

Fenología de los plecópteros (*Insecta, Plecoptera*) de Sierra Nevada (Granada, España)

Phenology of stoneflies (*Insecta, Plecoptera*) from Sierra Nevada (Granada, Spain)

J. M. TIERNO DE FIGUEROA, J. M. LUZÓN-ORTEGA y A. SÁNCHEZ-ORTEGA

Departamento de Biología Animal y Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. 18071 Granada. España.

Recibido el 15 de diciembre de 2000. Aceptado el 27 de febrero de 2001.

ISSN: 1130-4251 (2001), vol. 12, 49-70.

Palabras clave: Plecoptera, Sierra Nevada, fenología, período de vuelo, temperatura, fotoperíodo, sucesión temporal y espacial.

Key words: Plecoptera, Sierra Nevada, phenology, flight period, temperature, photoperiod, temporal and spatial succession

RESUMEN

Se estudian diversos aspectos de la fenología de 16 especies de plecópteros de Sierra Nevada, que han sido agrupadas según sus períodos de vuelo en siete categorías: otoñal (*L. franzi paenibetica* y *L. fusca*), otoñal-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 categorías de períodos de vuelo para cada especie se mantienen, a grandes rasgos, entre las distintas estaciones de muestreo, si bien presentan variaciones locales en función de características concretas (altitud, temperatura, etc.). Para algunas especies de plecópteros el fotoperíodo parece ser el factor más importante en el desencadenamiento de la emergencia, con cierta independencia de la temperatura del agua (*C. nevada*, *L. inermis* y *L. maroccana*), mientras que en otras las diferencias en temperatura provocan períodos de vuelo desplazados dentro de una misma especie entre estaciones diferentes (*L. andalusiaca*). El efecto de las temperaturas más bajas generalmente provoca un retraso en la emergencia, aunque existen excepciones (*L. fusca*) en las que produce un cierto adelanto en su período de vuelo. Existe una segregación espacial y/o temporal entre los períodos de vuelo, o al menos entre los máximos, de las especies del género *Leuctra* e *Isoperla* que, probablemente, tiende a disminuir la competen-

cia interespecífica durante el estado de ninfa y puede actuar como barrera que evita apareamientos erróneos entre especies muy próximas. En el caso del género *Protonemura*, no se observa segregación entre las dos especies presentes.

SUMMARY

We have studied various aspects of the phenology of 16 stonefly species from Sierra Nevada and have grouped them into seven categories according to their flight periods: autumn (*L. franzi paenibetica* and *L. fusca*), autumn-winter (*L. iliberis*), winter (*L. maroccana*), winter-spring (*C. nigra* and *L. andalusiaca*), spring (*N. cinerea* and *L. inermis*), spring-summer (*I. grammatica*, *I. nevada*, *P. marginata*, *C. nevada* and *A. triangularis*) and extended (*P. alcazaba*, *P. meyeri* and *C. mitis*). On the whole the flight-period categories for species were maintained among different sampling stations, although there are local variations in relation to certain specific characteristics (altitude, temperature, etc.). For some stonefly species the photoperiod appears to be the most important factor in triggering their emergence, with a certain independence of water temperature (*C. nevada*, *L. inermis* and *L. maroccana*), whilst in other species differences in temperature between sampling stations provoke displacements in the flight period (*L. andalusiaca*). The effect of lower temperatures causes a general delay in emergence, but exceptions occur (*L. fusca*) in which the flight period is advanced. There is spatial and/or temporal segregation in the flight period, at least at maximum emergence, among species of the genera *Leuctra* and *Isoperla*, which probably tends to diminish interspecific competition during the nymph stage and may act to prevent mistaken mating between close species. In the genus *Protonemura* there is no segregation between the two species present.

INTRODUCCIÓN

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 artículo 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 *et al.*, 1979; Sweeney, 1984), que actuarían como estímulo desencadenando la respuesta fisiológica 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; Sætten y Brittain, 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 distintas 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) 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). Es por ello, que 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 la Península Ibérica son escasos los trabajos sobre este orden de insectos que abordan el tema (Aubert, 1963; Berthélemy, 1966; Membiela, 1987, 1990a; Sánchez-Ortega y Alba-Tercedor, 1989; Ropero *et al.*, 1995; Tierno *et al.*, 1996; Luzón-Ortega *et al.*, 1998a, 1998b). 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 el presente estudio se analizan diversos aspectos de los períodos de vuelo de los plecópteros de Sierra Nevada. 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 a sus máximos de captura, y se discuten las diferencias encontradas en las distintas estaciones de muestreo

del sistema montañoso. La sucesión entre especies congénéricas y la abundancia relativa, son también discutidas.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se efectuó en el macizo de Sierra Nevada (Sistema Penibético), situado al sureste de la Península Ibérica. Se eligieron once estaciones de muestreo, comprendidas entre los 1050 y 1900 m de altitud, seis de ellas en la vertiente norte (E1 a E6), tres en la vertiente sur (E7 a E9) y dos en el lado occidental (E10 y E11), todas ellas localizadas en la provincia de Granada.

