Nº. máximo de huevos/puesta= 34.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 17.

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

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,247; rango= 0,220-0,286; D. S.= 0,021; E. S.= 0,007; C. V.= 0,085.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,354; rango= 0,319-0,374; D. S.= 0,019; E. S.= 0,006; C. V.= 0,054.

Color de huevo maduro= marrón oscuro.

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

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

Forma de la puesta= esférica.

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

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

10.2.5. *Amphinemura triangularis* Ris, 1902 (Fig. 10.5)

Nº. huevos/puesta: media= 147 (n= 5); D. S.= 59,5; E. S.=26,6; C. V.= 0,4.

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

Nº. máximo de huevos/puesta= 191.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 43.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n= 10): media= 0,142; rango= 0,132-0,154; D. S.= 0,008; E. S.= 0,003; C. V.= 0,056.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,166; rango= 0,154-0,182; D. S.= 0,010; E. S.= 0,003; C. V.= 0,060.

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

Forma de huevo= esférica, algo ovalada.

Presencia de collar= no.

Forma de la puesta= esférica.

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

ZWICK (1980) señaló para *Amphinemura standfussi*, especie afin a la anterior, una fecundidad de 775 huevos por hembra y KHOO (1964) encontró tamaños de puesta medios de 150 a 250 huevos para *A. standfussi* y de 200 a 350 huevos para *A. sulcicollis* y hasta 4 puestas por hembra en dichas especies. En el caso de *A. standfussi*, KHOO (1964) comprobó que la puesta de huevos comenzaba a los 9 ó 10 días de la emergencia. La fecundidad máxima señalada por este autor es de 830 y 1208 para *A. standfussi* y *A. sulcicollis* respectivamente, muy similares a las apuntadas por ELLIOTT (1988) de 860 para la primera especie y de 1364 para la segunda, distribuidas en 1 a 4 puestas.

10.2.6. *Protonemura alcazaba* Aubert, 1954 (Fig. 10.6)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n= 10): media= 0,136; rango= 0,127-0,143; D. S.= 0,005; E. S.= 0,002; C. V.= 0,037.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,181; rango= 0,171-0,187; D. S.= 0,007; E. S.= 0,002; C. V.= 0,039.

Color de huevo maduro= blanco amarillento.

Forma de huevo= ovalada.

Presencia de collar= no.

10.2.7. *Protonemura meyeri* (Pictet, 1841) (Fig. 10.7)

Nº. huevos/puesta: media= 293 (n= 2); D. S.= 52,3; E. S.= 37,4; C. V.= 0,2.

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

Nº. máximo de huevos/puesta= 330.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 256.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n= 10): media= 0,138; rango= 0,132-0,143; D. S.= 0,006; E. S.= 0,002; C. V.= 0,043.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,171; rango= 0,165-0,187; D. S.= 0,008; E. S.= 0,002; C. V.= 0,047.

Color de huevo maduro= blanco.

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

Presencia de collar= no.

Forma de la puesta= esférica.

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

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

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

KHOO (1964) encontró un tamaño de puesta de 300 a 500 huevos, que la hembra comienza a liberar pasados 5 a 9 días de la emergencia. El número de puestas por hembra observado por este autor fue de hasta 9 y el número máximo de huevos por hembra de más de 2000. Por su parte, ELLIOTT (1988) señaló un número de puestas de 2 a 8 y una fertilidad máxima de 2086 huevos.

10.2.8. *Nemoura cinerea* (Retzius, 1783) (Fig. 10.8)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n= 10): media= 0,160; rango= 0,143-0,176; D. S.= 0,011; E. S.= 0,003; C. V.= 0,069.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,202; rango= 0,187-0,220; D. S.= 0,012; E. S.= 0,004; C. V.= 0,059.

Color de huevo maduro= amarillo.

Forma de huevo= tiende a ser esférica.

Presencia de collar= no.

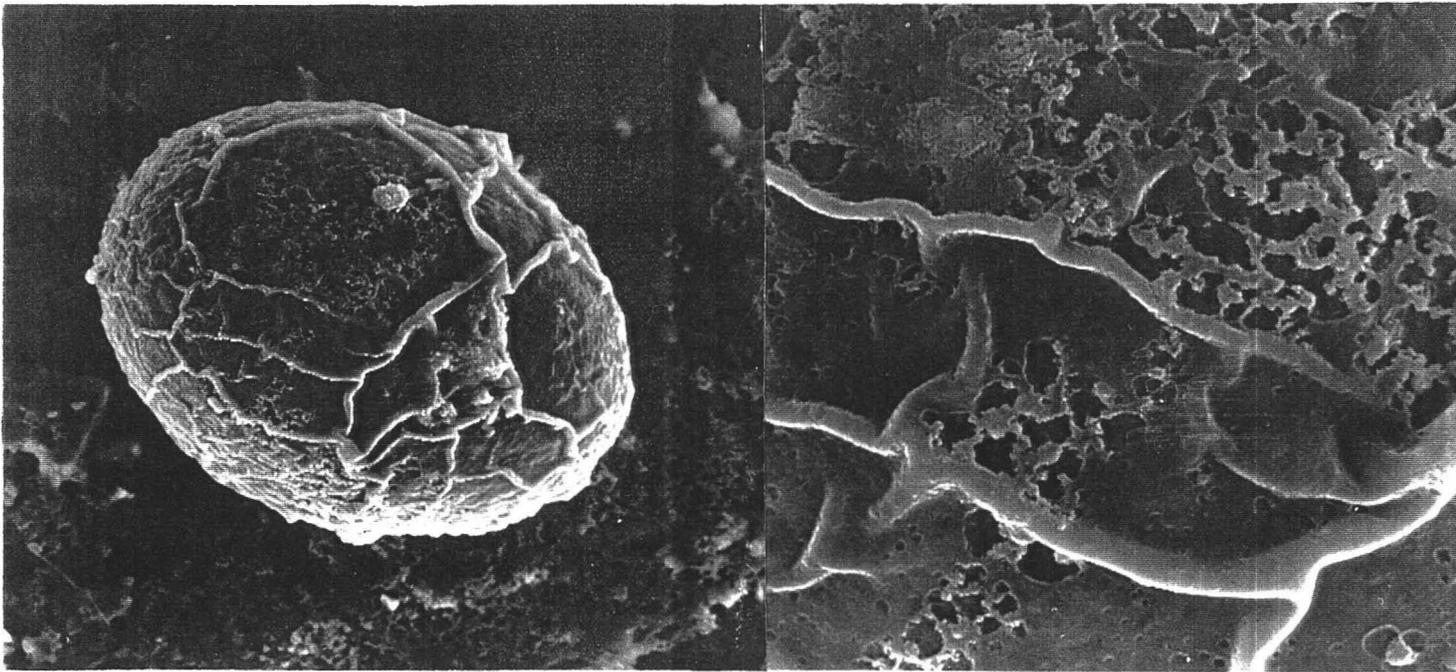


Fig. 10.5. Huevo de *Amphinemura triangularis* y detalle de su superficie.

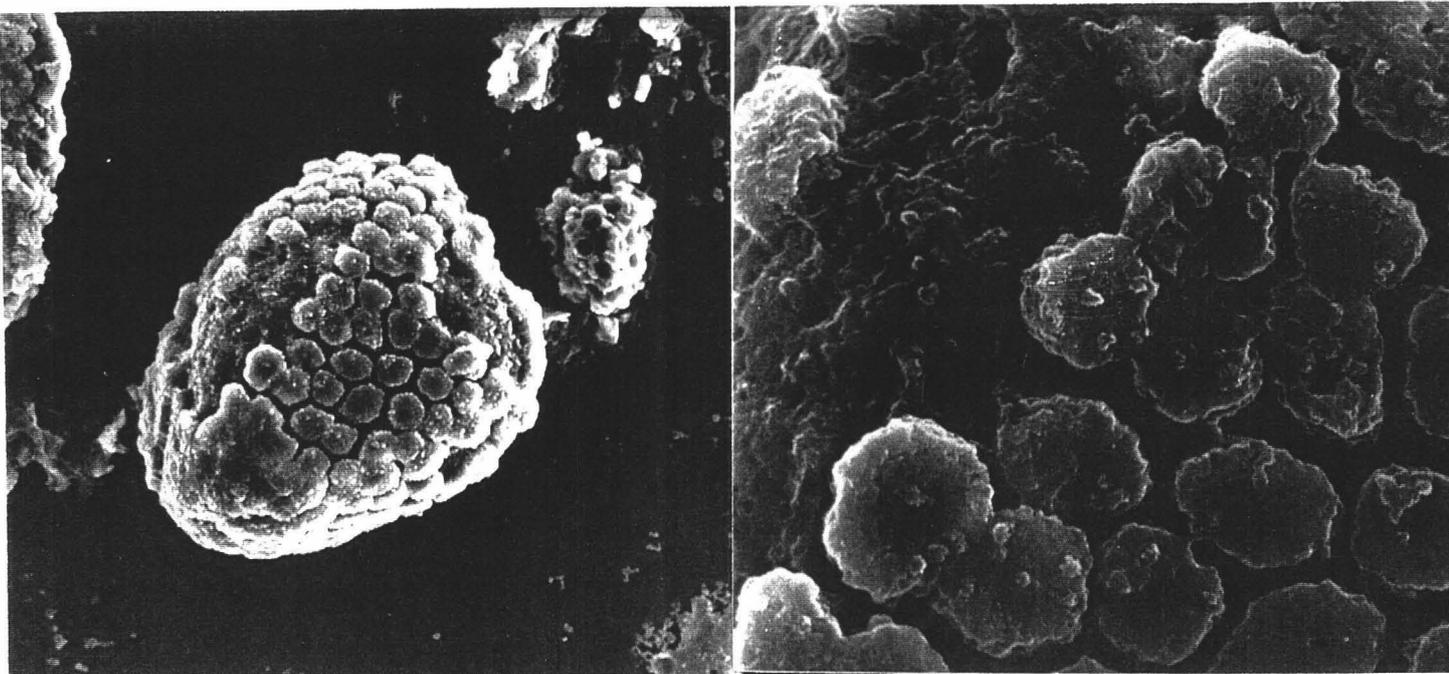


Fig. 10.6. Huevo de *Protonemura alcazaba* y detalle de su superficie.

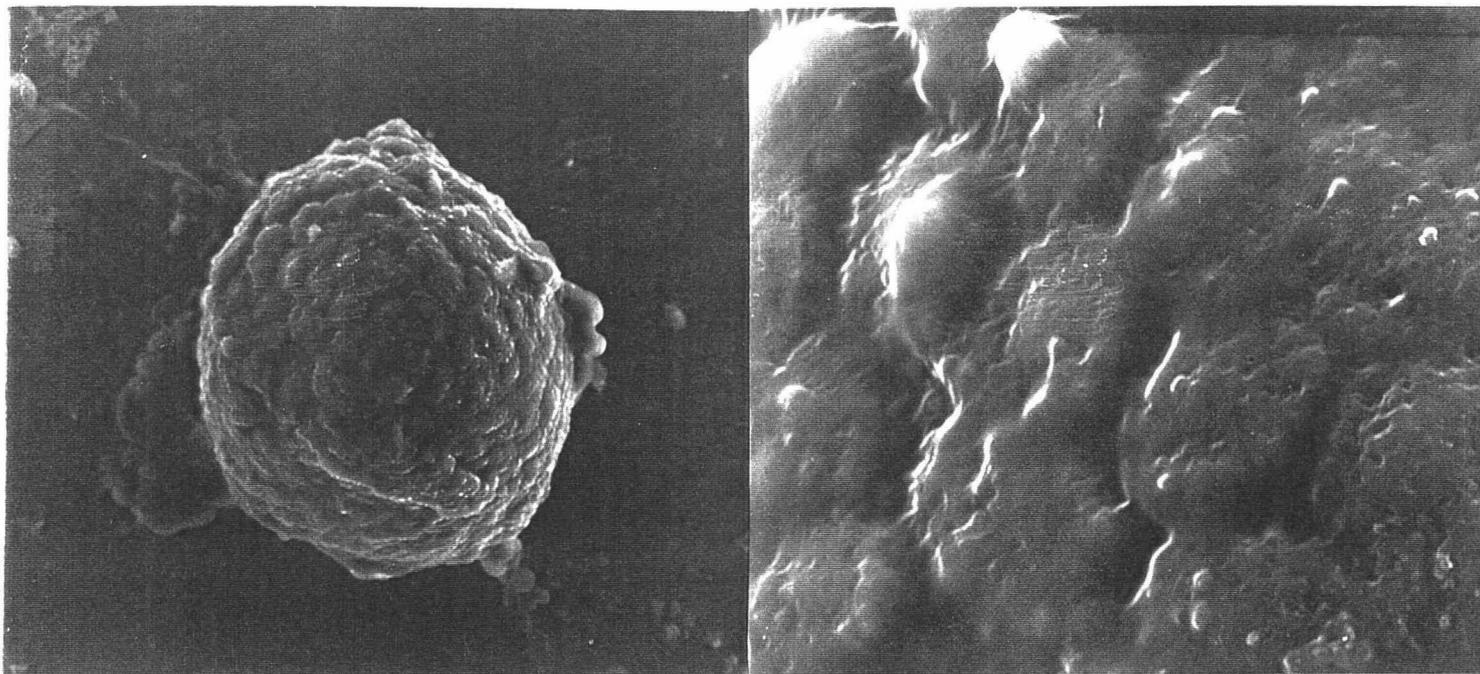


Fig. 10.7. Huevo de *Protonemura meyeri* y detalle de su superficie.

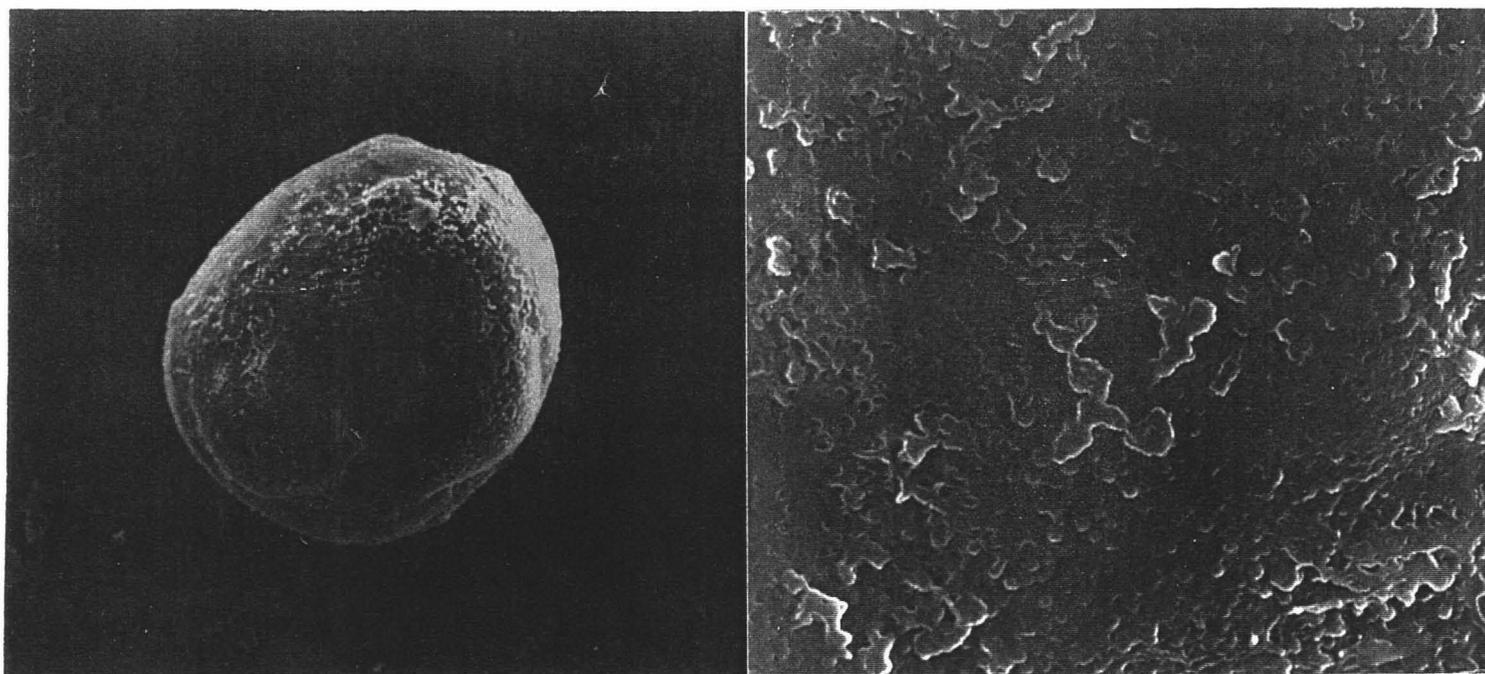


Fig. 10.8. Huevo de *Nemoura cinerea* y detalle de su superficie.

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

Otros autores han citado para esta especie una fertilidad superior a la encontrada en nuestro estudio, entre 1443 y 1503 huevos (KHOO, 1964; ZWICK, 1980; ELLIOTT, 1988), aunque esto puede ser debido a la falta de más ejemplares de la especie para diseccionar en nuestro estudio. Además, KHOO (1964) señaló que la puesta acontece entre 21 y 34 días tras la emergencia, en torno a 900 a 1000 huevos, con hasta tres puestas posteriores con una marcada reducción en el número de huevos por puesta. Este número de puestas por hembra, de 1 a 3, ha sido también señalado para esta especie por ELLIOTT (1988).

10.2.9. *Capnia nigra* (Pictet, 1842) (Fig. 10.9)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n= 10): media= 0,144; rango= 0,132-0,171; D. S.= 0,014; E. S.= 0,004; C. V.= 0,097.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,174; rango= 0,165-0,187; D. S.= 0,009; E. S.= 0,003; C. V.= 0,052.

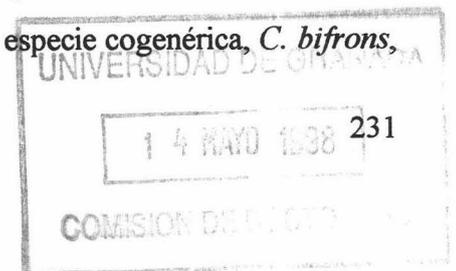
Color de huevo maduro= amarillo.

Forma de huevo= entre ovalada y esférica.

Presencia de collar= no.

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

En relación al valor de fecundidad hallado en nuestro estudio podemos señalar que ZWICK (1980) apuntó para *Capnia atra*, especie afin a la anterior, una fecundidad de 100 a 800 huevos por hembra, mientras que KHOO (1964) señaló para otra especie cogenérica, *C. bifrons*,



una fecundidad de 713 huevos en una sola puesta. La disparidad en la fecundidad hallada para estas especies y *C. nigra*, podría deberse simplemente a la falta de un mayor número de ejemplares en nuestro estudio.

10.2.10. *Capnionura mitis* Despax, 1932 (Fig. 10.10)

Nº. huevos/puesta: media= 168 (n= 13); D. S.= 132,2; E. S.= 36,7; C. V.= 0,8.

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

Nº. máximo de huevos/puesta= 428.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 27.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n= 10): media= 0,113; rango= 0,099-0,121; D. S.= 0,007; E. S.= 0,002; C. V.= 0,062.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,176; rango= 0,165-0,187; D. S.= 0,008; E. S.= 0,002; C. V.= 0,045.

Color de huevo maduro= blanco o amarillento.

Forma de huevo= de ovalada a muy ovalada.

Presencia de collar= no.

Forma de la puesta= esférica.

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

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

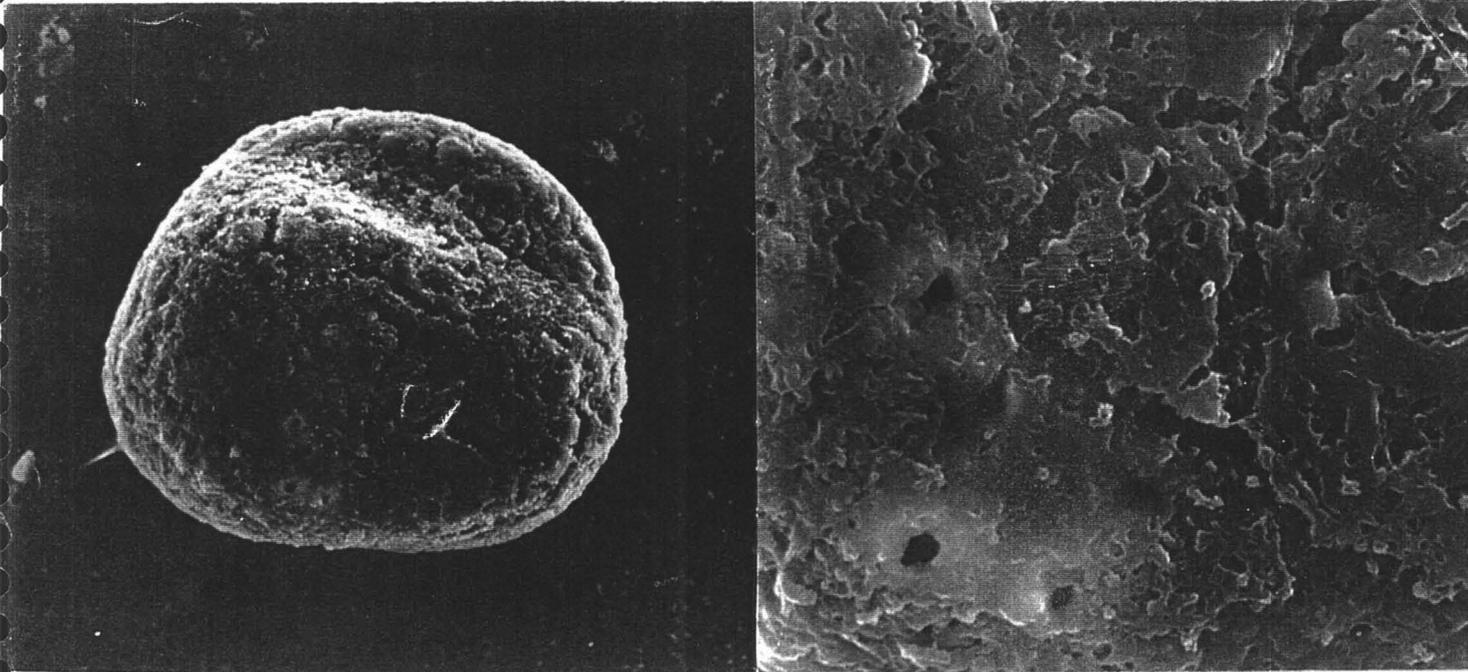


Fig. 10.9. Huevo de *Capnia nigra* y detalle de su superficie.

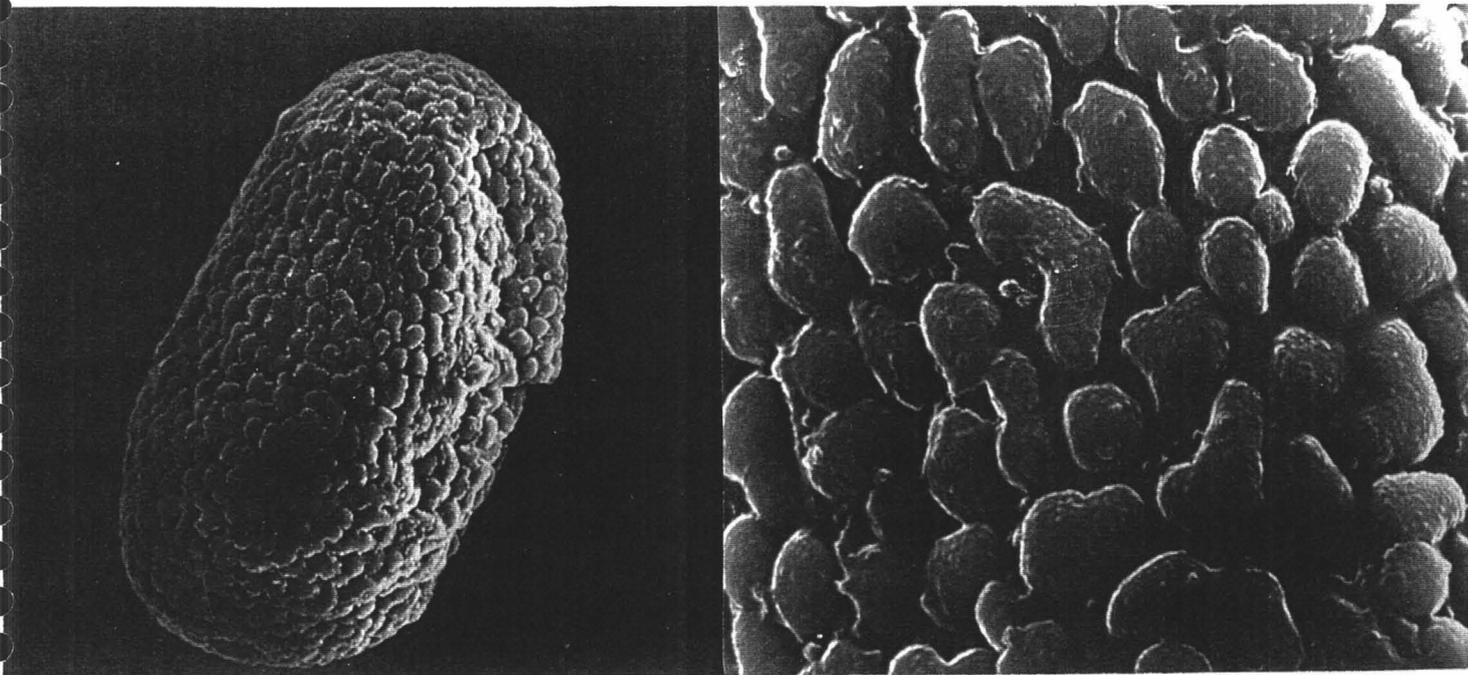


Fig. 10.10. Huevo de *Capnioneura mitis* y detalle de su superficie.

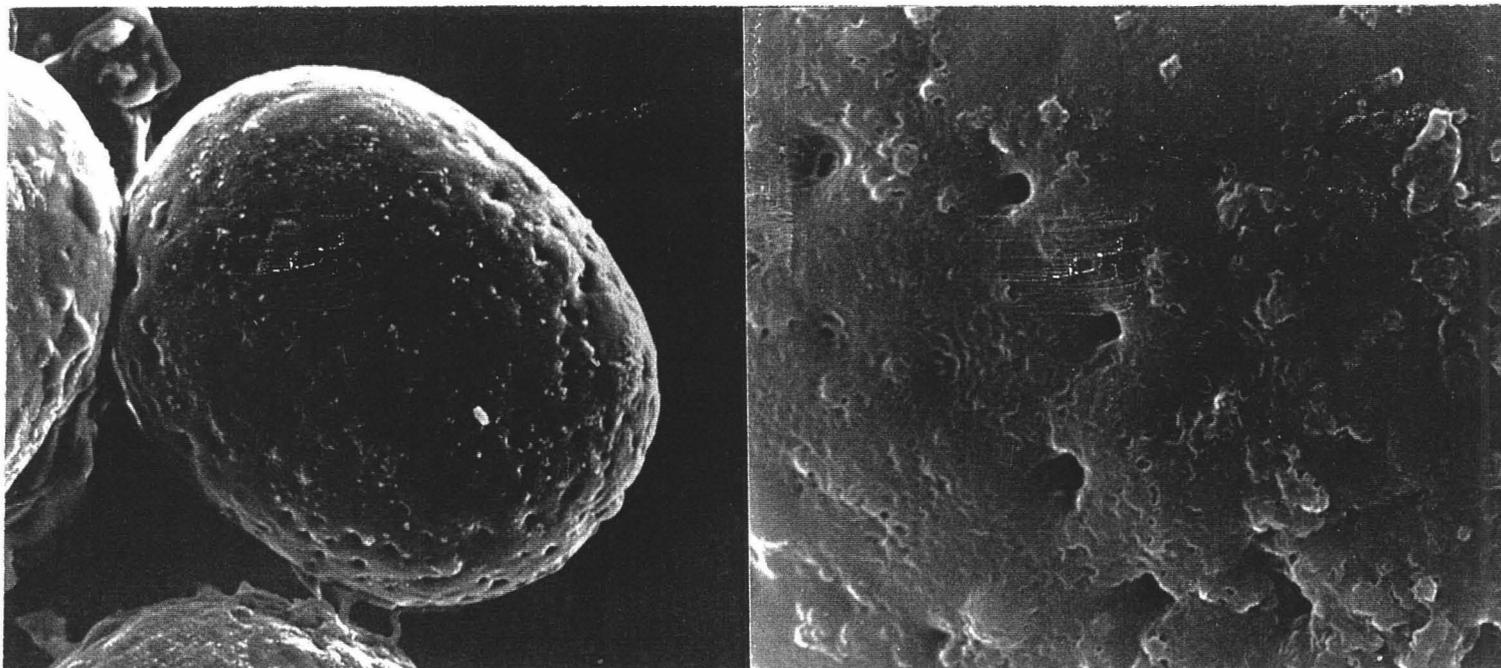


Fig. 10.11. Huevo de *Leuctra andalusiaca* y detalle de su superficie.

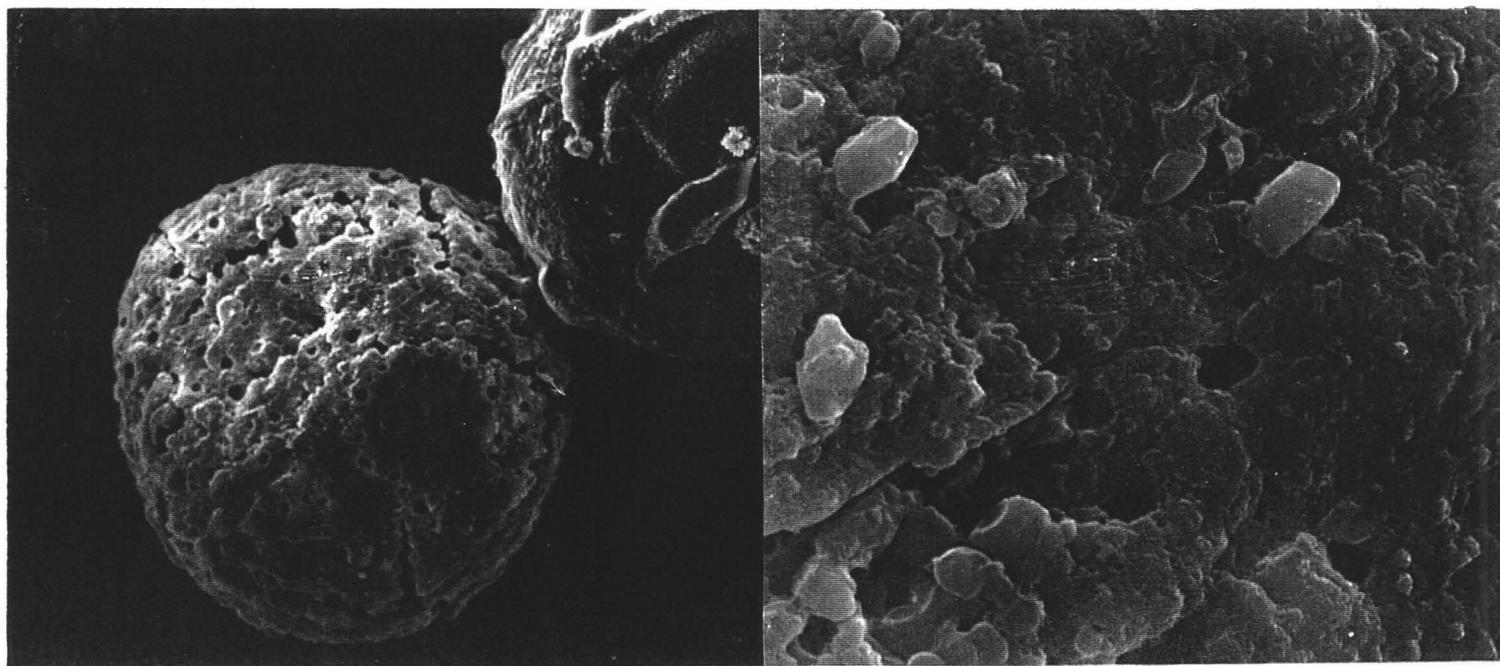


Fig. 10.12. Huevo de *Leuctra franzi paenibetica* y detalle de su superficie.

10.2.11. *Leuctra andalusiaca* Aubert, 1962 (Fig. 10.11)

Nº. huevos/puesta: media= 49 (n= 9); D. S.= 30,0; E. S.= 10,0; C. V.= 0,6.

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

Nº. máximo de huevos/puesta= 90.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 12.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n= 10): media= 0,138; rango= 0,132-0,143; D. S.= 0,006; E. S.= 0,002; C. V.= 0,043.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,176; rango= 0,165-0,187; D. S.= 0,010; E. S.= 0,003; C. V.= 0,057.

Color de huevo maduro= blanco.

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

Presencia de collar= no.

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

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

Se observó a varias hembras de esta especie ovipositando en una zona de aguas lentas entre las 13:00 y las 14:00 horas, de un modo similar a lo descrito en el caso de *P. meyeri*.

10.2.12. *Leuctra franzi paenibetica* Sánchez-Ortega y Ropero-Montero, 1993 (Fig. 10.12)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n= 10): media= 0,130; rango= 0,121-0,132; D. S.= 0,004; E. S.= 0,001; C. V.= 0,031.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,176; rango= 0,165-0,182; D. S.= 0,006; E. S.= 0,002; C. V.= 0,034.

Color de huevo maduro= amarillo.

Forma de huevo= esférica.

Presencia de collar= no.

10.2.13. *Leuctra fusca* (Linneo, 1758) (Fig. 10.13)

Nº. huevos/puesta: media= 104 (n= 2); D. S.= 46,0; E. S.= 32,9; C. V.= 0,4.

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

Nº. máximo de huevos/puesta= 136.

Nº. mínimo de huevos/puesta= 71.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n= 10): media= 0,140; rango= 0,121-0,154; D. S.= 0,009; E. S.= 0,003; C. V.= 0,064.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,182; rango= 0,176-0,198; D. S.= 0,007; E. S.= 0,002; C. V.= 0,038.

Color de huevo maduro= amarillo-blanco.

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

Presencia de collar= no.

Forma de la puesta= más o menos esférica.

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

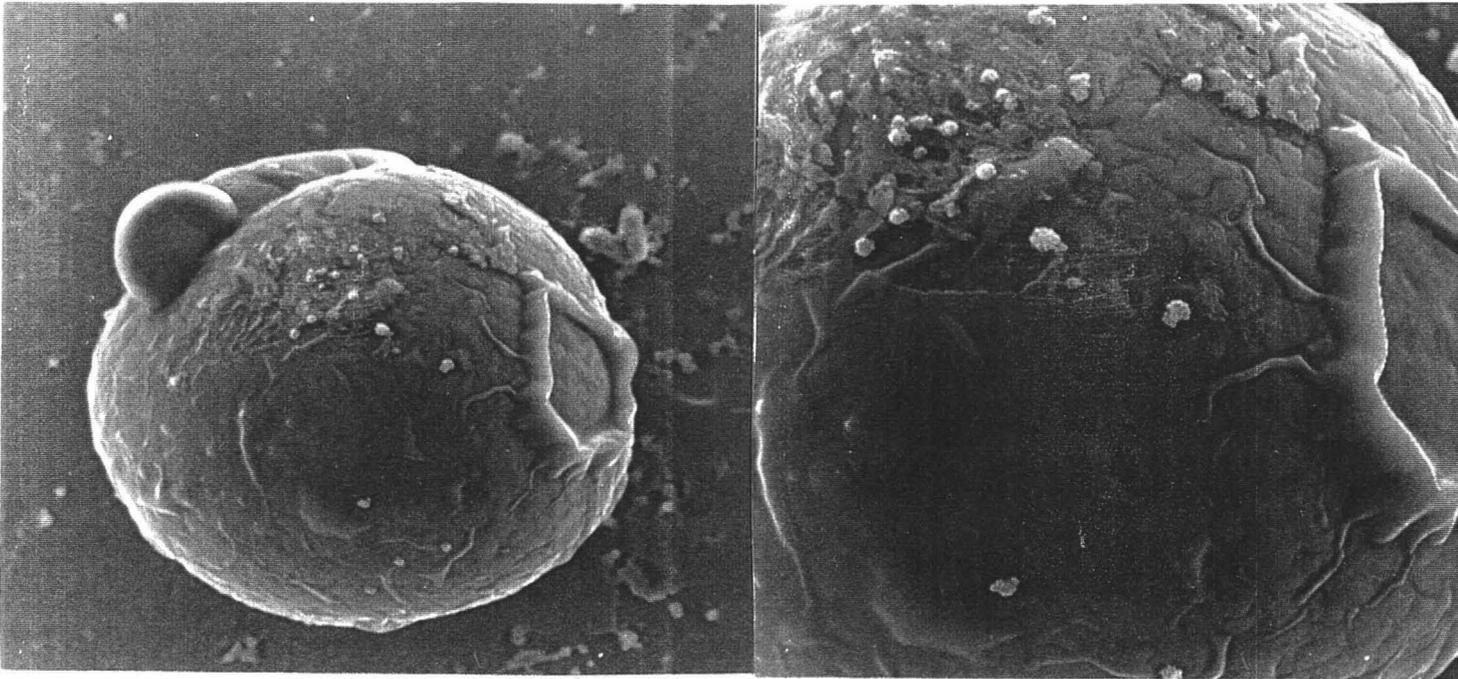


Fig. 10.13. Huevo de *Leuctra fusca* y detalle de su superficie.