- Estación 1 (E1), Arroyo Alhorí, 1510 m, Jeres del Marquesado, U.T.M. 30SVG824117.
- Estación 2 (E2), Arroyo del Pueblo, 1530 m, Lanteira, U.T.M. 30SVG861023.
- Estación 3 (E3), Arroyo del Barrio, 1600 m, Lanteira, U.T.M. 30SVG880926.
- Estación 4 (E4), Barranco del Gallego, 1680 m, Aldeire, U.T.M. 30SVG900966.
- Estación 5 (E5), Barranco de los Tejos o de los Recodos, 1660 m, Aldeire, U.T.M. 30SVG920871.
- Estación 6 (E6), Barranco de los Pasillos, 1680 m, Aldeire, U.T.M. 30SVG940719.
- Estación 7 (E7), Río Laroles, 1820 m, Nechite, U.T.M. 30SVG960024.
- Estación 8 (E8), Río Nechite, 1900 m, Válor, U.T.M. 30SVF920031.
- Estación 9 (E9), Río Válor, 1820 m, Válor, U.T.M. 30SVF911009.
- Estación 10 (E10), Río Aguas Blancas (I), 1140 m, Quéntar, U.T.M. 30SVG649206.
- Estación 11 (E11), Río Aguas Blancas (II), 1060 m, Quéntar, U.T.M. 30SVG6219.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los ejemplares fueron capturados durante una campaña de muestreo que se realizó desde diciembre de 1991 hasta noviembre de 1992. En ella se visitaron con una periodicidad quincenal (M1 a M24) las once estaciones (E1 a 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.

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 microhábitat 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 se realizaba una medición de la temperatura del aire y del agua de cada estación con un termómetro. 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, se identificaba la especie y el sexo.

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 *et al.*, 1994). Las preparaciones microscópicas de dichas estructuras se realizaron en líquido de Hoyer.

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 abundancia relativa se calculó tomando el total de ejemplares colec-

tados de una especie sobre el total de plec6pteros capturados (considerado sobre el 100%).

RESULTADOS Y DISCUSI3N

Se capturaron 6969 ejemplares de plec6pteros pertenecientes a 16 especies distintas: *Isoperla grammatica* (Poda, 1761), *Isoperla nevada* Aubert, 1952, *Perla marginata* (Panzer, 1799), *Chloroperla nevada* Zwick, 1967, *Amphinemura triangularis* Ris, 1902, *Protonemura alcazaba* Aubert, 1954, *Protonemura meyeri* (Pictet, 1841), *Nemoura cinerea* (Retzius, 1783), *Capnia nigra* (Pictet, 1842), *Capnioneura mitis* Despax, 1932, *Leuctra andalusiaca* Aubert, 1962, *Leuctra franzi paenibetica* S3nchez-Ortega y Ropero-Montero, 1993, *Leuctra fusca* (Linneo, 1758), *Leuctra iliberis* S3nchez-Ortega y Alba-Tercedor, 1988, *Leuctra inermis* Kempny, 1899 y *Leuctra maroccana* Aubert,

Tabla 1.—Rangos de temperaturas del agua en los que se producen los per6odos de vuelo de los Plec6pteros de Sierra Nevada y rango de temperaturas del agua en los que se concentran los m3ximos de capturas (m3s del 50% de las capturas). N= n6mero de ejemplares capturados; %= porcentaje que suponen del total.

Table 1.—Range of water temperatures during the flight period of stoneflies in Sierra Nevada and range of water temperatures during the periods of maximum captures (more than 50% of captures) N= number of samples collected; %= percentage of total.

<i>Especie</i>	<i>N</i>	<i>%</i>	<i>Temperatura</i>	<i>Temp. Max.</i>
<i>I. grammatica</i>	90	1,29	11-16	11-13
<i>I. nevada</i>	653	9,70	6-16	8-15
<i>P. marginata</i>	7	0,10	8-16	—
<i>C. nevada</i>	427	6,13	8-15	8 (E2 y E3) 12-15 (E5 a E9)
<i>A. triangularis</i>	539	7,73	8-14	8-13
<i>P. alcazaba</i>	54	0,77	4-15	8-10
<i>P. meyeri</i>	385	5,52	1-14	6-12 (muy variable)
<i>N. cinerea</i>	6	0,09	9-13	—
<i>C. nigra</i>	2	0,03	6-7	—
<i>C. mitis</i>	1058	15,18	1-13	4-9
<i>L. andalusiaca</i>	277	3,97	3-15	9-13
<i>L. f. paenibetica</i>	2	0,03	2-3	—
<i>L. fusca</i>	2768	39,71	1-14	3-8 (E1 a E6) 6-10 (E7 a E9) 8-12 (E10 y E11)
<i>L. iliberis</i>	159	2,28	6-9	7-9
<i>L. inermis</i>	335	4,81	8-13	11-13
<i>L. maroccana</i>	207	2,97	2-10	6-9