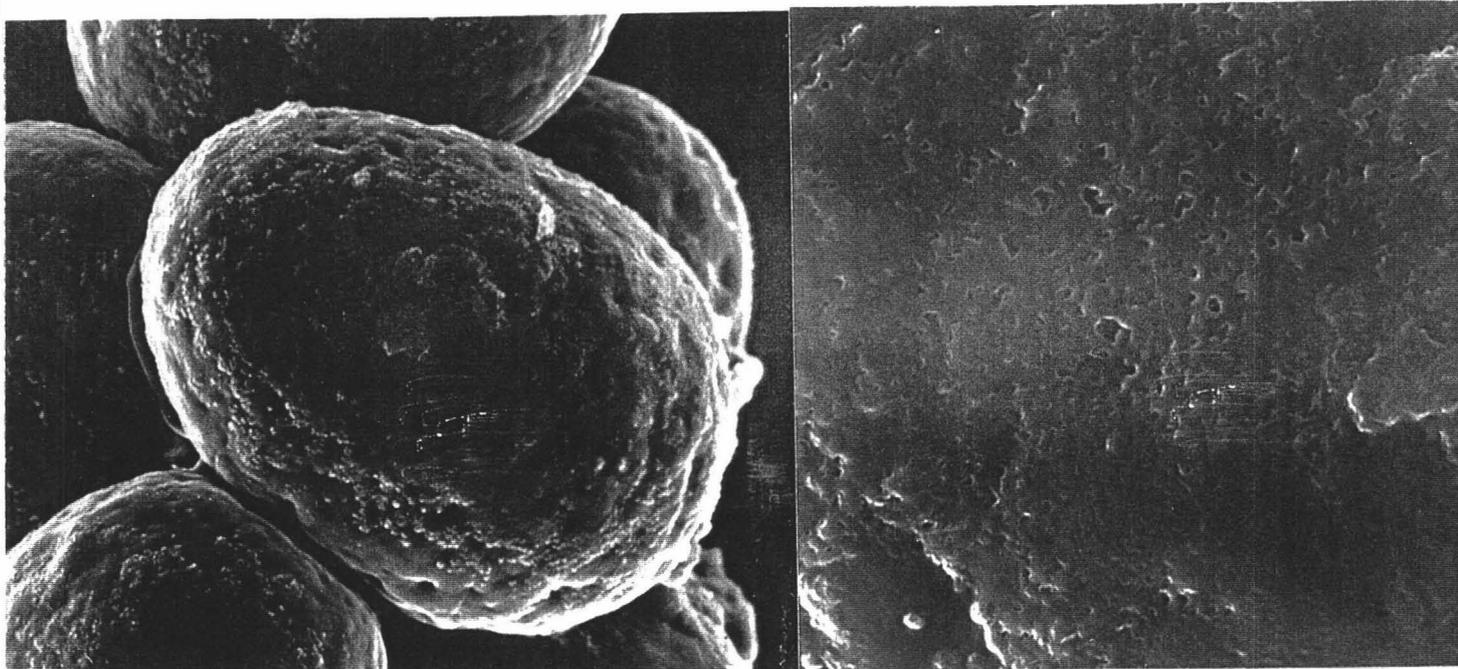


Fig. 10.14. Huevo de *Leuctra iliberis* y detalle de su superficie.

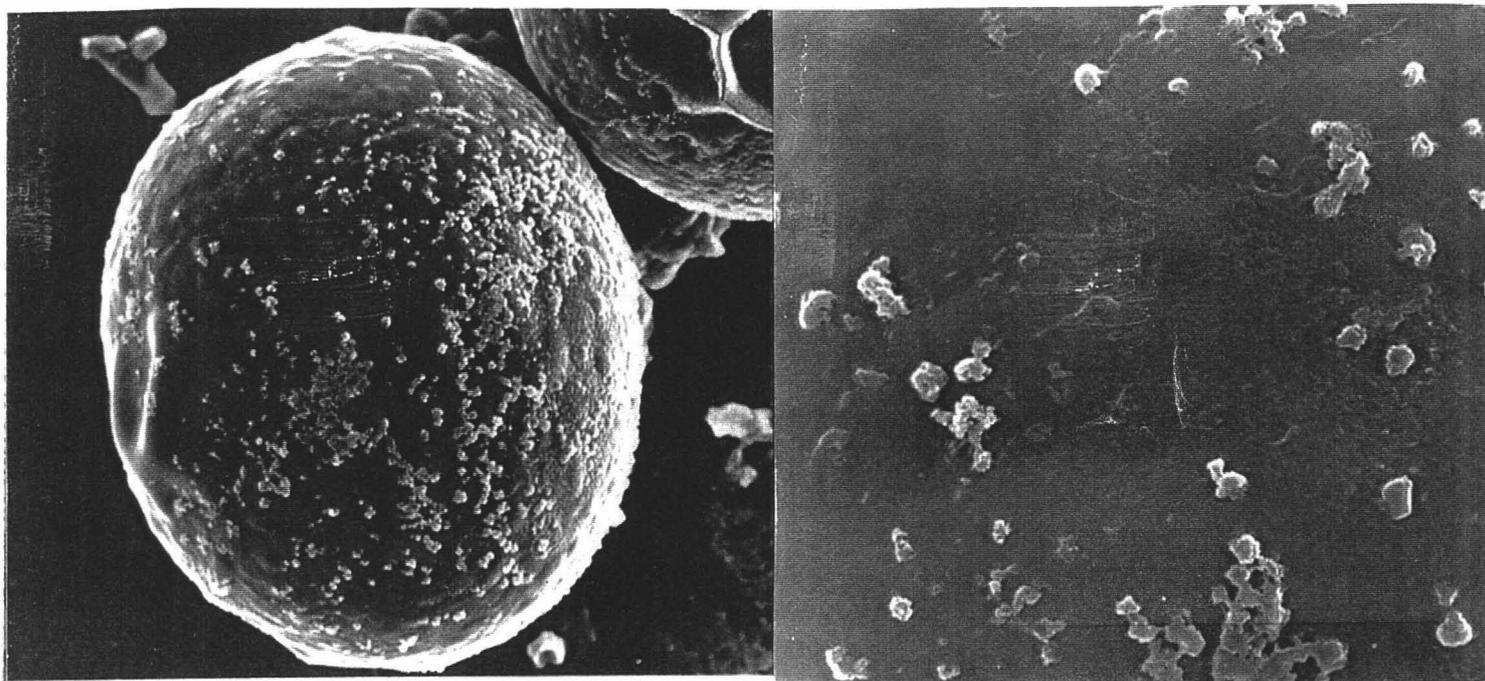


Fig. 10.15. Huevo de *Leuctra inermis* y detalle de su superficie.

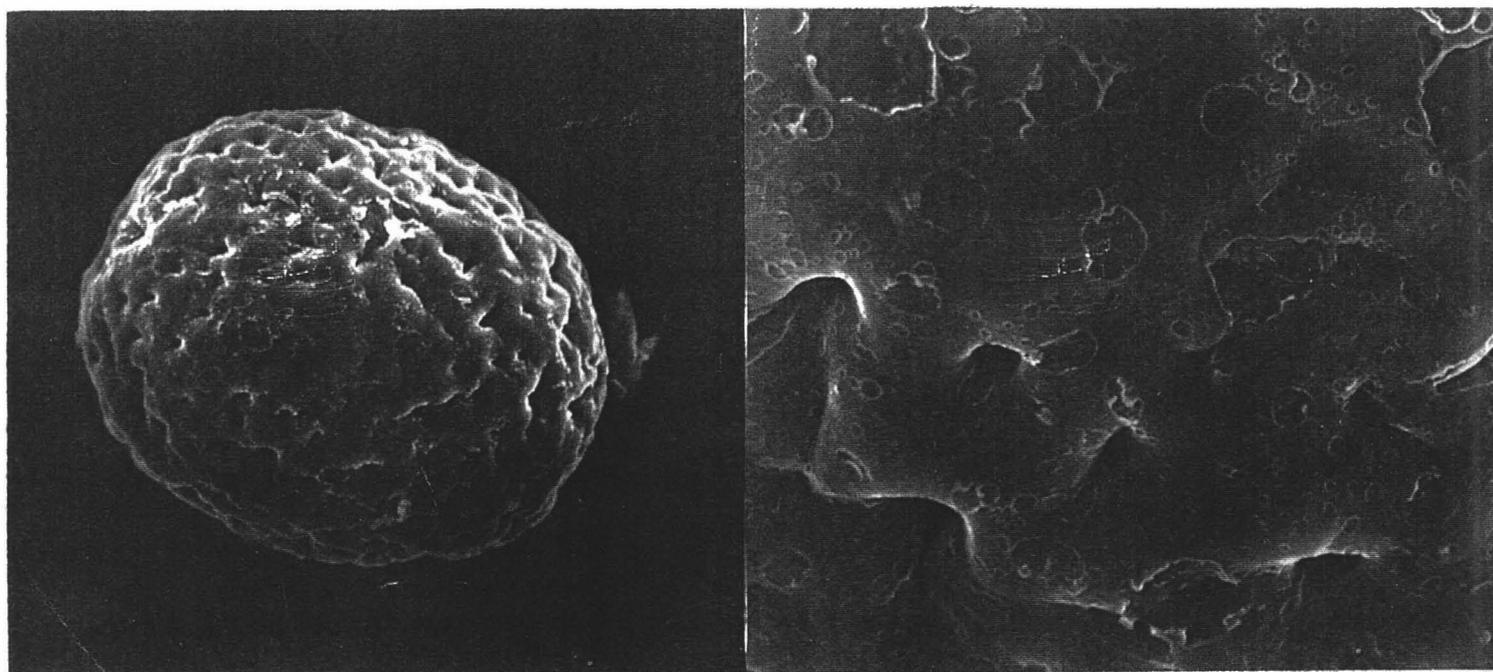


Fig. 10.16. Huevo de *Leuctra maroccana* y detalle de su superficie.

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

Según KHOO (1964), la máxima fertilidad encontrada para *L. fusca* en las poblaciones británicas fue de 673 huevos, superior a la hallada en nuestro estudio, distribuidos en hasta 4 puestas y las puestas tenían lugar entre 12 a 14 días tras la emergencia.

10.2.14. *Leuctra iliberis* Sánchez-Ortega y Alba-Tercedor, 1988 (Fig. 10.14)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n= 10): media= 0,126; rango= 0,121-0,132; D. S.= 0,005; E. S.= 0,002; C. V.= 0,040.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,162; rango= 0,149-0,187; D. S.= 0,012; E. S.= 0,004; C. V.= 0,074.

Color de huevo maduro= amarillo.

Forma de huevo= ovalada.

Presencia de collar= no.

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

10.2.15. *Leuctra inermis* Kempny, 1899 (Fig. 10.15)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n= 10): media= 0,146; rango= 0,138-0,154; D. S.= 0,006; E. S.= 0,002; C. V.= 0,041.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,179; rango= 0,165-0,187; D. S.= 0,007; E. S.= 0,002; C. V.= 0,039.

Color de huevo maduro= amarillo.

Forma de huevo= tiende a esférica, algo ovalada.

Presencia de collar= no.

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

Según KHOO (1964) la puesta en esta especie ocurre entre 12 y 19 días tras la emergencia y suele consistir en una o dos puestas por hembra, con algún caso de tres. La fertilidad señalada por dicho autor para esta especie es de 620 huevos, muy superior a la encontrada en nuestro estudio.

10.2.16. *Leuctra maroccana* Aubert, 1956 (Fig. 10.16)

No se obtuvieron puestas en laboratorio.

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

Diámetro menor de huevo en mm (n=10): media= 0,127; rango= 0,110-0,138; D. S.= 0,008; E. S.= 0,003; C. V.= 0,063.

Diámetro mayor de huevo en mm (n= 10): media= 0,177; rango= 0,154-0,187; D. S.= 0,011; E. S.= 0,003; C. V.= 0,062.

Color de huevo maduro= amarillo.

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

Presencia de collar= no.

10.3. DISCUSIÓN

Desde un punto de vista morfológico podemos encontrar marcadas diferencias entre las dos superfamilias de plec6pteros estudiadas.

El color suele ser claro (entre amarillo y blanco) entre los nemuroideos (especies pertenecientes a los g6neros *Amphinemura*, *Protonemura*, *Nemoura*, *Capnia*, *Capnioneura* y *Leuctra*), y oscuro (marr6n) dentro de los perloideos (g6neros *Perla*, *Isoperla* y *Chloroperla*). Este diferente patr6n de coloraci6n entre los huevos de una y otra superfamilia ya ha sido citado previamente, aunque con alguna excepci6n, por BRINCK (1949) y KHOO (1964).

En el caso de las especies de perloideos estudiadas, todos los huevos maduros presentaron un disco basal de fijaci6n sujeto al corion en un collar, ausente en los de las especies de nemuroideos. Este car6cter, la existencia de un disco basal de fijaci6n, es t6pico de los perloideos y otros systellognatha, aunque existen especies dentro de este grupo que no lo presentan, como es el caso de *Siphonoperla torrentium* y algunos otros clorop6rlidos (HYNES, 1941, 1976; KHOO, 1964) o del perl6dido *Guadalgemus franzi* (STARK, GONZ6LEZ DEL T6NAGO y SZCZYTKO, 1986). En el caso de *Isoperla grammatica*, KHOO (1964) se6al6 que algunos huevos de una misma puesta de la hembra carec6an de dicha estructura, aunque eran totalmente viables y eclosionaban con normalidad. En nuestro estudio esta ausencia tuvo lugar no s6lo en *I. grammatica*, sino tambi6n en *I. nevada* y en *C. nevada*.

Otra estructura de fijaci6n al sustrato que poseen los huevos de plec6pteros, y que fue observada en las diferentes especies de nuestro estudio, es la membrana temporal externa adherente, aunque en el caso de los huevos de los perloideos la membrana desaparece r6pidamente despu6s de expandirse en contacto con el agua (KHOO, 1964). En el caso de los huevos de los nemuroideos la membrana gelatinosa absorbe agua y se engrosa considerablemente, posteriormente va contray6ndose gradualmente durante todo el desarrollo del huevo (KHOO,

1964). Tanto esta cubierta gelatinosa del huevo de los nemuroideos como el disco de fijación de los perloideos van a tener una gran importancia biológica permitiendo al huevo anclarse al sustrato, gracias a la existencia en ellos de estructuras globulares de fijación, y no ser arrastrado por la corriente de agua (HYNES, 1941; BRINCK, 1949). KHOO (1964) sugirió también una misión protectora para la capa gelatinosa envolvente del huevo, especialmente en el caso de nemuroideos, donde la superficie del corion es más delgada que en los perloideos. Otra función que atribuye este autor a esta envuelta es la de proteger los huevos ante cortos períodos de exposición a la atmósfera.

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

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

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

En el caso de las especies del género *Isoperla* y *Chloroperla* era frecuente encontrar dentro del animal huevos deformados. KHOO (1964) observó esto mismo en *Isoperla* y lo explicó como un mecanismo para ahorrar espacio dentro del oviducto de la hembra, ya que tras la puesta

dichos huevos adoptan su forma típica. Según BRINCK (1949), los huevos de los nemuroideos, al poseer un corion delgado varían considerablemente en relación con las condiciones ambientales, y, en el caso de los huevos de cápnidos y leuctridos, y a veces también nemúridos, a menudo aparecen ligeramente aplastados o deformados, lo cual concuerda con nuestras observaciones.

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

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

El número de huevos observado por puesta es muy variable también dentro de una misma especie y dentro de un mismo individuo (con coeficientes de variación que osciló entre 0,2 en el caso de *P. meyeri* y 0,8 en *C. mitis*), hecho al que se han referido varios autores (BRINCK, 1949; HARPER, 1973). BRINCK (1949), KHOO (1964), HARPER (1973), DeWALT y STEWART (1995), y otros autores han coincidido en señalar una disminución progresiva, en general, en el número de huevos en puestas sucesivas de una misma especie. En nuestro estudio, así como en algunas especies estudiadas por KHOO (1964), esto no se observó y el tamaño de puestas sucesivas no siguió un patrón claro de incremento o disminución. De hecho, sólo se obtuvieron puestas múltiples en dos especies *C. mitis* (en un ejemplar con 52 y 96 huevos en dos puestas sucesivas) y en *I. nevada* (en tres ejemplares diferentes que respectivamente pusieron 145, 236 y 113 huevos en el primer individuo; 76 y 60 huevos en el segundo y 121, 53 y 33 huevos en el

tercero). No obstante, y dado el bajo número de muestras que poseemos, no podemos extraer conclusiones al respecto.

La cantidad máxima de huevos encontrados por disección (llevadas a cabo en aquellos ejemplares que presentaban síntomas de poseer un mayor número de huevos), nos da una idea aproximada del potencial reproductor de las distintas especies o fecundidad media de la hembra (VAUGHT y STEWART, 1974). Algunos autores calculan la fecundidad de la hembra en base al número de huevos por puestas, el número total de puestas de una hembra y el número de huevos que quedan dentro del abdomen (KHOO, 1964; DeWALT y STEWART, 1995), aunque esto es sólo posible cuando se tiene certeza del número total de puestas efectuadas por la hembra. La fecundidad en los plecópteros tiene un rango que oscila entre los 100 a 2000 huevos por hembra, con casos excepcionales de hasta 3000 (BRITTAIN, 1990). En el extremo opuesto, BENEDETTO (1970) señaló para *Jewetoperla munoai*, que deposita los huevos uno a uno y no en masas, una fecundidad máxima de 25 huevos. En nuestro estudio los valores máximos de fecundidad se observaron en *P. marginata* (1557 huevos) y *N. cinerea* (1070 huevos) y los mínimos en *L. iliberis* (58 huevos) y en *C. nevada* (74 huevos). En general, BRITTAIN (1990) señaló para los plecópteros una fecundidad moderada, comparada con la de otros insectos como los efemerópteros. Si relacionamos el número de huevos por disección con el tamaño de puesta en laboratorio, nos da una idea aproximada del número de puestas que puede realizar cada especie. No obstante, la alta variación en el tamaño de las puestas sucesivas dentro de una misma hembra también complica la extracción de conclusiones al respecto.

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

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

Según la bibliografía, en *Isoperla*, *Chloroperla* y los nemuroideos la hembra realiza la oviposición en vuelo sobre la superficie del agua introduciendo el final del abdomen para liberar la puesta, mientras que en el caso de *Perla*, y otros grandes perloideos, la hembra corre sobre la superficie del agua sin elevar el vuelo (BRINCK, 1949; BERTRAND, 1954), lo cual no concuerda con nuestros resultados, tal y como se expuso anteriormente. Además de estos dos modelos de oviposición, se ha descrito un tercer tipo en el cual la hembra se sumerge en el agua y oviposita (TOZER, 1979).

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

Los huevos en la puesta se mantienen unidos una sustancia pegajosa externa al corion que se disuelve rápidamente al contacto con el agua dejando libres los huevos (BRINCK, 1949), lo que ocurre con especial rapidez en el caso de los nemúridos (HYNES, 1976). Esto fue observado en todas las especies que ovipositaron en las placas con agua en laboratorio. También se observó

que cuando a las hembras que transportaban una puesta que aún no se hallaba del todo formada se les obligaba a ovipositar, la hembra no liberaba los huevos con la rapidez habitual, tal y como previamente había señalado HYNES (1941).

10.4. RELACIONES BIOMÉTRICAS ENTRE TAMAÑO DE LA HEMBRA Y FECUNDIDAD EN *I. NEVADA*

Diversos autores han demostrado que en los plecópteros el número de huevos que puede producir una hembra guarda una relación directamente proporcional con el tamaño de ésta (KHOO, 1964; BRITTAIN, 1990; PECKARSKY y COWAN, 1991).

En nuestro estudio hemos analizado la relación existente no sólo entre tamaño de la hembra y número de huevos, sino también entre tamaño de ésta y el tamaño de huevo, por una parte, y el tamaño de la hembra y el número de huevos multiplicado por el tamaño medio de huevo, por otra. Concretamente nos hemos centrado en la especie *I. nevada* por varias razones: en primer lugar porque al tratarse de un perloideo, el volumen del huevo (aparte de ser mayor y más fácil de manejar) se ve poco afectado por las diferencias en hidratación de la membrana envolvente, que dificultaría mucho este tipo de estudio en el caso de los huevos de un nemuroideo; además es una especie suficientemente abundante en nuestro estudio, lo que permite trabajar con un número alto de hembras y huevos, y la fecundidad (el número de huevos por hembra) también es elevada.

En primer lugar, para ver si realmente existían diferencias significativas entre el tamaño de los huevos entre ejemplares, se aplicó un análisis de varianza (ANOVA), lo que mostraría si podíamos considerar un tamaño medio de huevo característico por animal. Previamente habíamos aplicado un test de normalidad a la variable en estudio (volumen de huevo) que resultó significativo (K-S $d= 0,07247$; $p<0,01$), por lo que era correcto aplicar un test no paramétrico. El resultado del test ANOVA Kruskal-Wallis fue significativo [$H(9, N= 200)= 81,52936$; $p< 0,01$] lo que mostraba que existían variaciones en el volumen medio de huevos entre individuos.

| | Long. Ala | Long. Fémur | Nº Huevo | V. Huevos | NºxV. Huevo |
|-------------|-------------|-------------|-------------|-----------|-------------|
| Long. Ala | 1.00 | <i>0.75</i> | <i>0.61</i> | 0.02 | <i>0.62</i> |
| Long. Fémur | <i>0.75</i> | 1.00 | <i>0.62</i> | 0.05 | <i>0.65</i> |
| Nº Huevos | <i>0.61</i> | <i>0.62</i> | 1.00 | -0.12 | <i>0.99</i> |
| V. Huevo | 0.02 | 0.05 | -0.12 | 1.00 | 0.03 |
| NºxV. Huevo | <i>0.62</i> | <i>0.65</i> | <i>0.99</i> | 0.03 | 1.00 |

Tabla 10.1. Coeficiente de Correlación entre los distintos parámetros medidos. (los valores significativos, $p < 0,01$, aparecen señalados en cursiva; Nº= número; V= volumen).

Empleamos un análisis de correlación para estudiar si existía relación entre el tamaño del animal, medido por la longitud del fémur o por la del ala, y su eficacia reproductora, medida como: número de huevos, tamaño de huevos y número de huevos multiplicado por tamaño medio de huevos, así como la posible existencia de una correlación negativa entre tamaño de los huevos y número de huevos producidos por una hembra (Tabla 10.1). Previamente se había comprobado que todas las variables se distribuían según una distribución normal: ala (K-S, $d = 0,10157$; $p > 0,20$), fémur (K-S, $d = 0,05680$; $p > 0,20$), número de huevos (K-S, $d = 0,10600$; $p > 0,20$), volumen medio de huevos (K-S, $d = 0,11892$; $p > 0,20$) y número por volumen de huevo (K-S, $d = 0,14948$; $p > 0,20$).

A partir de los resultados expuestos en la tabla 10.1 se puede observar que:

- La longitud del ala y la longitud del fémur están altamente correlacionados ($r = 0,75$; $p < 0,01$).
- Las hembras de mayor tamaño realizan significativamente puestas más numerosas ($r = 0,61$ y $r = 0,62$, respectivamente a la longitud del ala y del fémur; $p < 0,01$). Estos resultados confirman los obtenidos en otras especies de insectos, en los que la capacidad reproductora, medida como número de huevos, se incrementa en proporción directa al tamaño de la hembra (STEWART, HEMPTINNE y DIXON, 1991; HONĚK, 1993).
- Los huevos de las hembras de mayor tamaño no presentan un tamaño significativamente mayor que aquellos de las de menor tamaño ($r = 0,02$ y $r = 0,05$, respectivamente para la longitud del ala

y del fémur; $p > 0,01$). Por lo tanto, el tamaño de los huevos en esta especie parece ser independiente del tamaño de la hembra.

- El producto número de huevos por volumen medio de huevos es significativamente mayor en hembras de mayor tamaño ($r = 0,62$ y $r = 0,65$, respectivamente a la longitud del ala y del fémur; $p < 0,01$), aunque esta correlación es debida casi prácticamente al tamaño de puesta y no al volumen medio de huevo (correlaciones de $r = 0,99$ $p < 0,01$ y $r = 0,03$ $p > 0,01$, respectivamente).

- El tamaño de la puesta (número de huevos) no está correlacionado negativamente de forma significativa con el tamaño medio de huevo por puesta ($r = -0,12$; $p > 0,01$). Esta correlación, en el caso de haber sido significativa, implicaría la existencia de un balance entre la producción de un mayor número de huevos (lo que asegura un mayor número de descendientes) o la producción de huevos más grandes (que ofrecerían una mayor probabilidad de viabilidad futura de la ninfa), ambos limitados por el espacio físico disponible dentro del abdomen de la hembra y por la necesidad de mantener un tamaño del abdomen no excesivo que dificultara el vuelo. Esto último es de especial importancia en insectos muy voladores (BERRIGAN, 1991), aunque este no sería el caso del grupo que nos ocupa.

También hemos podido comprobar como a lo largo del período de vuelo se producía una reducción de la fecundidad de la hembra, asociada fundamentalmente a la disminución en el tamaño de ésta. Los resultados de establecer las correlaciones correspondientes arrojaban los siguientes resultados, todos ellos significativos ($p < 0,01$):

- Al avanzar el período de vuelo observamos una disminución del tamaño del ala ($r = -0,61$) y del fémur ($r = -0,62$), como quedó demostrado en el capítulo de Biometría (capítulo 6).

- Al avanzar el período de vuelo hay una disminución en el número de huevos por hembra ($r = -0,42$).

- Al avanzar el período de vuelo hay una disminución del volumen medio del huevo por hembra ($r = -0,29$).

- Al avanzar el período de vuelo hay una disminución del producto volumen por número de huevos por hembra ($r = -0,39$).

En general cabe pensar que las hembras de mayor tamaño, independientemente del momento en el que emerjan, tendrán más huevos, en buena parte porque han podido desarrollarse

más, por haber tenido una mayor duración del desarrollo ninfal o por haber tenido una mayor proporción de desarrollo durante dicho período por condiciones ambientales como la temperatura o la cantidad y calidad de nutrientes favorables (SWEENEY, 1984), aunque no podemos descartar tampoco la existencia de diferencias individuales con base genética. De hecho, tanto el tamaño como la fecundidad están influidos por factores genéticos y condiciones de desarrollo (HONĚK, 1993). Asimismo, el menor tamaño de los huevos hacia el final del período de vuelo podría ser debido a que las hembras que emergen más tarde podrían ser aquellas de peor calidad genética o que se han desarrollado en peores condiciones y, por lo tanto, producirán huevos de peor calidad, es decir, más pequeños.

El menor tamaño de la hembra hacia el final del período de vuelo se explicaría porque las hembras que emergen antes son aquellas genéticamente mejor equipadas o que han podido desarrollar su ciclo con normalidad, alcanzando el tamaño óptimo, mientras que aquellas que emergen al final podrían ser genéticamente de peor calidad o bien se han podido ver forzadas a retrasar la emergencia intentando alcanzar dicho tamaño o un grado de desarrollo óptimo (ver Capítulo 6), en consecuencia el número de huevos que puede producir es menor. Algunos autores han demostrado en plecópteros como cantidades insuficientes de alimento, competencia intraespecífica o regímenes termales no óptimos durante el estadio ninfal tienen un efecto negativo en el tamaño alcanzado y en la fecundidad del individuo adulto, así como un retraso en el momento de la emergencia (PERRY, PERRY y STANDFORD, 1987; PECKARSKY y COWAN, 1991). En los plecópteros, al igual que en otros insectos acuáticos en los que gran parte de las funciones de la vida adulta están reducidas, la fertilidad fisiológica está determinada en la fase ninfal (PECKARSKY y COWAN, 1991; HONĚK, 1993), y esto es especialmente evidente en el caso de muchos perloideos que emergen con todos los huevos, o buena parte de ellos, ya formados.

Por todo ello, los resultados en la variación en fecundidad a lo largo del período de vuelo de una especie deben ser tenidos en cuenta con las limitaciones señaladas y, probablemente, las diferencias en fecundidad encontradas a lo largo del período reflejen variaciones en el tamaño de la hembra y, en relación con ello, la existencia de hembras de diferente calidad genética.

Podemos por tanto concluir que en *I. nevada* el tamaño de la hembra es un buen indicador de su potencial reproductor.

Por otra parte, si como se vio anteriormente, el período de máximo tamaño de los ejemplares (ver capítulo 6: Biometría) no coincide exactamente con el período de máximos de capturas, ya que estos últimos no se concentran al comienzo del período de vuelo (ver capítulo 5: Fenología), cabe pensar que los ejemplares mayores no necesariamente emergen en el momento más óptimo y que, quizás, ejemplares que hallan alcanzado un tamaño considerable se vean obligados a madurar y, por lo tanto, a emerger ligeramente antes. Se podría hablar, por tanto, de un desarrollo, y consecuentemente un tamaño final de adulto, óptimo que favorecería la emergencia en un período de máximos de presencia de adultos (lo que llevaría a tener mayores posibilidades de reproducción), por encima o por debajo del cual el individuo tendría menores posibilidades de encontrar pareja.

Por otro lado, sabemos que las hembras capturadas al principio del período de vuelo son de mayor tamaño y son capaces de producir más huevos y huevos de más grandes, y que la curva de emergencia de los machos está ligeramente adelantada respecto a la de las hembras (lo que asegura la presencia de machos cuando emergen las primeras hembras). Por tanto, creemos que el período óptimo de emergencia, tanto para machos como para hembras, coincide con el comienzo del período de vuelo, ya que en ese momento las hembras tienen mayor fecundidad, y los machos se encontrarían con las hembras de mayor calidad reproductora. De nuevo, surge un conflicto entre los costos y los beneficios, y emerger antes y con un tamaño mayor aseguraría una mayor calidad de las hembras aunque una menor cantidad de éstas.

11. CONCLUSIONES



A. En cuanto a la fenología:

1. Las especies de plec6pteros capturadas en Sierra Nevada se pueden agrupar seg6n su fenolog6a en siete categor6as diferentes: oto6al (*L. franzi paenibetica* y *L. fusca*), oto6al-invernal (*L. iliberis*), invernal (*L. maroccana*), invernal-primaveral (*C. nigra* y *L. andalusiaca*), primaveral (*N. cinerea* y *L. inermis*), primaveral-estival (*I. grammatica*, *I. nevada*, *P. marginata*, *C. nevada* y *A. triangularis*) y extendido (*P. alcazaba*, *P. meyeri* y *C. mitis*). Las categor6as de per6odos de vuelo para cada especie se mantienen, a grandes rasgos, entre las distintas estaciones de muestreo y entre las diferentes 6reas de distribuci6n de la especie, si bien presentan variaciones locales en funci6n de caracter6sticas concretas (altitud, temperatura, etc.) de cada 6rea.
2. La fenolog6a de este grupo en Sierra Nevada se caracteriza porque la mayor6a de las especies presentan, a diferencia de los que tradicionalmente ha sido se6alado para los plec6pteros de latitudes medias en general, un per6odo de vuelo relativamente largo, que ocupa entre 3 y 6 meses, si bien los m6ximos de emergencia suelen concentrarse en per6odos cortos.
3. Para algunas especies de plec6pteros el fotoper6odo parece ser el factor m6s importante en el desencadenamiento de la emergencia, con cierta independenciam de la temperatura del agua (*C. nevada*, *L. inermis* y *L. maroccana*), mientras que en otras las diferencias en temperatura provocan per6odos de vuelo desplazados dentro de una misma especie entre estaciones diferentes (*L. andalusiaca*). Las temperaturas m6s bajas del agua generalmente provocan un retraso en la emergencia, aunque en el caso de *L. fusca* se produce un cierto adelanto en su per6odo de vuelo.
4. Existe una segregaci6n espacial y/o temporal entre los per6odos de vuelo, o al menos entre los m6ximos de captura, entre las especies del g6nero *Leuctra* e *Isoperla* de nuestro estudio que puede ser interpretada como un mecanismo para disminuir la competencia interespec6fica entre las ninfas o como una barrera que evita apareamientos err6neos entre especies muy pr6ximas. En otros casos, como en el g6nero *Protonemura*, no hemos observado segregaci6n entre las dos especies presentes en la zona.

5. La razón de sexos para las distintas especies estudiadas es del 50% salvo en el caso de *P. meyeri*, *C. mitis*, *L. iliberis*, *L. inermis* y *L. maroccana*, en las que el número de machos es significativamente mayor que el de hembras, sin que dichas diferencias puedan ser explicadas por el método de captura empleado.

6. Se observa la existencia de protandria en la emergencia de las distintas especies, que condiciona que los períodos de vuelo de los machos, por lo demás similares a los de las hembras, aparezcan ligeramente adelantados a los de éstas. La protandria es menos acusada en las especies que presentan un período de vuelo extendido, muy breve o con máximos de emergencia muy concentrados, y alcanza mayores valores en especies con período de vuelo de duración intermedia.

7. En condiciones fijas de otros factores ambientales como la temperatura del agua o la humedad ambiental, la emergencia de *C. mitis* en laboratorio está significativamente asociada a condiciones de oscuridad (frente a condiciones de luz), por lo que la luz actuaría como un factor controlador de la emergencia.

B. En cuanto a la biometría:

1. En todas las especies estudiadas, y como es habitual en los plec6pteros, el tama1o de la hembra es superior al del macho en todos los par6metros estudiados (longitud del ala, longitud del f6mur, anchura de cabeza, anchura de pronoto y longitud total), salvo dos excepciones (*P. marginata* y *C. mitis*) en los que la longitud media del f6mur es mayor en el caso de los machos.

2. En las especies estudiadas, las proporciones entre los par6metros medidos no se mantienen entre machos y hembras, lo cual indica que machos y hembras presentan diferentes proporciones corporales.

3. El porcentaje de diferencia en tamaño entre sexos no guarda relación con el tamaño medio de los individuos de una especie. Este porcentaje es más acentuado en el caso de la superfamilia Nemuroidea y la familia Perlidae, y menor en el caso de cloropérlidos y perlódidos.

4. Dentro de una misma especie y sexo de plecóptero pueden existir variaciones estadísticamente significativas entre poblaciones diferentes siguiendo un patrón altitudinal, térmico, ambos a la vez o no responder a ninguno de dichos patrones, lo que implica que varios factores deben estar involucrados en la determinación del tamaño y con un efecto diferencial entre distintas especies.

5. Se comprueba estadísticamente y, por primera vez para un conjunto de especies con período de vuelo no extendido, la existencia de una disminución progresiva del tamaño de los adultos de diversas especies de plecópteros a lo largo del período de vuelo. Algunos de los resultados obtenidos muestran que además de la temperatura, otros factores reguladores han de estar implicados, ya que la temperatura durante el desarrollo no explica en todos los casos la variación de tamaño a lo largo del período de vuelo, lo que se opone a la hipótesis más aceptada tradicionalmente.

C. En cuanto a la alimentación:

1. Las especies estudiadas de las familias Chloroperlidae y Perlodidae (dentro de la superfamilia Perloidea), se alimentan en estado adulto, contrariamente a lo que se ha creído habitualmente, y la proporción de los distintos componentes de la dieta se modifican a lo largo del período de vuelo de las especies, en relación a la disponibilidad de éstos. No obstante existe una cierta selección por pólenes de pináceas y gramináceas frente a otros existentes en cada momento. En el caso de *P. marginata* (familia Perlidae), los datos obtenidos, aunque basados en pocos ejemplares, indican que la alimentación no tiene mucha importancia durante la vida imaginal.

2. El alto porcentaje de individuos encontrados con contenido digestivo demuestra que la alimentación juega un papel importante en los plec6pteros de la superfamilia Nemouroidea en su estado adulto, tanto en machos como en hembras. En lo que respecta a la variaci6n de la dieta a lo largo del per6odo de vuelo, no hemos detectado una variaci6n significativa en ninguna de las especies estudiadas (salvo *A. triangularis*), si bien existen diferencias en las proporciones de determinados elementos del contenido digestivo entre meses diferentes, 6stas suelen deberse m6s a un peque1o tama1o de muestra o a la disponibilidad de los diferentes componentes que a variaciones significativas en selecci6n. Las cianoficeas y los cianol6quenes constituyen el componente principal de la dieta de las especies de esta superfamilia, si bien las especies primaverales y primaverales-estivales suelen contener proporciones considerables de p6lenes.

3. No se aprecian diferencias en la dieta (cantidad y composici6n) entre machos y hembras de cada especie en ninguna de las dos superfamilias, salvo en la especie *C. nevada*, en la que las hembras presentaban una cantidad considerablemente mayor de contenido en el tracto digestivo.

D. En cuanto a la comunicaci6n:

1. La descripci6n de la llamada de tamborileo del macho de *I. nevada* es diferente a la de *I. grammatica*, ya que presenta una primera secuencia distinta a las siguientes (tanto en el n6mero de batidos como en la frecuencia de batidos de ambas fases) mientras que en *I. grammatica* todas las secuencias son similares, lo que apoya la validez de estas dos especies morfol6gicamente muy semejantes.

2. La complejidad de la llamada del macho de *I. nevada* hace que se la pueda considerar como un car6cter derivado, que se origin6 a partir de una llamada similar a la de *I. grammatica* por modificaci6n de la primera secuencia.

E. En cuanto al comportamiento de cópula:

1. El uso de llamadas de tamborileo constituye un mecanismo muy extendido entre los plecópteros, y observado en varias especies de nuestro estudio, aunque no constituye un requisito previo o pauta obligatoria para el cortejo como lo muestra el hecho de que macho y hembra pudieran copular si casualmente se encontraban sin necesidad del empleo de llamadas.