1956. De ellas, *P. alcazaba*, *N. cinerea*, *C. nigra* y *L. franzi paenibetica*, se capturaron en tan bajo número que resulta difícil sacar conclusiones sobre los períodos de vuelo y sus máximos, pues la duración total del período 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 abundantes de lo que se ha detectado y los períodos de vuelo observados pueden verse algo afectados por la falta de datos. Además, el hecho de que las estaciones de muestreo consideradas representan un margen altitudinal limitado dentro de Sierra Nevada, provoca que los datos de abundancia obtenidos no sean extrapolables a todo el sistema montañoso.

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. Esta ausencia se podría explicar por la distribución altitudinal que presentan algunas de ellas y por la presencia relíctica y puntual de las dos primeras en el sur de la Península Ibérica.

En la tabla I se presentan algunos de los resultados obtenidos tanto de márgenes de temperaturas del agua entre los que se producen las capturas de las distintas especies, como los márgenes entre los que se producen más de la mitad de las colectas (variables en algunas ocasiones entre estaciones), como número de individuos colectados de cada especie.

No se observó la existencia de una segunda generación en febrero, como señalaron Sánchez-Ortega y Alba-Tercedor (1990a), que podía ocurrir en *Isoperla grammatica*. En el sur de Cádiz, el período de vuelo señalado para esta especie es algo anterior, abril-mayo, (Roper et al., 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 descende la temperatura del agua (Gledhill, 1960; Sweeney, 1984).

Lo más destacado del período de vuelo de *C. nevada* (Fig. 1) 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) (Tabla I). 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

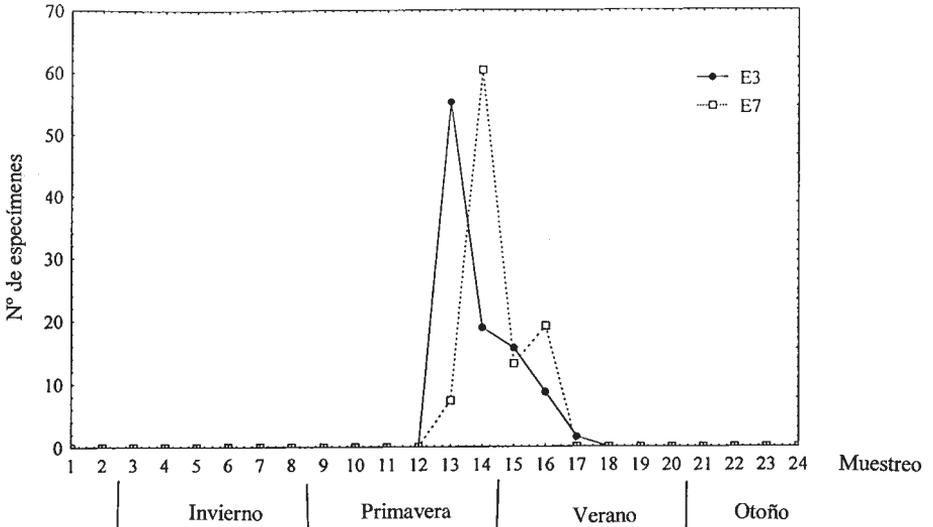


Fig. 1.—Período de vuelo de *C. nevada* en las estaciones E3 y E7.

Fig. 1.—*C. nevada* flight period in the E3 and E7 stations.