2. Las pautas de aproximación e iniciación de la cópula son muy similares entre las diferentes especies de plecópteros, si bien la posición de cópula puede variar entre lo que llamamos una posición en paralelo y una posición en X. Los contactos con las antenas durante la cópula también son generales en el grupo en estudio.

3. La duración de la cópula es muy variable tanto entre especies como dentro de una especie. En el caso de *L. fusca* se demuestra por primera vez que la duración de la cópula se puede ver incrementada ante intentos de desplazamiento por parte de otros machos, lo que actuaría como un mecanismo de guarda de la pareja. En otras especies estudiadas esto no ocurre.

4. Tanto los machos como las hembras (al menos las de *L. fusca* y *L. andalusiaca*) pueden realizar más de una cópula.

5. La existencia de intentos de cópula erróneos realizados indican poca selectividad por parte de los machos.

F. En cuanto a los huevos y puestas:

1. El número de punteaduras o aeropilos por celdilla en el corion de los huevos varía entre las especies *I. grammatica* (10 a 20) e *I. nevada* (<10).

2. El número de puestas que puede realizar una hembra puede ser de hasta 3 (según nuestro estudio), en algunas ocasiones sin la necesidad de realizar cópulas entre una puesta y otra.

3. El tamaño de puesta es muy variable dentro de una misma especie. La fecundidad máxima hallada por especie puede oscilar entre 58 huevos en el caso de *L. iliberis* y 1557 en el de *P. marginata*.

4. Se demuestra que en la especie *I. nevada*, las hembras de mayor tamaño producen un mayor número de huevos, aunque no necesariamente huevos más grandes. También se observa una disminución de la fecundidad a lo largo del período de vuelo de la especie asociada a la disminución del tamaño de las hembras a lo largo de dicho período. De lo cual se deduce que el tamaño de la hembra es un buen indicador de su potencial reproductor y que la emergencia a comienzos del período de vuelo de la especie tendría un valor adaptativo tanto para las hembras (ya que serían las de mayor calidad, capaces de dejar un mayor número de descendientes), como para los machos (pues encontrarían hembras de mayor calidad).

12. BIBLIOGRAFÍA



ABBOTT, J.C. y STEWART, K.W. 1993. Male search behavior of the stonefly, *Pteronarcella badia* (Hagen) (Plecoptera: Pteronarcyidae), in relation to drumming. *Journal of Insect Behavior*, 6(4): 467-481.

ALBA, F. y DÍAZ DE LA GUARDIA, C. 1996. El polen de las especies arbóreas y herbáceas en el espectro polínico de la atmósfera de Granada. *Monografías de la Flora y Vegetación Béticas*, 9: 123-134.

ALBA-TERCEDOR, J. 1979a. *Factores ecológicos que intervienen en la distribución de larvas de Efemerópteros y Plecópteros. Estudio del Río Aguas Blancas*. Memoria de Licenciatura. Universidad de Granada.

ALBA-TERCEDOR, J. 1979b. Larvas de Plecópteros de las estribaciones de Sierra Nevada (Granada). Factores que intervienen en su distribución. *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, 3: 193-198.

ALBA-TERCEDOR, J. y JIMÉNEZ-MILLÁN, F. 1979. Datos ecológicos de la distribución de larvas de Plecópteros. *Trab. Monogr. Dep. Zool. Univ. Granada (N. S.)*, 2(1): 1-6.

ALBA-TERCEDOR, J., ZAMORA-MUÑOZ, C., SÁNCHEZ-ORTEGA, A. y GUIASOLA, I. 1991. Mayflies and stoneflies from the río Monachil (Sierra Nevada, Spain) (Ephemeroptera and Plecoptera). En: Alba-Tercedor y Sánchez-Ortega (eds.), *Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera*. 529-538. The Sandhill Crane Press.

ALCOCK, J. 1979. Multiple mating in *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae) and the advantage of noncontact guarding by males. *J. nat. Hist. Lond.*, 13: 439-446.

ALEXANDER, K. D. y STEWART, K. W. 1996a. Description and theoretical considerations of mate finding and other adult behaviors in a Colorado population of *Claasenia sabulosa* (Plecoptera: Perlidae). *Ann. ent. Soc. Am.*, 89(2): 290-296.

- ALEXANDER, K. D. y STEWART, K. W. 1996b. The mate searching behavior of *Perlinella drymo* (Newman) (Plecoptera: Perlidae) in relation to drumming on a branched system. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 69: 77-94.
- ALEXANDER, K. D. y STEWART, K. W. 1997. Further considerations of mate searching behaviour and communication in adult stoneflies (Plecoptera); first report of tremulation in *Suwallia* (Chloroperlidae). En: P. Landolt y M. Sartori (eds). *Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. 107-112.
- AUBERT, J. 1952. Plécoptères récoltés par Mr. F. Schmid en Espagne. *Eos*, 28: 249-270.
- AUBERT, J. 1954. Quelques *Nemouridae* espagnols nouveaux. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 27: 115-123.
- AUBERT, J. 1956. Contribution à l'étude des Plécoptères d'Espagne. *Mem. Soc. vaudoise Sc. nat.*, 11(5): 209-276.
- AUBERT, J. 1959. *Plecoptera*. Insecta helvetica I. Lausanne, 140 pp.
- AUBERT, J. 1962. Quelques *Leuctra* nouvelles pour l'Europe (Plécoptères, *Leuctridae*). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 35: 155-169.
- AUBERT, J. 1963. Les Plécoptères de la Péninsule Ibérique. *Eos*, 39: 23-107
- AZZOUZ, M. y SÁNCHEZ-ORTEGA, A. 1994. Primera captura de *Leuctra franzi paenibetica* Sánchez-Ortega y Roperó-Montero, 1993 (Insecta, Plecoptera: Leuctridae) en el norte de África. *Graellsia*, 50: 167.

-
- BEER-STILLER, A. y ZWICK, P. 1995. Biometric studies of some stoneflies and a mayfly (Plecoptera and Ephemeroptera). *Hydrobiologia*, 299: 169-178.
- BELLO, C. L. y CABRERA, M. I. (en prensa). A method of clearing for the study of ffods of aquatic insects. *Aquatic Insects*.
- BENEDETTO, L. 1970. Notes about the biology of *Jewettoperla munoai* Benedetto (Plecoptera, Gripoptrygidae). *Limnologica*, 7: 383-389.
- BERRIGAN, D. 1991. The allometry of egg size and number in insects. *Oikos*, 60: 313-321.
- BERTHÉLEMY, C. 1964. Intérêt taxonomique des oeufs chez les Perlodes européens (Plécoptères). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 99(3-4): 529-537.
- BERTHÉLEMY, C. 1966. Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (Hydraena et Elminthidae) des Pyrénées. *Ann. Limnol.*, 2: 227-458.
- BERTHELEMY, C. 1979a. Accouplement, période d'incubation et premiers stades larvaires de *Brachyptera braueri* et de *Perlodes microcephalus* (Plecoptera). *Ann. Limnol.*, 15: 317-335.
- BERTHELEMY, C. 1979b. Mating call and taxonomy in Pyrenean *Isoperla*. *Gewäss. Abwäss.*, 64: 71-72.
- BERTHÉLEMY, C. y WHYTTON DA TERRA, L. 1980. Plécoptères du Portugal (Insecta). *Ann. Limnol.*, 16(2): 159-182.
- BERTRAND, H. 1954. Les Plécoptères. En: Paul Lechevalier ed., *Les insectes acuatiques d'Europe*. 173-213. Paris.

BOTTORFF, R.L.; STEWART, K.W. y KNIGHT, A.W. 1989. Description of drumming of *Susulus*, a new genus of stonefly (Plecoptera: Perlodidae) from California. *Ann. ent. Soc. Am.*, 82(5): 545-554.

BOTTORFF, R.L.; SZCZYTKO, S. W.; KNIGHT, A.W. y DIMICK, J.J. 1990. Drumming behavior of four western nearctic *Isoperla* species (Plecoptera: Perlodidae). *Ann. ent. Soc. Am.*, 83(5): 991-997.

BRINCK, P. 1949. Studies os Swedish Stoneflies (Plecoptera). *Opusc. ent.*, suppl. 11: 1-250.

BRINCK, P. 1956. Reproductive system and mating in Plecoptera. *Opusc. ent.*, 21: 57-128.

BRITAIN, J.E. 1977. The effect of temperature on the egg incubation period of *Taeniopteryx nebulosa* (Plecoptera). *Oikos*, 29: 302-305.

BRITAIN, J. E. 1986. Intraspecific variation in the nymphal growth rate of the stonefly, *Capnia atra* (Plecoptera). *J. Anim. Ecol.*, 55: 1001-1006.

BRITAIN, J.E. 1990. Life history strategies in Ephemeroptera and Plecoptera. En: I. C. Campbell (ed.): *Mayflies and Stoneflies: Life history and biology*. 1-12. Kluwer Academic Publishers.

BRITAIN, J. E. 1997. Egg development in *Thaumatoperla*, an endangered stonefly genus, endemic to the Australian Alps (Plecoptera: Eustheniidae). En: P. Landolt y M. Sartori (eds.). *Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. 30-33.

BROWN, H. P. 1979. Techniques. *Coleopt. Bull.*, 33: 104.

-
- BURKANTIS, R. T. y PECKARSKY, B. L. 1985. Observations on the emergence and habits of adults of *Agnatina capitata* and *Acroneuria carolinensis*. *Am. Midl. Nat.*, 114(1): 200-204.
- BURMEISTER, H. C. C. 1839. Plecoptera. En: *Handbuch der Entomologie*. Berlín, 2²: 863-881.
- BUTLER, M.G. 1984. Life Histories of Aquatic Insects. En: Resh y Rosenberg (eds.), *The Ecology of Aquatic Insects*. 24-55. Praeger, N.Y.
- CATHER, M. R. y GAUFIN, A. R. 1975. Life history and ecology of *Megarcys signata* (Plecoptera: Perlodidae), Mill Creek, Wasatch Mountains, Utah. *Great Basin naturalist*, 35(1): 39-48.
- CLEMENTS, A. N. 1963. *The physiology of mosquitoes*. Pergamon Press, Oxford. 393 pp.
- COLLANTES, F. y MARTÍNEZ-ORTEGA, E. 1997. Estudio biométrico de las poblaciones del subgénero *Larroussius* (Diptera: Psychodidae, *Phlebotomus*) del sureste de la Península Ibérica. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 21(3-4): 33-47.
- CORBET, P.S. 1964. Temporal patterns of emergence in aquatic insects. *Can. Entomol.*, 96: 264-279.
- COSTELLO, M.J. 1988. Preliminary observations on wing-length polymorphism in stoneflies (Plecoptera: Insecta) in Ireland. *Irish Natur. J.*, 22: 474-478.
- CHINO, Y. 1974. On the adult, egg and 1-2-3 instars of *Oyamia gibba* Klapalek. *Insects and Nature*, 9(7): 18-20.
- DAAN, S. y GUSTAFSSON, K. 1973. Midsummer night emergence of stoneflies (Plecoptera) in a Lapland mountain lake. *Aquilo Ser. Zool.*, 14: 29-33.

DANKS, H. V. 1979. Characteristic modes of adaptation in the Canadian insect fauna. En: H. V. Danks (ed.), *Canada and its insects fauna*. 548-566. Memoirs of the Entomological Society of Canada, 108: 1-573.

DANKS, H. V. y OLIVER, D. R. 1972. Seasonal emergence of some high arctic Chironomidae (Diptera). *Can. Entomol.*, 104: 661-686.

DEGRANGE, C. H. 1957. L'Oeuf et le mode d'éclosion de quelques Plécoptères. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble.*, 48/49: 37-49.

DESPAX, R. 1945. Une forme brachyptère du genre *Leuctra* Stephens: *Leuctra carpentieri* n. sp. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse.* 80: 231-234.

DEVONPORT, B. F. y WINTERBOURN, M. J. 1976. The feeding relationships of two invertebrate predators in a New Zealand river. *Freshwat. Biol.*, 6: 167-176.

DeWALT, R.E. y STEWART, K.W. 1995. Life histories of stoneflies (Plecoptera) in the Rio Conejos of Southern Colorado. *Great Basin Naturalist*, 55(1): 1-18.

DeWALT, R.E.; STEWART, K.W.; MOULTON II, S.R. y KENNEDY, J.H. 1994. Summer emergence of mayflies, stoneflies, and caddisflies from a Colorado mountain stream. *The Southwestern Naturalist*, 39(3): 249-256

EDMUNDS, G. F. Jr. y EDMUNDS, C. H. 1979. Predation, climate and emergence and mating of mayflies. En: J. F. Flanagan y K. E. Marshall (eds.). *Advances in Ephemeroptera biology*. 277-285. Plenum Press, New York, NY.

EDMUNDS, G. F. Jr.; JENSEN, S. L. y BERNER, L. 1976. *The mayflies of North an Central America*. Univ. of Minnesota press, Minneapolis, 330 pp.

-
- ELLIOT, J. M. 1986. The effect of the temperature on the egg incubation period of *Capnia bifrons* (Plecoptera: Capniidae) from Windermere (English Lake District). *Holarctic Ecol.*, 9: 113-116.
- ELLIOT, J. M. 1987. Temperature-induced changes in the life cycle of *Leuctra nigra* (Plecoptera: Leuctridae) from a Lake District stream. *Freshwat. Biol.*, 18: 177-184.
- ELLIOTT, J. M. 1988. Egg hatching and resource partitioning in stoneflies (Plecoptera): ten British species in the family Nemouridae. *J. Anim. Ecol.*, 57: 201-216.
- ELLIOTT, J. M. 1989. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Dinocras cephalotes* (Plecoptera: Perlidae). *Entomol. Gaz.*, 40: 153-160.
- ELLIOTT, J. M. 1991a. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Isoperla grammatica* and one population of *Isogenus nubecula* (Plecoptera: Perlodidae). *Entomol. Gaz.*, 42: 61-65.
- ELLIOTT, J. M. 1991b. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Perla bipunctata* (Plecoptera: Perlidae). *Entomol. Gaz.*, 42: 99-103.
- ELLIOTT, J. M. 1992. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Perlodes microcephala* (Pictet) and three populations of *Diura bicaudata* (Linnaeus) (Plecoptera: Perlodidae). *Entomol. Gaz.*, 43: 115-123.
- ELLIOTT, J. M. 1995. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Sialis lutaria* (L.) and two populations of *Sialis fuliginosa* Pictet (Megaloptera: Sialidae). *Entomol. Gaz.*, 46: 155-159.

FISHER, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford. 272 pp.

FLANNAGAN, J.F. y COBB, D.G. 1991. Emergence of stoneflies (Plecoptera) from an unstable stream in Manitoba, Canada. En: J. Alba y A. Sánchez (eds.): *Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera*. 343-352. The Sandhill Crane Press.

FOCHETTI, R. y NICOLAI, P. 1996. Emergence patterns of Plecoptera in an Apenninic stream (Central Italy). *Boll. Soc. ent. ital.*, 128(2): 111-124.

FRIESEN, M.K., FLANNAGAN, J.F. y COBB, D.G. 1984. Emergence of stoneflies (Plecoptera) from south Duck River and Cowan Creek in the Duck Mountain Region, Manitoba. *Amer. Midlan Natur.*, 111(1): 69-80.

FRISON, T.H. 1929. Fall and winter stoneflies, or Plecoptera, of Illinois. *Illinois Nat. Hist. Surv. Bull.*, 18(2): 240-409.

FRISON, T. H. 1935. The stoneflies or plecoptera of Illinois. *Nat. Hist. Surv. Bull.*, 20: 277-471.

FROEHLICH, C.G. 1990. Size variation in *Kempnyia* (Plecoptera: Perlidae). In: I. C. Campbell (ed.): *Mayflies and Stoneflies: Life history and biology*. 347-350. Kluwert Academic Publishers.

FULLER, R. y STEWART, K. W. 1977. The food habits of Stoneflies (Plecoptera) in the upper Gunnison River, Colorado. *Environm. Entomol.*, 6: 293-302.

FULLER, R. y STEWART, K. W. 1979. Stonefly (Plecoptera) food habit and prey preference in the Dolores River, Colorado. *Am. Midl. Nat.*, 10(1): 170-181.

- GARCIA DE JALÓN, D. y GONZÁLEZ DEL TÁNAGO, M. 1986. Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera de los principales ríos de Málaga. *II Simposio sobre el agua en Andalucía*, 331-346.
- GLEDHILL, T. 1960. The Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera caught by emergence traps in two streams during 1958. *Hydrobiologia*, 15:179-188.
- GOTTANKA, J. and BUNING, J. 1990. Oocytes develop from interconnected cystocytes in the panoistic ovary of *Nemoura* sp. (Pictet) (Plecoptera: Nemouridae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 19 (5/6): 219-225.
- GRAHAM, E. A. 1982. *Drumming communication and pre-mating behavior of fourteen Eastern Nearctic stonefly species (Plecoptera)*. Master of Science Thesis. College of Natural Resources. University of Wisconsin. 79 pp. Inédito.
- HAMILTON, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science*, 156: 477-488.
- HANADA, S.; ISOBE, Y. y OISHI, T. 1997. Emergence sites as mate-encounter locations in *Microperla brevicauda* Kawai (Plecoptera, Peltoperlidae). En: P. Landolt y M. Sartori (eds.). *Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. 99-106.
- HANADA, S.; ISOBE, Y.; WADA, K. y NAGOSHI, M. 1994. Drumming behavior of two stonefly species, *Microperla brevicauda* Kawai (Peltoperlidae) and *Kamimuria tibialis* (Pictet) (Perlidae) in relation to other behaviors. *Aquatic Insects*, 16(2): 75-89.
- HANSON, J.F. 1960. A case of hybridization in Plecoptera. *Bull. Brookl. ent. Soc.*, 55: 25-34.
- HARPER, P.P. 1973. Emergence, reproduction and growth of setipalpiian Plecoptera in southern Ontario. *Oikos*, 24(1): 94-107.

HARPER, P. y PILON, J.G. 1970. Annual patterns of emergence of some Quebec stoneflies (Insecta: Plecoptera). *Can. J. Zool.*, 48: 681-694.

HAYASHI, Y.; ISOBE, Y. y OISHI, T. 1997. Diel periodicity of emergence of *Sweltsa* sp. (Plecoptera; Chloroperlidae). En: P. Landolt y M. Sartori (eds.). *Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. 52-59.

HOGUE, J. N. and HAWKINS, C. P. 1991. Morphological variation in adult aquatic insects: associations with developmental temperature and seasonal growth patterns. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 10: 309-321.

HONĚK, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos*, 66: 483-492.

HUTCHINSON, G. E. 1981. Thoughts on aquatic Insects. *BioScience*, 31(7): 495-500.

HYNES, H.B.N. 1941. The taxonomy and ecology of the nymphs of British Plecoptera, with notes on the adults and eggs. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 91: 459-557.

HYNES, H.B.N. 1942. A study of the feeding of adult stoneflies (Plecoptera). *Proc. R. ent. Soc. London*, ser. A, 17: 81-82.

HYNES, H.B.N. 1961. The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. *Arch. Hydrobiol.*, 57(3): 344-388.

HYNES, H. B. N. 1970. *The ecology of running waters*. University of Toronto Press, Toronto, Canada. 555 pp.

-
- HYNES, H. B. N. 1974. Observations on the adult and eggs of Australian Plecoptera. *Aust. J. Zool.*, suppl. 29: 37-52.
- HYNES, H.B.N. 1976. Biology of Plecoptera. *Ann. Rev. Ent.*, 21: 135-153.
- HYNES, H. B. N. 1984. The relationships between the taxonomy and the ecology of aquatic insects. En: Resh y Rosenberg (eds.), *The Ecology of Aquatic Insects*. 9-23. Praeger, N. Y.
- HYNES, H.B.N. y HYNES, M.E. 1975. The life histories of many of the stoneflies (Plecoptera) of south-eastern Mainland Australia. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, 26: 113-153.
- ILLIES, J. 1952. Zwei neue arten der Plecopterengattung *Isoperla* aus dem deutschem Mittelgebirge. *Zool. Anz.*, 149: 42-48.
- ISOBE, Y. 1988. Eggs of Plecoptera from Japan. *Biol. Int. Wat.*, 4: 27-39.
- ISOBE, Y. 1997. Anchors of stonefly eggs. En: P. Landolt y M. Sartori (eds.), *Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. 349-361.
- KERST, C. and ANDERSON, N. H. 1974. Emergence patterns of Plecoptera in a stream in Oregon, USA. *Freshwat. Biol.*, 4: 205-212.
- KHOO, S. G. 1964. *Studies on the biology of Stoneflies*. Ph. D. thesis, Univ. Liverpool. 162+vii pp. Inédito.
- KISHIMOTO, T. 1997. Comparison of embryonic development among some arctoperlarian species (Plecoptera). En: P. Landolt y M. Sartori (eds.), *Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. 21-25.

KNIGHT, A. W.; NEBEKER, A. V. y GAUFIN, A. R. 1965a. Description of the eggs of common Plecoptera of Western United States. *Ent. News.*, 76(4): 105-111

KNIGHT, A. W.; NEBEKER, A. V. y GAUFIN, A. R. 1965b. Further descriptions of the eggs of Plecoptera of Western United States. *Ent. News.*, 76(9): 105-111.

KOFUJI, H., ISOBE, Y. y KAWAI, T. 1992. Correlation between size of body parts (particularly mandibles) and wet body weight in aquatic insects. *Jpn. J. Limnol.*, 53(2): 151-156.

KÜHTREIBER, J. 1934. *Die Plekopterenfauna Nordtirols*. Ber. naturw. med. Ver. Innsbruck, 44: 1-219.

KUUSELA, K. 1976. On the emergence biology of *Taeniopteryx nebulosa* (L.) (Plecoptera). *Ann. Entomol. Fenn.*, 42: 121-132.

KUUSELA, K. 1984. Emergence of Plecoptera in two lotic habitats in the Oulanka National, northeastern Finland. *Ann. Limnol.*, 20(1-2): 63-68.

LAVANDIER, P. 1979. Cycle biologique, régime alimentaire, production d'*Arcynopteryx compacta* (Plecoptera, Perlodidae) dans un torrent de haute altitude. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 115: 140-150.

LEISER, E. y BOYLE, R. H. 1982. *Stoneflies for the angler*. Published by Alfred A. Knopf, Inc. N. Y. 174 pp.

LeSAGE, L. y HARRISON, A. D. 1980. The biology of *Cricotopus* (Chironomidae: Orthocladiinae) in an algal-enriched stream. Part. I. Normal biology. *Arch. Hydrobiol. Supplement* 57: 375-418.

- LILLEHAMMER, A. 1974. Norwegian stoneflies. I. Analysis of the variations in morphological and structural characters used in taxonomy. *Norsk ent. Tidsskr.* 21: 59-107.
- LILLEHAMMER, A. y OKLAND, B. 1987. Taxonomy of stonefly eggs of the genus *Isoperla* (Plecoptera, Perlodidae). *Fauna Norv.*, Ser. B, 34(2): 121-124.
- LILLEHAMMER, A.; BRITTAIN, J. E., SALTVEIT, S. J. y NIELSEN, P. S. 1989. Egg development, nymphal growth and life cycle strategies in Plecoptera. *Holarctic Ecology*, 12: 173-186.
- LUZÓN-ORTEGA, J. M; TIerno DE FIGUEROA, J. M. y SÁNCHEZ-ORTEGA, A. (a en prensa). Composición faunística y fenológica de los Plecópteros (Insecta: Plecoptera) de la Sierra de Baza (Granada, España). *Bol. Asoc. esp. Ent.*
- LUZÓN-ORTEGA, J. M; TIerno DE FIGUEROA, J. M. y SÁNCHEZ-ORTEGA, A. (b en prensa). Faunística y fenología de los Plecópteros (Insecta: Plecoptera) de la Sierra de Huétor (Granada, España). Relación con otras áreas del sur de la Península Ibérica y norte de África. *Zool. baetica*.
- MACAN, T. T. 1958. Causes and effects of short emergence periods in insects. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 13: 845-849.
- MADSEN, B.L. y BUTZ, I. 1976. Population movements of adult *Brachyptera risi* (Plecoptera). *Oikos*, 27: 273-280.
- MAKETON, M. y STEWART, K.W. 1984. Drumming behavior in four North American Perlodidae (Plecoptera) species. *Ann. ent. Soc. Am.*, 77(5): 621-626.

MAKETON, M. y STEWART, K. W. 1984. Further studies of the drumming behavior of North American Perlidae (Plecoptera). *Ann. ent. Soc. Am.*, 77(6): 770- 778.

MAKETON, M. y STEWART, K.W. 1988. Patterns and evolution of drumming behavior in the stonefly families Perlidae and Peltoperlidae. *Aquatic Insects*, 10: 77-98.

MAKETON, M., STEWART, K.W., KONDRATIEFF, B.C. y KIRCHNER, R.F. 1988. New descriptions of drumming and evolution of the behavior in North American Perlodidae (Plecoptera). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 61: 161-168.

MASTELLER, E. C. 1983. Emergence phenology of Plecoptera from Sixmile Creeck, Erie County, Pennsylvania, U. S. A. 1-8.

MEMBIELA, P. 1987. Primera contribución al conocimiento de los Plecópteros de Galicia: La cuenca del Tambre. *Limnetica*, 1: 197-202.

MEMBIELA, P. 1990a. Los Plecópteros de Galicia (España): Distribución altitudinal y períodos de vuelo. *Limnetica*, 6: 131-136.

MEMBIELA, P. 1990b. The mating calls of *Perla madritensis* Rambur, 1842 (Plecoptera, Perlidae). *Aquatic Insects*, 12(4): 223-226.

MEMBIELA IGLESIA, P. 1996. *Inventario dos Plecópteros de Galicia (Insecta, Plecoptera)*. Cadernos da Área de Ciencias Biolóxicas (Inventarios). Seminario de Estudos Galegos. Ed. do Castro, XIII: 33 pp.

MEMBIELA, P. y VIDAL, M. 1998. Las llamadas sexuales de *Isoperla grammatica* (Poda, 1761) (Plecoptera: Perlodidae). *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 22 (1-2): en prensa.

- MENDL, H. y MULLER, K. 1979. Upstream and downstream flight movements of *Amphinemura borealis* Morton (Insc.: Plecoptera), compared by means of captures in several methods. *Aquilo Ser. Zool.*, 19: 1-3.
- MERTENS, H. 1923. Biologische und morphologische Untersuchungen an Plecopteren. *Arch. Naturgesch.*, 89 (A) (2): 1-38.
- MØLLER, A. P. y ZAMORA-MUÑOZ, C. 1997. Antennal asymmetry and sexual selection in a cerambycid beetle. *Anim. Behav.*, 54: 1509-1515.
- MOREIRA, G.R.P. y PECKCARSKY, B.L. 1994. Multiple developmental pathways of *Agnatina capitata* (Plecoptera: Perlidae) in a temperate forest stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 13(1): 19-29.
- MULLER, K. y MENDL, H. 1980. On the biology of the stonefly species *Leuctra digitata* in a northern Swedish coastal stream and its adjacent coastal area (Plecoptera: Leuctridae). *Entomologia Generalis*, 6(2-4): 217-223.
- MÜLLER-LIEBENAU, I. 1969. Revision der europäischen arten der gattung *Baetis* Leach, 1815 (Insecta, Ephemeroptera). *Gewäss. Abwäss.*, 48/49: 214 pp.
- NAVÁS, L. 1901. Una excursión científica a la Sierra Nevada. *Bull. Inst. catal. Hist. Nat.*, 1: 100-105.
- NAVÁS, L. 1911. Notas entomológicas. Excursiones por los alrededores de Granada. *Bol. Soc. Arag. Cienc. Nat.*, 1911.
- NEBEKER, A. V. 1971. Effect of temperature at different altitudes on the emergence of aquatic insects from a single stream (Ple.). *J. Kansas ent. Soc.*, 44(1): 26-35.

NEBEKER, A. V. y GAUFIN, A. R. 1967. Factors affecting wing length and emergence in the winter stonefly *Capnia nana*. *Ent. News*, 78(4): 85-92.

NELSON, C.H. 1988. Note on the phylogenetic systematics of the family Pteronarcyidae (Plecoptera), with a description of the eggs and nymphs of the Asian species. *Ann. ent. Soc. Am.*, 81(4): 560-576.

NEVES, R. J. 1978. Seasonal succession and diversity of stoneflies (Plecoptera) in Factory Brook, Massachusetts. *New York Entomological Society*, 86(3): 144-152.

NEWCOMER, E. J. 1918. Some stoneflies injurious to vegetation. *J. Agric. Res.*, 1: 37-42.

NEWPORT, G. 1851. On the anatomy and affinities of *Pteronarcys regalis*, Newm.: with a postscript containing descriptions of some American Perlidae, together with notes on their habits. *Trans. Linn. Soc.*, 20: 425-451.

PARKER, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 45: 525-567.

PECKARSKY, B. L y COWAN, C. A. 1991. Consequences of larval intraspecific competition to stonefly growth and fecundity. *Oecologia*, 88: 277-288.

PERRY, S.A., PERRY, W.B. y STANFORD, J.A. 1987. Effects of the termal regime on size, growth rates and emergence of two species of stoneflies (Plecoptera: Taeniopterygidae, Pteronarcyidae) in the Flathead River, Montana. *Amer. Midland. natur.*, 117: 83-93.

PETERSSON, E. 1990. Mate age, copulation duration and insemination success in *Mystacides azurea* (Leptoceridae, Trichoptera). *Ethology*, 85: 156-162.

PETERSSON, E. 1991. Effect of the remating on the fecundity and fertility of female caddis flies, *Mystacides azurea*. *Anim. Behav.*, 41: 813-818.

PICAZO MUÑOZ, J. 1995. *Caracterización y calidad de las aguas de los cauces de la cuenca del Río Guadiana Menor. Aspectos físico-químicos y macroinvertebrados acuáticos*. Tesis doctoral inédita. Universidad de Granada. 256 pp.

PICTET, A. E. 1865. *Synopsis des Néuroptères d'Espagne*. Gêneve.

RIBERA GALÁN, I. 1991. *Estudio de los Hydradephaga (Coleoptera) del Pirineo y Prepirineo: morfometría y ecología*. Tesis Doctoral inédita. Universidad de Barcelona. 346 pp.

RIEDERER, R. A. A. 1985. Emergence behaviour of some mayflies and stoneflies (Insecta: Ephemeroptera and Plecoptera). *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 22: 3260-3264.

RIEK, E. F. 1970. Plecoptera. En: *The Insect of Australia*. (CSIRO). 314-322. Melbourne University Press.

ROPERO, J. M.; PEÑA, M. P. y SÁNCHEZ-ORTEGA, A. 1995. Composición y fenología de la fauna de Plecópteros (Insecta, Plecoptera) en el sur de España (Provincia de Cádiz). *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 19(3-4): 149-162.

ROSCISZEWSKA, E. 1987. Ultrastructure of the attachment disc in *Perla* sp. (Plecoptera) egg. pp.281-286. In: H. Ando and Cz. Jura (eds.), *Recent advances in Insects Embriology in Japan and Poland-Arthropod-Embriol. Soc. J. p. n. Tsukuba*, Japan.

ROSCISZEWSKA, E. 1989. Oogenesis in the stonefly *Perla* sp. (Insecta, Plecoptera). I. Morphology of adult female gonad. *Zool. Jb. Anat.*, 118: 335-364.

ROSCISZEWSKA, E. 1991a. Morphological changes developing after oviposition on egg surface of *Isoperla rivulorum* (Plecoptera: Perlodidae). *Zool. Jb. Anat.*, 121: 253-258.

ROSCISZEWSKA, E. 1991b. Ultrastructural and histochemical studies of the egg capsules of *Perla marginata* (Panzer, 1799) and *Dinocras cephalotes* (Curtis, 1827) (Plecoptera: Perlidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 20: 189-204.

ROSCISZEWSKA, E. 1995. Oogenesis of stoneflies development of the follicular epithelium and formation of the eggshell in ovaries of *Perla marginata* (Panzer) and *Perla pallida* Guérin (Plecoptera: Perlidae). *Int. J. Insect Morphol y Embriol.*, 24(3): 253-272.

ROSCISZEWSKA, E. and JANKOWSKA, W. 1993. Morphological studies of the egg capsule during eclosion and of the first instar nymph of stonefly *Perla pallida* (Plecoptera: Perlidae). *Zool. Jb. Anat.*, 123: 347-352.

ROTHERAY, G. E. y LISTON, A. D. 1985. Predation in an adult stonefly (Plecop., Chloroperlidae). *Entomol. Monthly Mag.*, 121: 237.

RUPPRECHT, R. 1965. Trommeln als verständigungsmittel bei steinfliegen (Plecoptera). *Z. Naturf. Tübingen*, (20b)12: 1258-1260.

RUPPRECHT, R. 1968. Das trommeln der Plecopteren. *Z. vergl. Physiol.*, 59: 38-71.

RUPPRECHT, R. 1969. Zur Artspezifitat der Trommelsignale der Plecopteren (Insecta). *Oikos*, 20: 26-33.

RUPPRECHT, R. 1978. Proof of drumming-signals in a European species of the stonefly family Leuctridae (Plecoptera). *Entomol. Ger.*, 3: 333-336.

RUPPRECHT, R. 1981. A new system of communication within Plecoptera and a signal with a new significance. *Biol. Inl. Wat.* (Proc. 7th Internat. Symposium on Plecoptera), n^o2: 19-43.

RUPPRECHT, R. 1982. Drumming signals of danish Plecoptera. *Aquatic Insects*, 4(2): 93-103.

RUPPRECHT, R. 1983. Kommunikationssignale von Arten der Gattung *Isoperla* (Plecoptera) und deren Einung zur Abgrenzung von Arten. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 1983: 198.

RUPPRECHT, R. 1984. *Isoperla grammatica* Poda, 1761. Beschreibung eines neotypus (Plecoptera). *Ann. Limnol.*, 20(1-2): 81-90.

RUPPRECHT, R. 1990. Can adult stoneflies utilize what they eat?. En: I. C. Campbell (ed.): *Mayflies and Stoneflies: life histories and biology*. 119-123. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. Holanda.

RUPPRECHT, R. 1997. An attempt to explain different drumming signals within *Capnia bifrons*. En: P. Landolt y M. Sartori (eds.), *Ephemeroptera and Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. 93-98.

SÆTTEM, M. y BRITAIN, J. E. 1985. Life cycles and emergence of Ephemeroptera and Plecoptera from Myrkdalsvatn, an oligotrophic lake in western Norway. *Aquatic Insects*, 7(4): 229-241.

SÁNCHEZ-ORTEGA, A. (1986). *Taxonomía, Ecología y Ciclos de vida de los Plecópteros de Sierra Nevada*. Tesis Doctoral inédita. Universidad de Granada. 428 pp.

SÁNCHEZ ORTEGA, A. y ALBA TERCEDOR, J. 1984. Description of the mature nymph of *Leuctra andalusiaca* Aubert, 1962 (Plecoptera). *Ann. Limnol.*, 20(1-2): 95-98.

SÁNCHEZ ORTEGA, A. ALBA TERCEDOR, J. 1985. Consideraciones taxonómicas sobre *Leuctra fusca carpentieri* (Plecoptera: Leuctridae). *Bol. Soc. Port. Ent.*, sup. 1, 3: 349-352.

SÁNCHEZ-ORTEGA, A. y ALBA-TERCEDOR, J. 1987. *Lista faunística y bibliográfica de los Plecópteros de la Península Ibérica*. Asociación española de Limnología. Lista de la flora y fauna de las aguas continentales de la Península Ibérica., 4: 1-133.

SÁNCHEZ-ORTEGA, A. y ALBA-TERCEDOR, J. 1988a. Description and life cycle of *Leuctra iliberis* sp.n. from Southern Spain (Plecoptera: Leuctridae). *Aquatic Insects*, 10(2): 117-123.

SÁNCHEZ-ORTEGA, A. y ALBA-TERCEDOR, J. 1988b. Sobre las ninfas de *Isoperla nevada* Aubert, 1952 y *Nemoura fulviceps* Klapalek, 1902 en Sierra Nevada (Insecta: Plecoptera). *Bol. Asoc. esp. Ent.*, 12: 233-238.

SÁNCHEZ-ORTEGA, A. y ALBA-TERCEDOR, J. 1989. Características de fenología y distribución de las especies de Plecópteros de Sierra Nevada (Insecta: Plecoptera). *Bol. Asoc. esp. Ent.*, 13: 213-230.

SÁNCHEZ-ORTEGA, A. y ALBA-TERCEDOR, J. 1990a. Life cycles of some species of Plecoptera in Sierra Nevada (South of Spain). En: I. C. Campbell (ed.), *Mayflies and Stoneflies: Life histories and Biology*, 43-52. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

SÁNCHEZ-ORTEGA, A. y ALBA-TERCEDOR, J. 1990b. Los Plecópteros de Sierra Nevada (Granada, España). *Zool. baetica*, 1: 77-146.

SÁNCHEZ ORTEGA, A. y ALBA TERCEDOR, J. 1991. The life cycle of *Perla marginata* and *Dinocras cephalotes* in Sierra Nevada (Granada, Spain) (Plecoptera: Perlidae). En: J.Alba y A.Sánchez (eds.), *Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera*. 493-501.