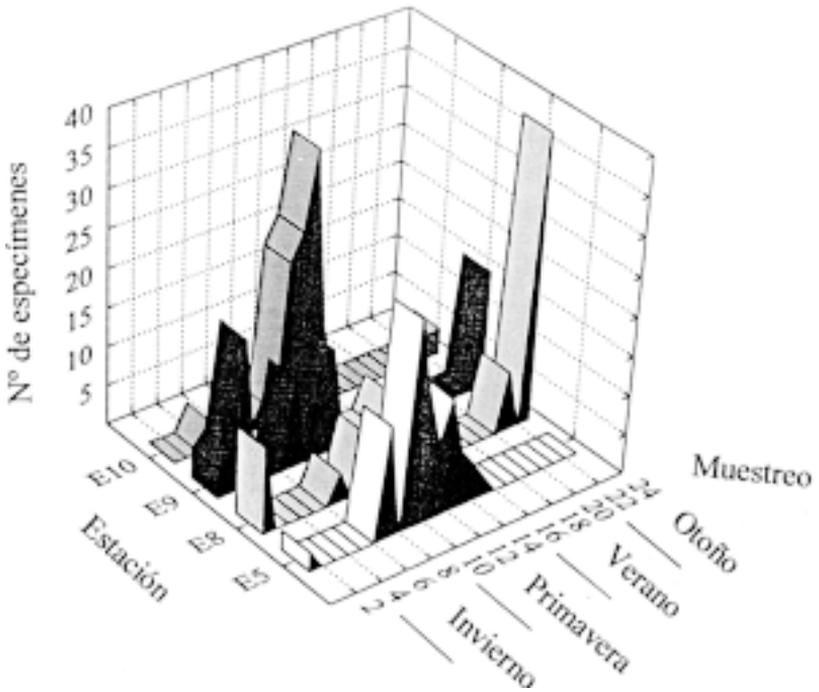


Fig. 2.—Período de vuelo de *P. meyeri* en las estaciones E5 , E8, E9 y E10.

Fig. 2.—*P. meyeri* flight period at the E5 , E8, E9 and E10 stations.

produce no tuviera un papel tan importante, lo cual explicaría las diferencias entre estaciones.

Protonemura meyeri presentó máximos variables según las estaciones (Fig. 2). Esta especie 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). La posible causa de esta disparidad entre estaciones puede ser el hecho de que el período de vuelo de esta especie varía notablemente con las condiciones ambientales de los cursos de agua en los que habitan, como previamente señalaron Sánchez-Ortega y Alba-Tercedor (1989, 1990a). A pesar de ello, no hemos encontrado una relación clara con la temperatura del agua.

El período de vuelo de *C. mitis* presentó picos de captura variables según las estaciones de muestreo (Fig. 3): en invierno (E10), en primavera (E4) o

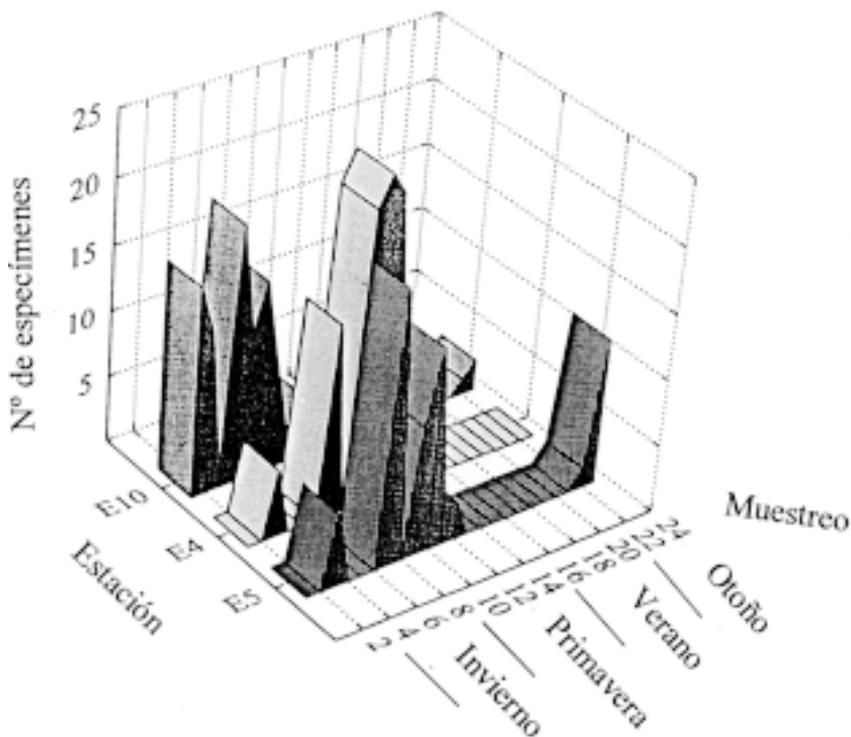


Fig. 3.—Período de vuelo de *C. mitis* en las estaciones E5, E4 y E10.

Fig. 3.—*C. mitis* flight period at the E5, E4 and E10 stations.

con dos máximos en primavera y otoño (E5). Los primeros ejemplares se recolectaron en octubre y noviembre, excepto en la estación E8, 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. 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).

A diferencia de lo observado en otras especies de Sierra Nevada, parece ser que en *L. andalusiaca* (Fig. 4) la temperatura del agua pudiera ser

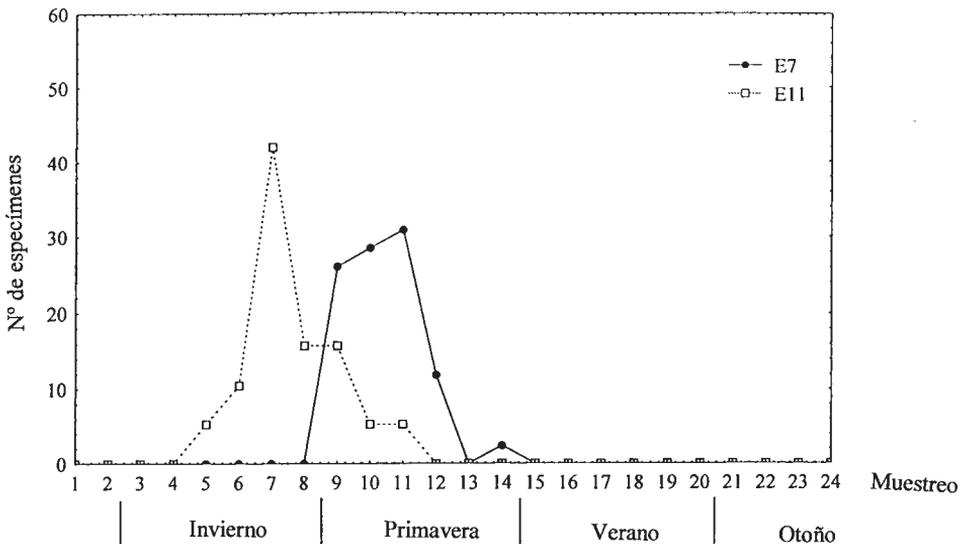


Fig. 4.—Período de vuelo de *L. andalusiaca* en las estaciones E7 y E11.

Fig. 4.—*L. andalusiaca* flight period at the E7 and E11 stations.

parcialmente responsable de diferencias temporales en la emergencia de imagos en las distintas estaciones de muestreo (Tabla I). 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, un 61,3% del total de capturas, 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).

Si bien *L. fusca* (Fig. 5), presentó sus máximos de captura en los meses de octubre y noviembre en todas las estaciones visitadas, hubo diferencias en las temperaturas medidas del agua en estos períodos (Tabla 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

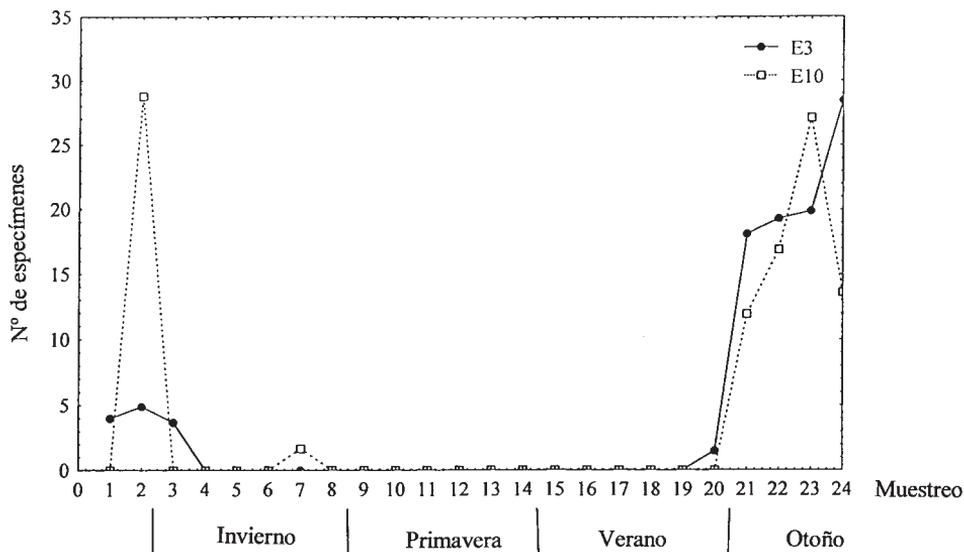


Fig. 5.—Período de vuelo de *L. fusca* en las estaciones E3 y E10.

Fig. 5.—*L. fusca* flight period at the E3 and E10 stations.

más del 90% de los imagos y a partir de diciembre aún se siguieron capturando machos, aunque en menor número que hembras. 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, 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 anteriormente a 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 *et al.*, 1998a).

Para la especie *Leuctra iliberis* (Fig. 6), 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,