-
- SÁNCHEZ-ORTEGA, A. Y ROPERO-MONTERO, J.M. 1993. *Leuctra franzi paenibetica* n. ssp. del sur de la Península Ibérica (Insecta: Plecoptera). *Graellsia*, 49: 119-121.
- SÁNCHEZ-ORTEGA, A. y TIERNO, J. M. 1996. Current situation of stonefly fauna (Insecta: Plecoptera) in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 69: 77-94.
- SCHOENEMUND, E. 1924. Plecoptera. *Biol. Tiere Deutschlands*, 32: 1-34.
- SCHUH, J. y MOTE, D. C. 1948. Plecoptera. En: Insects pests of nursery and ornamental trees and shrubs in Oregon. *Oregon Agr. Exp. Stat. Bull.*, 449: 1-164.
- SHELDON, A. L. y JEWETT, S. T. Jr. 1967. Stonefly emergence in a Sierra Nevada Stream. *The Pan Pacific Entomologist*, 43 (1): 1-8.
- SIEGEL, S. y CASTELLAN, N. J. Jr. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. 2nd ed. McGraw-Hill. New York. 399 pp.
- SOKAL, R. R. y ROHLF, R. J. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 3d. ed. W. H. Freeman and Company. New York. 887 pp.
- STARK, B.P., GONZÁLEZ DEL TÁNAGO, M. y SZCZYTKO, S.W. 1986. Systematic studies on western palaeartic Perlodini (Plecoptera: Perlodidae). *Aquatic Insects*, 8(2): 91-98.
- STARK, B.P. y SZCZYTKO, S.W. 1982. Egg morphology and phylogeny in Pteronarcyidae (Plecoptera). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 75(5): 519-529.
- STARK, B.P. y SZCZYTKO, S.W. 1988. Egg morphology and phylogeny in Arcynopterygini (Plecoptera: Perlodidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 61(2): 143-160.

STEWART, K. W. 1976. Mating behavior of *Paracnetina fumosa*, *Perlinella drymo* and *Hydroperla crosbyi*; with special emphasis on external sperm transfer in *H. crosbyi*. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 88: 413-414.

STEWART, K.W. 1994. Theoretical considerations of mate finding and others adult behaviors of Plecoptera. *Aquatic Insects*, 16(2): 95-104.

STEWART, K. W. 1997. Vibrational Communication in Insects. Epistome in the language of Stoneflies?. *American Entomologist*, summer 1997: 81-91.

STEWART, K. W.; ABBOTT, J. C. y BOTTORFF, R. L. 1995. The drumming signals of two stonefly species *Cosumnoperla hypocrena* (Perlodidae) and *Paraperla wilsoni* (Chloroperlidae); a newly discovered duet pattern in plecoptera. *Ent. News*, 106(1): 13-18.

STEWART, K.W., ABBOTT, J.C.; KIRCNER, R. F. y MOULTON, S.R. 1995. New descriptions of North American Euholognathan stonefly drumming (Plecoptera) and first Nemouridae ancestral call discovered in *Soyedina carolinensis* (Plecoptera, Nemouridae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 88(2): 234-239.

STEWART, K. W.; ATMAR, G. L. and SOLON, B. M. 1969. Reproductive morphology and mating behavior of *Perlesta placida* (Plecoptera: Perlidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 62(6): 1433-1438.

STEWART, K.W. y MAKETON, M. 1990. Intraspecific variation and information content of drumming in three Plecoptera species. En: I. C. Campbell (ed.), *Mayflies and Stoneflies: Life history and biology*, 259-268. Kluwer Academic Publishers.

STEWART, K.W. y MAKETON, M. 1991. Structures used by nearctic stoneflies (Plecoptera) for drumming, and their relationship to behavioral pattern diversity. *Aquatic Insects*, 13(1): 33-53.

STEWART, K.W., SZCZYTKO, S.W. y MAKETON, M. 1988. Drumming as a behavioral line of evidence for delimiting species in the genera *Isoperla*, *Pteronarcys* and *Taeniopteryx* (Plecoptera). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 81(4): 689-699.

STEWART, K.W., SZCZYTKO, S.W. y STARK, B.P. 1982. Drumming behavior of four species of North American Pteronarcyidae (Plecoptera): dialects in Colorado and Alaska *Pteronarcella badia*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 75: 530-533.

STEWART, K.W., SZCZYTKO, S.W. y STARK, B.P. 1983. The language of Stoneflies. *Bioscience*, 33(2): 117-118.

STEWART, K.W., SZCZYTKO, S.W., STARK, B.P. y ZEIGLER, D.D. 1982. Drumming behaviour of six North American Perlidae (Plecoptera) species. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 75: 549-554.

STEWART, K.W. y STARK, B.P. 1977. Reproductive system and mating of *Hydroperla crosbyi*: a new discovered method of sperm transfer in Insecta. *Oikos*, 28(1): 84-89.

STEWART, K.W. y STARK, B.P. 1988. *Nymphs od North American Stonefly Genera (Plecoptera)*. The Thomas Say Foundation. Vol XII. Entomological Society of America. 460pp.

STEWART, K.W. y ZEIGLER, D.D. 1984a. Drumming behaviour of twelve North American stonefly (Plecoptera) species: firs description in Peltoperlidae, Taeniopterygidae and Chloroperlidae. *Aquatic Insects*, 6(1): 49-61.

STEWART, K.W. y ZEIGLER, D.D. 1984b. The use of larval morphology and drumming in Plecoptera systematics, and further studies of drumming behavior. *Ann. Limnol.*, 20(1-2): 105-114.

STEWART, L.A.; HEMPTINNE, J.L. y DIXON, A.F.G. 1991. Reproductive tactics of ladybeetles: relationships between egg size, ovariole number and developmental time. *Functional Ecology*, 5: 380-385.

SURDICK, R. 1985. *Nearctic Genera of Chloroperlinae (Plecoptera: Chloroperlidae)*. Illinois Biological Monographs, 54. University of Illinois Press, Urbana y Chicago, 146 pp.

SWEENEY, B. W. 1984. Factor influencing life-history patterns of aquatic insects. En: Resh y Rosenberg (eds.), *The Ecology of Aquatic Insects*. 56-100. Praeger Publishers. 625 pp.

SWEENEY, B. W.; JACKSON, J. K. and FUNK, D. H. 1995. Semivoltinism, seasonal emergence, and adult size variation in a tropical stream mayfly (*Euthyplocia hecuba*). *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 14(1): 131-146.

SWEENEY, B. W. y VANNOTE, R. L. 1978. Size variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects: two thermal equilibrium hypotheses. *Science*, 200: 444-446.

SWEENEY, B.W., VANNOTE, R.L. y DODDS, P.J. 1986. The relative importance of temperature and diet to larval development and adult size of the winter stonefly, *Soyedina carolinensis* (Plecoptera: Nemouridae). *Freshwat. Biol.*, 16(1): 39-48.

SZCZYTKO, S.W. y STEWART, K.W. 1979a. Drumming behavior of four western nearctic *Isoperla* (Plecoptera) species. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 72(6): 781-786.

SZCZYTKO, S.W. y STEWART, K.W. 1979b. Stonefly drumming as a model classroom study of aquatic insect behavior. En: Resh y Rosenberg (eds.). Innovative teaching in aquatic entomology. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 31-37.

- THOMAS, E. 1969. Zur tagesperiodik des schlüpfens von Ephemeropteren und Plecopteren. *Oecologia* (Berl.), 3: 230-239.
- THORN, R. 1968. *Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord*. Paul Chevalier. París.
- THORNHILL, R. y ALCOCK, J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press. 547 pp.
- TIERNO, J. M.; PEREZ, T. y SANCHEZ-ORTEGA, A. 1996. Composición faunística y fenología de los Plecópteros (Insecta: Plecoptera) de la Serranía de Ronda (Málaga). *Bol. Asoc. esp. Ent.*, 20 (3-4): 47-58.
- TIERNO, J. M. y SÁNCHEZ-ORTEGA, A. 1996. Revisión de la distribución y el estado de la conservación de la fauna de Plecópteros (Insecta, Plecoptera) de los sistemas montañosos andaluces, con especial referencia a Sierra Nevada. *I Conferencia Internacional Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible* (Granada, marzo de 1996). J. Chacón y J. L. Rosúa (eds.). 3: 69-74.
- TIERNO DE FIGUEROA, J. M. Y SÁNCHEZ-ORTEGA, A. 1997a. Importancia ecológica de las moscas de las piedras. *Quercus*, 132: 15-17.
- TIERNO, J. M. y SÁNCHEZ-ORTEGA, A. 1997b. Sobre la distribución de *Isoperla nevada* Aubert, 1952 (Plecoptera, Perlodidae) en la Península Ibérica. *Bol. Asoc. esp. Ent.*, 21 (1-2): 102-104.
- TIERNO DE FIGUEROA, J. M. y SÁNCHEZ-ORTEGA, A. 1998. The male drumming call of *Isoperla nevada* Aubert, 1952 (Plecoptera, Perlodidae). *Aquatic Insects* 20: en prensa.

TIERNO, J. M.; SÁNCHEZ-ORTEGA, A. y PICAZO-MUÑOZ, J. 1994. Sobre la distribución espacial y temporal de *Isoperla nevada* Aubert, 1952 (Insecta, Plecoptera). *Zool. baetica*, 5: 107-112.

TOZER, W. 1979. Underwater behavioural thermoregulation in the adult stonefly, *Zapada cinctipes*. *Nature*, Vol. 281, Nº 5732: 566-567.

VANNOTE, R. L. y SWEENEY, B. W. 1980. Geographic analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. *American Naturalist*, 115: 667-694.

VAUGHT, G.L. y STEWART, K.W. 1974. The life history and ecology of the stonefly *Neoperla chymene* (Newman) (Plecoptera: Perlidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 67(2): 167-178.

VIEJO MONTESINOS, J. L. 1996. Coevolución de plantas e insectos. *Bol. SEA*, 13: 13-19.

WARD, G.M. y STANDFORD, J.A. 1982. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Ann. Rev. Ent.*, 27: 97-117.

WENDT, H. 1964. *La vida sexual de los animales*. Ed. Noguer. Barcelona. 424 pp.

WHITE, T.R.; CARLSON, P.H. y FOX, R.C. 1979. Emergence patterns of fall and winter stoneflies (Plecoptera: Filopalpia) in Northwestern South carolina. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 81: 379-390.

WHYTTON DA TERRA, L. S. 1979. Notes on the Portuguese Plecoptera. *Gewäss. Abwäss.*, 64: 60-68.

WILEY, M. J. Y KOHLER, S. L. 1984. Behavioral adaptations of Aquatic Insects. En: Resh y Rosenberg (eds.), *The Ecology of Aquatic Insects*. 101-133. Praeger Publishers..

WILLIAMS, D.D. 1982. Emergence pathways of adult insects in the upper reaches of a stream. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 67(2): 223-234.

WINKLER, O. 1964. Über die praktische Bedeutung der Plecopteren. *Gewäss. Abwäss.*, H. 34/35: 131-138.

WISELY, B. 1953. Two wingless alpine stoneflies (Order Plecoptera) from southern New Zeland. *Rec. Canterbury Mus.* 6: 219-231.

WOLF, B. y ZWICK, P. 1989. Plurimodal emergence and plurivoltinism of Central European populations of *Nemurella pictetii* (Plecoptera: Nemouridae). *Oecologia*, 79: 431-438.

WU, C.F. 1923. Morphology, anatomy and ethology of *Nemoura*. *Bull. Lloyd libr.*, 23(3): 1-81.

YEZERINAC, S. M.; LOUGHEED, S. C. y HANDFORD, P. 1992. Measurement error and morphometric studies: statistical power and observer experience. *Syst. Biol.*, 41(4): 471-482.

ZAMORA-MUÑOZ, C. 1992. *Macroinvertebrados acuáticos, caracterización y calidad de las aguas de los cauces de la cuenca alta del río Genil*. Tesis doctoral inédita. Universidad de Granada. 255+109 pp.

ZAMORA-MUÑOZ, C. y ALBA-TERCEDOR, J. 1992. *Caracterización y calidad de las aguas del río Monachil. Factores fisico-químicos y comunidades de macroinvertebrados acuáticos*. Universidad de Granada. 171 pp.

ZAMORA-MUÑOZ, C., SÁNCHEZ-ORTEGA, A. y ALBA-TERCEDOR, J. 1993. Physico-Chemical factors that determine the distribution of Mayflies and Stoneflies in a high-mountain stream in southern Europe (S. Nevada, S. Spain). *Aquatic Insects*, 15(1): 11-20.

ZEIGLER, D. D. 1989. Drumming behaviors of three Pennsylvania stonefly (Plecoptera) species. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 91(4): 583-587.

ZEIGLER, D. D. 1990. Observations pertinent to the role of sexual selection in the stonefly *Pteronarcella badia* (Plecoptera: Pteronarcyidae). *Ent. News*, 101(5): 283-287.

ZEIGLER, D. D. 1991. Passive choice and possible mate guarding in the stonefly *Pteronarcella badia* (Plecoptera: pteronarcyidae). *Florida Entomologist*, 74(2): 335-340.

ZEIGLER, D.D. y STEWART, K.W. 1985. Age effects on drumming behavior of *Pteronarcella badia* (Plecoptera) males. *Ent. News*, 96(4): 157-160.

ZEIGLER, D.D. y STEWART, K.W. 1987. Behavioral characters with systematic potential in stoneflies (Plecoptera). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 89(4): 794-802.

ZELT, K. A. y CLIFFORD, H. F. 1972. Assesment of two mesh sizes for interpreting life cycles, standing crop and percentage composition of stream insects. *Freshwat. Biol.*, 2: 259-269.

ZWICK, P. 1973a. Entomological Explorations in Ghana by Dr. S. Endrody-Younga. 27. Notes on some species of *Neoperla* (Plecoptera). *Fol. Entomol. Hung.*, 26 (suppl.): 381-398.

ZWICK, P. 1973b. *Insecta: Plecoptera. Phylogenetisches System und Katalog*. Das Tierreich, Berlin, 94: 1-465.

ZWICK, P. 1976. *Neoperla* (Plecoptera, Perlidae) emerging from a mountain stream in Central Africa. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 61(5): 683-697.

ZWICK, P. 1977. Plecoptera emergeing from two streams at Lunz, 1972-1974. *Arch. Hydrobiol.*, 80: 458-505.

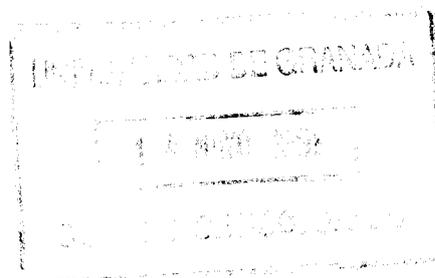
ZWICK, P. 1980. Plecoptera (Steinfliegen). 1-115. En: *Handb. Zool. Berlin*, 26. Walter de Gruyter, Berlin.

ZWICK, P. 1986. Size variation of *Leuctra prima* (Plecoptera) along a 2 km stretch of stream. 167-170. *Proceeding og the 3rd European Congress of Entomology*. Amsterdam 1986.

ZWICK, P. 1990. Emergence, maturation and upstream oviposition flights of Plecoptera from the Breitembach (Hese, germany), with notes on the adult phase as a possible control of stream insect populations. *Hydrobiol.*, 194: 207-223.