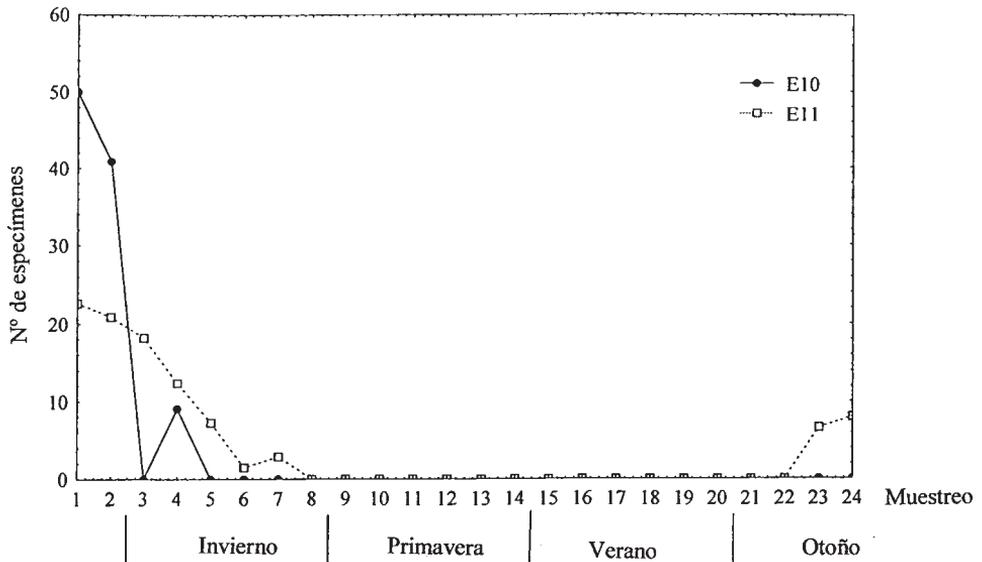


Fig. 6.—Período de vuelo de *L. iliberis* en las estaciones E10 y E11.

Fig. 6.—*L. iliberis* flight period at the E10 and E11 stations.

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.

En el caso de *L. inermis* (Fig. 7), 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 de capturas en un muestreo anterior respecto a las restantes estaciones. 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).

A *L. maroccana* (Fig. 8) 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,

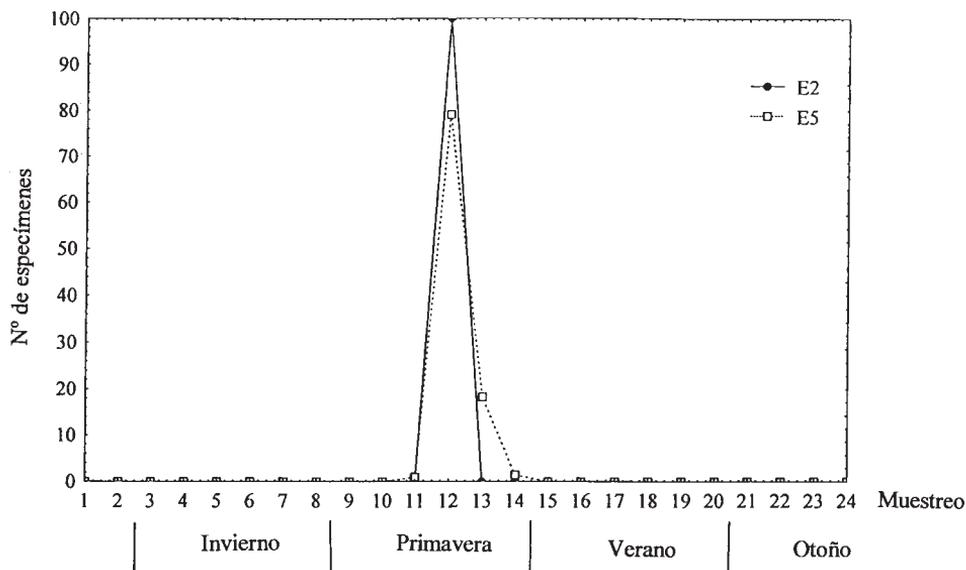


Fig. 7.—Período de vuelo de *L. inermis* en las estaciones E2 y E5.

Fig. 7.—*L. inermis* flight period at the E2 and E5 stations.

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.

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* (Fig. 5), esta última con claros máximos otoñales (octubre y noviembre) aunque su período de vuelo se pueda prolongar desde final de verano hasta el invierno, pero esto no ocurre en todas las estaciones y, en todo caso, son capturas puntuales.

2. Especies otoñales-invernales: *Leuctra iliberis*, con máximos en diciembre y enero (>85%) (Fig. 6).

3. Especies invernales: *Leuctra maroccana*, que 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 (Fig. 8).

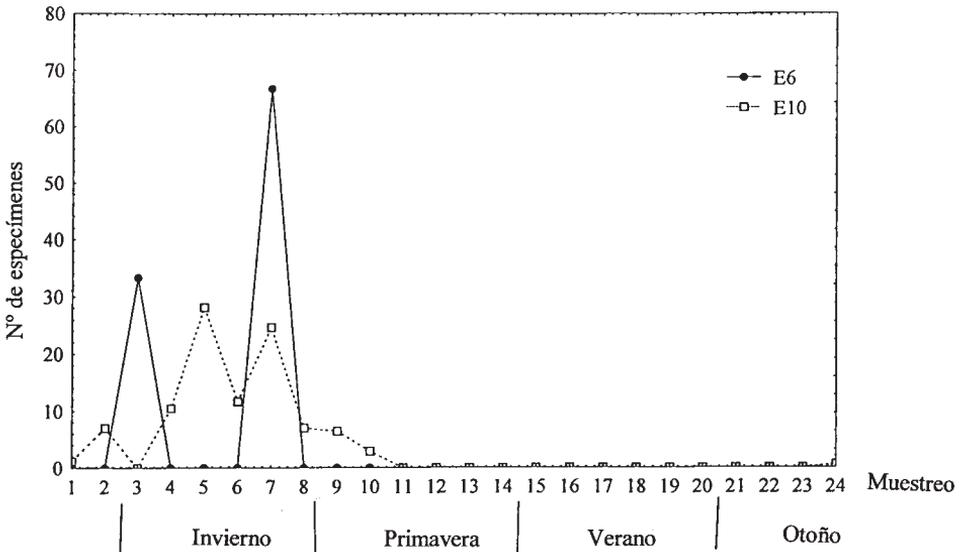


Fig. 8.—Período de vuelo de *L. maroccana* en las estaciones E6 y E10.