13. APÉNDICE I (TEMPERATURAS)



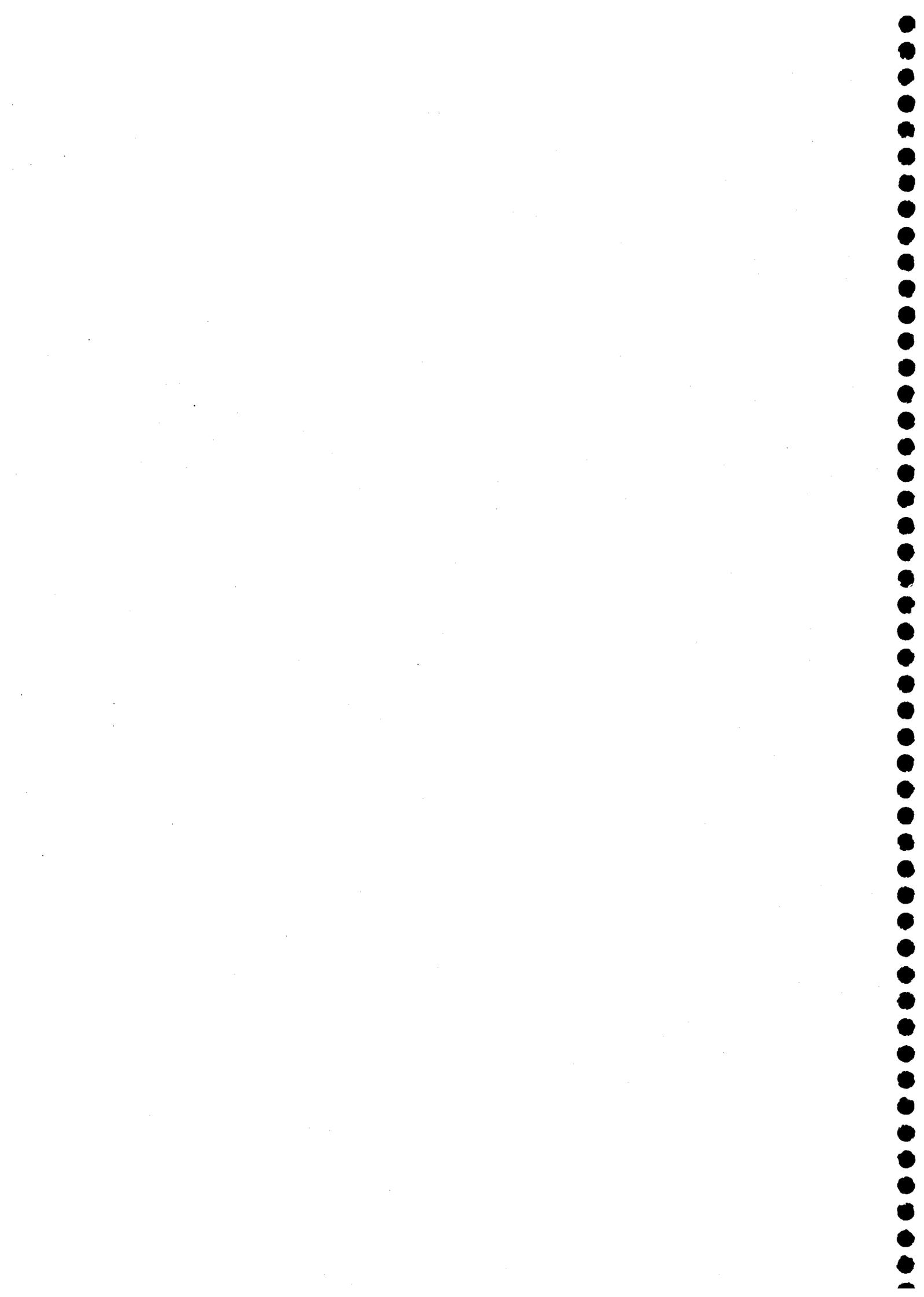


| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 1 | a | 1 | 3 | 5 | 7 | 6 | - | 8 | 5 | 5 | 5 | 7 |
| | w | 2 | 2 | 2 | 4 | 3 | - | 5 | 3 | 7 | 8 | 9 |
| 2 | a | 6 | 7 | 8 | 7 | - | 7 | 9 | 6 | 5 | 12 | 12 |
| | w | 4 | 4 | 4 | 6 | - | 5 | 6 | 4 | 7 | 7 | 8 |
| 3 | a | -1 | -1 | 1 | 0 | 6 | 6 | 4 | 4 | 4 | 0 | 1 |
| | w | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 4 | 2 | 6 | 4 | 6 |
| 4 | a | n.m. | 4 | 6 |
| | w | | | | | | | | | | 6 | 7 |
| 5 | a | 6 | n.m. | n.m. | n.m. | n.m. | n.m. | 7 | n.m. | n.m. | 12 | 6 |
| | w | 3 | | | | | | 4 | | | 6 | 7 |
| 6 | a | n.m. | 8 | 7 |
| | w | | | | | | | | | | 8 | 9 |
| 7 | a | 3 | 4 | 9 | 9 | 13 | 11 | 7 | 8 | 8 | 18 | 16 |
| | w | 3 | 3 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 7 | 8 | 9 | 9 |
| 8 | a | n.m. | 5 | 5 |
| | w | | | | | | | | | | 8 | 9 |
| 9 | a | 6 | 8 | 10 | 12 | 12 | 12 | 13 | 13 | 13 | 7 | 5 |
| | w | 3 | 3 | 4 | 4 | 6 | 8 | 8 | 9 | 10 | 7 | 8 |
| 10 | a | 12 | 13 | 18 | 15 | 13 | 15 | 18 | 13 | 15 | 21 | 19 |
| | w | 6 | 6 | 6 | 7 | 7 | 7 | 9 | 8 | 9 | 10 | 9 |
| 11 | a | 15 | - | 17 | 17 | 19 | 19 | 19 | 18 | 22 | 16 | 14 |
| | w | 7 | - | 7 | 8 | 10 | 11 | 11 | 13 | 14 | 11 | 11 |
| 12 | a | 13 | 16 | 18 | 18 | 18 | 19 | 15 | 14 | - | 25 | 20 |
| | w | 8 | 8 | 9 | 10 | 11 | 13 | 10 | 11 | - | 13 | 12 |
| 13 | a | 12 | 11 | 11 | 13 | 11 | 11 | 7 | n.m. | n.m. | 14 | 17 |
| | w | 8 | 8 | 8 | 9 | 8 | 9 | 9 | | | 12 | 11 |
| 14 | a | 17 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 20 | 24 | 15 | 12 |
| | w | 11 | 11 | 12 | 11 | 13 | 14 | 13 | 15 | 14 | 12 | 11 |
| 15 | a | 20 | 20 | 22 | 20 | 20 | 19 | 19 | 20 | 18 | 22 | 25 |
| | w | 12 | 12 | 13 | 12 | 12 | 12 | 13 | 13 | 12 | 16 | 14 |
| 16 | a | 24 | 24 | 23 | 23 | 23 | 23 | 23 | 24 | 24 | 27 | 26 |
| | w | 13 | 13 | 14 | 15 | 14 | 13 | 15 | 16 | 13 | 14 | 14 |
| 17 | a | 20 | 18 | 22 | seco | 22 | 22 | 21 | 23 | 27 | 23 | 23 |
| | w | 11 | 11 | 11 | | 11 | 12 | 14 | 15 | 14 | 14 | 13 |
| 18 | a | 12 | 12 | 13 | seco | 12 | 13 | 16 | 20 | 21 | 25 | 23 |
| | w | 10 | 10 | 10 | | 9 | 10 | 13 | 13 | 13 | 14 | 13 |
| 19 | a | 12 | 19 | 21 | seco | 21 | 22 | 20 | 23 | 26 | 19 | 19 |
| | w | 11 | 11 | 11 | | 11 | 12 | 13 | 14 | 14 | 12 | 13 |
| 20 | a | 11 | 12 | 14 | seco | 12 | 13 | 13 | 14 | 14 | 16 | 12 |
| | w | 9 | 9 | 9 | | 9 | 9 | 12 | 12 | 12 | 11 | 11 |
| 21 | a | 5 | 9 | 10 | seco | 10 | 11 | 11 | 10 | 11 | 13 | 13 |
| | w | 5 | 5 | 5 | | 6 | 7 | 9 | 8 | 9 | 11 | 12 |
| 22 | a | 7 | 11 | 13 | 11 | 12 | 12 | 14 | 12 | 14 | 11 | 11 |
| | w | 7 | 7 | 7 | 8 | 7 | 8 | 9 | 9 | 10 | 12 | 12 |
| 23 | a | 3 | 6 | 10 | 9 | 11 | 8 | 9 | 6 | 9 | 10 | 10 |
| | w | 4 | 4 | 4 | 6 | 5 | 5 | 8 | 6 | 8 | 8 | 8 |
| 24 | a | 6 | 7 | 10 | 5 | 9 | 11 | 8 | 7 | 10 | 16 | 13 |
| | w | 3 | 3 | 3 | 5 | 4 | 5 | 8 | 6 | 8 | 9 | 8 |

Temperaturas en °C del aire (a) y del agua (w) durante el período de muestreo 1991/92. n.m. (no medido).



14. APÉNDICE II (TABLAS DE CAPTURA)



| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 | 2 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - |
| 12 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 9 | - |
| 13 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 5 | 3 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 4 | 2 |
| 14 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 13 | 2 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 15 | 6 |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 6 | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Número de capturas realizadas de *Isoperla grammatica*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 12 | ♂ | - | - | 2 | - | 2 | 5 | 13 | - | 5 | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 9 | - | 2 | - | - |
| 13 | ♂ | 2 | 1 | 22 | - | 11 | 36 | 1 | - | - | - | - |
| | ♀ | - | 3 | 9 | - | 22 | 19 | 3 | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | 4 | 1 | 16 | 6 | 54 | 29 | 1 | 2 | 9 | - | - |
| | ♀ | - | 4 | 16 | 5 | 41 | 28 | 9 | 3 | 12 | - | - |
| 15 | ♂ | 2 | 1 | 6 | 3 | 33 | 9 | 1 | - | 3 | - | - |
| | ♀ | 1 | - | 10 | 3 | 36 | 16 | 1 | - | 3 | - | - |
| 16 | ♂ | - | 1 | 1 | 3 | 14 | 2 | 5 | - | 7 | - | - |
| | ♀ | - | 1 | 1 | 4 | 18 | 12 | 4 | 2 | 5 | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | 5 | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | 1 | - | 10 | 1 | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | 4 | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 3 | 1 | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | 1 | - | - | - | 1 | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 1 | - | 1 | - | 1 | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 1 | - | - | - | 5 | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Número de capturas realizadas de *Isoperla nevada*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 12 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 13 | ♂ | 1 | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Número de capturas realizadas de *Perla marginata*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 12 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 13 | ♂ | 3 | 37 | 40 | - | 1 | - | 4 | - | - | - | - |
| | ♀ | 1 | 18 | 30 | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | 1 | 7 | 13 | - | 8 | 3 | 20 | 1 | 4 | - | - |
| | ♀ | 1 | 11 | 11 | - | 12 | 1 | 21 | 2 | 8 | - | - |
| 15 | ♂ | - | 6 | 6 | - | 3 | 3 | 1 | 1 | 10 | - | - |
| | ♀ | - | 8 | 14 | - | 4 | 5 | 8 | 4 | 5 | - | - |
| 16 | ♂ | - | 2 | 1 | - | 7 | 6 | 3 | - | 6 | - | - |
| | ♀ | - | 6 | 10 | - | 10 | 11 | 10 | - | 8 | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | 2 | - | 4 | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 3 | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Número de capturas realizadas de *Chloroperla nevada*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | - | - | 6 | 3 | 33 | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 3 | 2 | 15 | - | - |
| 12 | ♂ | - | - | 1 | 1 | 13 | 27 | 15 | 43 | 38 | - | - |
| | ♀ | - | - | 1 | - | 9 | 11 | 23 | 42 | 39 | - | - |
| 13 | ♂ | - | - | 1 | - | 48 | 6 | 4 | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | 1 | - | 35 | 14 | 11 | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | 1 | - | - | - | 2 | 1 | 6 | 2 | 1 | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 10 | 1 | 9 | 10 | 19 | - | - |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | 4 | 1 | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 17 | 4 | - | - | 2 | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 3 | - | - | - | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Número de capturas realizadas de *Amphinemura triangularis*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | 2 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 1 | - | 1 | - | - |
| 12 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | 1 | 1 | - | - | - | - |
| 13 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 3 | - | 1 | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | 3 | - | 2 | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 1 | - | 5 | - | 2 | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | 6 | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 3 | - | 3 | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | 3 | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 2 | - | 1 | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | 1 | 1 | - | 2 | - | - | - | - |

Número de capturas realizadas de *Protonemura alcalzaba*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - | 1 |
| | ♀ | - | - | - | - | 1 | - | - | 1 | 2 | - | 1 |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - |
| 3 | ♂ | 3 | - | - | - | - | 4 | 2 | - | 10 | - | - |
| | ♀ | 2 | 2 | - | - | - | 1 | - | - | - | - | 2 |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 3 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | 1 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| 7 | ♂ | - | 2 | - | - | 2 | 5 | - | - | 4 | - | 3 |
| | ♀ | - | - | - | - | 4 | 4 | 2 | 1 | 2 | - | 4 |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 |
| 9 | ♂ | - | 1 | 7 | - | 9 | 5 | 2 | 2 | 6 | - | - |
| | ♀ | 1 | 1 | 4 | - | 2 | 2 | - | - | 1 | 1 | 1 |
| 10 | ♂ | - | 1 | 1 | - | 5 | 8 | - | 1 | 4 | - | - |
| | ♀ | 2 | 1 | 5 | - | 2 | 6 | 2 | 1 | 3 | - | 1 |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | 3 | 10 | - | 2 | 1 | 4 | 11 |
| | ♀ | - | - | - | - | 1 | 4 | 1 | 1 | - | 2 | 9 |
| 12 | ♂ | - | - | - | - | 3 | 3 | - | 1 | - | 4 | 16 |
| | ♀ | - | - | 1 | - | 3 | 6 | - | - | - | 3 | 4 |
| 13 | ♂ | - | - | - | - | 3 | 1 | - | - | - | 4 | 7 |
| | ♀ | 1 | - | - | - | - | 1 | - | - | - | 6 | 7 |
| 14 | ♂ | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | 2 | 4 |
| | ♀ | - | - | - | - | 1 | 1 | - | - | - | 1 | 2 |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | 1 | 1 | - | - | - | - | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | 3 | 2 | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 3 | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - | 1 | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | 4 | 6 | - | 1 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 1 | 6 | 2 | 1 | 1 |
| 24 | ♂ | 2 | - | - | - | - | - | 9 | 1 | 6 | - | - |
| | ♀ | - | - | - | 1 | 1 | 1 | 15 | 2 | 3 | - | - |

Número de capturas realizadas de *Protonemura meyeri*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 12 | ♂ | - | - | 1 | 1 | 1 | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | 1 | 1 | 1 | - | - | - | - | - | - |
| 13 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Número de capturas realizadas de *Nemoura cinerea*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 12 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 13 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Número de capturas realizadas de *Capnia nigra*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | 2 | - | - | - | - | - | - | 2 | 2 | 8 | 7 |
| | ♀ | - | - | 1 | - | - | - | - | - | 5 | 5 | 6 |
| 2 | ♂ | 4 | 1 | 2 | - | - | 4 | 1 | 1 | 20 | 5 | 12 |
| | ♀ | 1 | 1 | - | - | - | 4 | 2 | 3 | 6 | 5 | 4 |
| 3 | ♂ | 4 | 7 | 2 | 2 | 2 | 11 | 14 | 3 | 22 | 1 | 18 |
| | ♀ | 2 | 7 | 6 | 7 | 2 | 8 | 6 | 2 | 14 | - | 15 |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 9 | 30 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 7 | 18 |
| 5 | ♂ | 3 | - | - | - | - | - | 17 | - | - | 6 | 36 |
| | ♀ | 4 | - | - | - | - | - | 7 | - | - | 3 | 35 |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 | 17 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 10 | 15 |
| 7 | ♂ | - | 6 | 2 | 16 | 9 | 11 | 14 | 14 | 16 | 5 | 1 |
| | ♀ | 3 | 8 | 4 | 10 | 6 | 8 | 10 | 14 | 8 | 2 | 3 |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 2 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 3 |
| 9 | ♂ | - | 1 | 3 | 20 | 2 | 2 | 11 | 12 | 4 | - | 1 |
| | ♀ | 1 | 2 | 2 | 20 | 5 | 1 | 10 | 12 | 10 | 4 | 2 |
| 10 | ♂ | - | - | - | 27 | 7 | - | 6 | 5 | 1 | 1 | - |
| | ♀ | - | 1 | 1 | 17 | 4 | 2 | 12 | 2 | 2 | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | 16 | 2 | - | - | 3 | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | 25 | 1 | - | - | 10 | - | - | - |
| 12 | ♂ | - | - | - | 6 | 1 | - | - | 1 | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | 13 | 1 | - | - | - | - | - | - |
| 13 | ♂ | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - |
| 23 | ♂ | - | - | 1 | - | 4 | 6 | 1 | - | 4 | 1 | 4 |
| | ♀ | - | - | - | - | 4 | 1 | - | - | 2 | 1 | 2 |
| 24 | ♂ | 1 | - | - | - | 12 | 9 | 2 | - | 16 | 3 | 1 |
| | ♀ | - | - | - | - | 10 | 5 | 2 | - | 2 | 1 | 3 |

Número de capturas realizadas de *Capnioneura mitis*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 2 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 4 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 7 | 4 |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 3 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | 1 | - | - | - | - | - | 9 | - | 3 | 1 | 1 |
| | ♀ | - | 1 | - | - | - | - | 2 | - | 1 | - | 2 |
| 10 | ♂ | 2 | 4 | - | - | 2 | - | 4 | 4 | 2 | - | - |
| | ♀ | 3 | - | 1 | - | 1 | - | 8 | 1 | 6 | 1 | 1 |
| 11 | ♂ | 3 | - | - | - | 8 | 1 | 3 | 13 | - | - | - |
| | ♀ | 3 | - | - | - | 14 | 2 | 10 | 7 | 4 | - | 1 |
| 12 | ♂ | 2 | - | 11 | 1 | 19 | 4 | 1 | 12 | - | - | - |
| | ♀ | 3 | - | 5 | 1 | 11 | 6 | 4 | 11 | - | - | - |
| 13 | ♂ | 1 | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | 1 | - | 4 | - | 3 | 2 | - | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | - | - | - | - | 3 | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | 1 | 1 | - | 4 | - | 1 | 1 | - | - | - |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | 1 | 8 | - | - | - | - | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Número de capturas realizadas de *Leuctra andalusiaca*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 12 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 13 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Número de capturas realizadas de *Leuctra franzi paenibetica*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | 6 | - | 10 | - | 5 | 1 | 2 | - | - |
| | ♀ | 4 | 1 | 7 | 1 | 9 | - | 11 | - | - | - | - |
| 2 | ♂ | 1 | 1 | 4 | 2 | - | 1 | 5 | 6 | 5 | - | - |
| | ♀ | 2 | - | 12 | 2 | - | 4 | 21 | 10 | 6 | 17 | - |
| 3 | ♂ | 1 | - | - | - | 3 | 1 | 6 | - | - | - | - |
| | ♀ | 1 | 1 | 12 | - | 5 | - | 4 | 1 | - | - | - |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 5 | ♂ | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - | - | - |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | 1 | - |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 12 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 13 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | 7 | 4 | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | 2 | 1 | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | 1 | - | 25 | 6 | 30 | - | 4 | - | - |
| | ♀ | - | - | 4 | - | 24 | 3 | 17 | - | 4 | - | - |
| 21 | ♂ | 3 | 1 | 34 | - | 123 | 54 | 80 | 37 | 83 | 3 | 2 |
| | ♀ | 4 | - | 25 | - | 90 | 30 | 56 | 13 | 41 | 4 | - |
| 22 | ♂ | 14 | 3 | 40 | - | 126 | 39 | 28 | 19 | 23 | 7 | - |
| | ♀ | 6 | 3 | 23 | 5 | 103 | 38 | 41 | 7 | 46 | 3 | - |
| 23 | ♂ | 16 | 13 | 25 | 1 | 56 | 16 | 30 | 21 | 36 | 6 | - |
| | ♀ | 15 | 9 | 40 | 4 | 72 | 14 | 63 | 15 | 38 | 10 | - |
| 24 | ♂ | 26 | 4 | 44 | 3 | 57 | 28 | 82 | 21 | 60 | 1 | - |
| | ♀ | 40 | 13 | 49 | 11 | 61 | 39 | 71 | 26 | 40 | 7 | - |

Número de capturas realizadas de *Leuctra fusca*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 4 | 19 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 7 | 12 |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 6 | 17 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 | 11 |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 19 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 6 |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 | 9 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 8 |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 9 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 4 |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 12 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 13 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 9 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 9 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 |

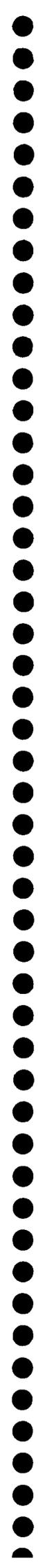
Número de capturas realizadas de *Leuctra iliberis*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 7 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | 2 | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 2 | - | - | - | - | - | - |
| 12 | ♂ | - | 1 | 1 | 1 | 111 | 84 | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | 2 | - | - | 45 | 29 | - | - | - | - | - |
| 13 | ♂ | - | - | - | - | 18 | 10 | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 18 | 10 | - | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 2 | - | - | - | - | - | - |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Número de capturas realizadas de *Leuctra inermis*.

| | | E-1 | E-2 | E-3 | E-4 | E-5 | E-6 | E-7 | E-8 | E-9 | E-10 | E-11 |
|----|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 1 | ♂ | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 7 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 |
| 2 | ♂ | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | 1 | - |
| | ♀ | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | - | 11 | - |
| 3 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 4 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 |
| 4 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 5 | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 13 | 2 |
| 5 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 27 | 3 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 21 | 1 |
| 6 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 13 | 2 |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 7 | 1 |
| 7 | ♂ | 1 | - | 1 | - | - | 3 | - | - | - | 31 | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | 11 | - |
| 8 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 6 | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 6 | - |
| 9 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 5 | 1 |
| | ♀ | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | 6 | - |
| 10 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 4 | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - |
| 11 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 12 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 13 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 14 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 15 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 16 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 17 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 18 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 19 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 20 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 21 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 22 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | ♀ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | ♂ | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - |
| | ♀ | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |

Número de capturas realizadas de *Leuctra maroccana*.





Biblioteca Universitaria de Granada



01053006