Fig. 8.—*L. maroccana* flight period at the E6 and E10 stations.

4. Especies invernales-primaverales: *Capnia nigra* y *Leuctra andalusiaca*, esta última con máximos variables según la estación de captura (Fig. 4).

5. Especies primaverales: *Nemoura cinerea* y *Leuctra inermis* (Fig. 7).

6. Especies primaverales-estivales: *Isoperla grammatica*, *Isoperla nevada*, *Perla marginata*, *Chloroperla nevada* (Fig. 1) 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: *Protonemura alcazaba*, que no tiene máximos aparentes, aunque el mes de octubre fue en el que se recolectaron más individuos; *Protonemura meyeri* (Fig. 2) y *Capnioneura mitis* (Fig. 3), 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

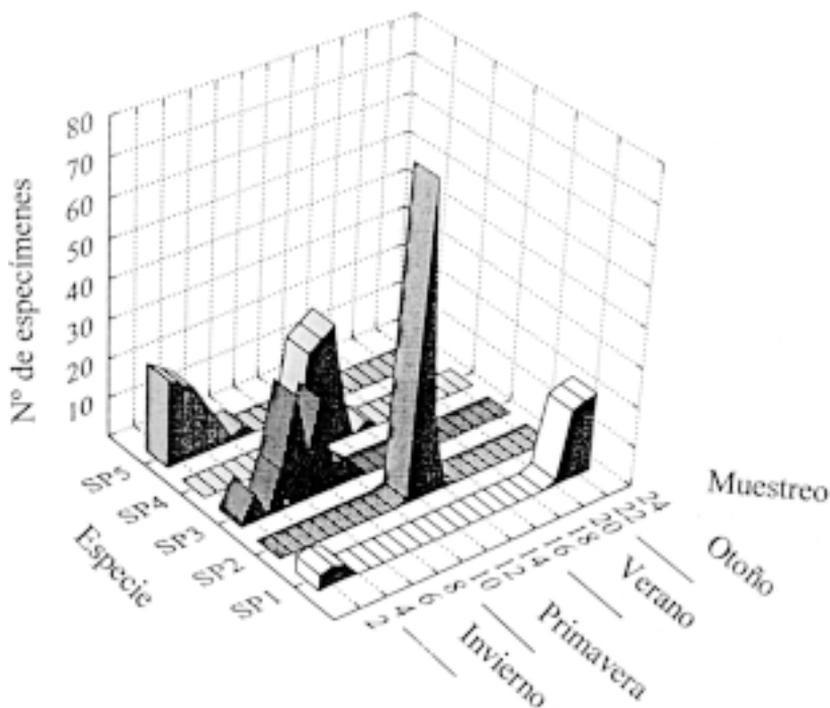


Fig. 9.—Sucesión de especies en el periodo de vuelo de las especies del género *Leuctra*. SP1.- *L. fusca*; SP2.- *L. inermis*; SP3.- *L. maroccana*; SP4.- *L. andalusiaca*; SP5.- *L. iliberis*.

Fig. 9.—Seasonal succession in the flight period of the species of the genus *Leuctra*. SP1.- *L. fusca*; SP2.- *L. inermis*; SP3.- *L. maroccana*; SP4.- *L. andalusiaca*; SP5.- *L. iliberis*.

común es que se produzca la emergencia en el período de primavera-verano. En nuestro estudio en la 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: 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 *et al.*, 1995; Tierno *et al.*, 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; Ropero *et al.*, 1995; Tierno *et al.*, 1996; Luzón-Ortega *et al.*, 1998a, 1998b), 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 o bien son el resultado de establecer el período de vuelo global de una especie sin tener en cuenta los máximos de captura (en nuestro estudio, 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, condicionadas por diferencias ambientales.

Únicamente cabe destacar el caso de *I. grammatica*, cuyo período de vuelo observado comenzó algo antes que el señalado para esta especie previamente en Sierra Nevada (Sánchez-Ortega y Alba-Tercedor, 1989), que abarcaba de junio hasta agosto, lo que puede ser debido 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 *et al.*, 1994).

Por otra parte, 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 períodos de vuelo de algunas especies conforme aumenta la altitud y, en relación con ello, la temperatura del agua es más baja (por ejemplo en las especies *C. nevada*, *C. mitis* o *L. andalusiaca*), 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 período 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 (Brittain, 1977; Elliott, 1987, 1988, 1989, 1991a, 1991b, 1992). No obstante, estas variaciones no suelen afectar mucho al período 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 períodos de vuelo (Sánchez-Ortega y Alba-Tercedor, 1989), que podría ser explicado porque esta especie necesita que aún haya una temperatura alta en el agua para emerger (Brinck, 1949), y en el caso de algunas especies de plecópteros se ha encontrado una cierta independencia de la temperatura en el crecimiento (Brittain, 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 período 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 períodos 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). 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 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*.

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, 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.

Sucesión de especies afines

Se ha 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. 9). 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). Este hecho ha sido citado también en otros grupos de insectos acuáticos como los tricópteros (Svensson, 1972).

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 en el caso de que las diferencias temporales se mantuvieran a lo largo de todo el ciclo de vida. Aunque la existencia en algunas ocasiones de mecanismos de aislamiento reproductivo, como genitales diferentes o empleo de llamadas de reconocimiento (drumming) específicas de especies, y de

eclosiones muy distanciadas en el tiempo de los huevos de una misma especie, lo que favorece la existencia de ninfas de muy diverso tamaño en una misma población, parecían contradecir dicha explicación. En relación con ello, Elliott (1988) comprobó la existencia de diferencias interespecíficas en el desarrollo de los huevos 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.

Se observa también entre algunas especies del género una separación espacial. Por ejemplo *L. fusca* y *L. iliberis*, cuyos períodos 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 esas dos estaciones del Río Aguas Blancas (E10 y E11).

En las especies capturadas del género *Isoperla* se observa una exclusión espacial en cuanto a las localidades ocupadas (Tierno *et al.*, 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*. DeWalt y Stewart (1995) señalaban 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 numerosas excepciones 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 intersexuales) actúan como mecanismos de aislamiento reproductivo (Neves, 1978) o, más correctamente, barreras que evitan la realización de apareamientos erróneos.

BIBLIOGRAFÍA

- AUBERT, J., 1952. Plécoptères récoltés par Mr. F. Schmid en Espagne. *Eos*, 28: 249-270.
- 1956. Contribution à l'étude des Plécoptères d'Espagne. *Mem. Soc. vaudoise Sc. nat.*, 11(5): 209-276.
- 1963. Les Plécoptères de la Péninsule Ibérique. *Eos*, 39: 23-107
- BERTHÉLEMY, C., 1964. Intérêt taxonomique des oeufs chez les Perlodes européens (Plécoptères). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 99(3-4): 529-537.
- 1966. Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (Hydraena et Elmnhidae) des Pyrénées. *Annls. Limnol.*, 2: 227-458.
- BRINCK, P., 1949. Studies os Swedish Stoneflies (Plecoptera). *Opusc. ent.*, suppl. 11: 1-250.
- BRITAIN, J. E., 1977. The effect of temperature on the egg incubation period of *Taeniopteryx nebulosa* (Plecoptera). *Oikos*, 29: 302-305.
- 1986. Intraspecific variation in the nymphal growth rate of the stonefly, *Capnia atra* (Plecoptera). *J. Anim. Ecol.*, 55: 1001-1006.
- 1990. Life history strategies in Ephemeroptera and Plecoptera. En: CAMPBELL (Ed.), *Mayflies and Stoneflies*. 1-12. Kluwer Academic Publishers.
- BUTLER, M. G., 1984. Life Histories of Aquatic Insects. 24-55. En: RESH y ROSENBERG (ed.), *The Ecology of Aquatic Insects*. Praeger, N.Y.
- CORBET, P. S., 1964. Temporal patterns of emergence in aquatic insects. *Can. Entomol.*, 96: 264-279.
- DANKS, H. V., 1979. Characteristic modes of adaptation in the Canadian insect fauna. 548-566. En: H. V. DANKS (ed.), *Canada and its insects fauna*. Memoirs of the Entomological Society of Canada, 108: 1-573.
- DESPAX, R., 1945. Une forme brachyptère du genre *Leuctra* Stephens: *Leuctra carpentieri* n. sp. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*. 80: 231-234.
- 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.
- ELLIOTT, 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.
- 1988. Egg hatching and resource partitioning in stoneflies (Plecoptera): ten British species in the family Nemouridae. *J. Anim. Ecol.*, 57: 201-216.
- 1989. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Dinocras cephalotes* (Plecoptera: Perlidae). *Entomol. Gaz.*, 40: 153-160.
- 1991a. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Isoperla grammatica* and one population of *Isogenus nubecula* (Plecoptera: Perlodidae). *Entomol. Gaz.*, 42: 61-65.
- 1991b. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Perla bipunctata* (Plecoptera: Perlidae). *Entomol. Gaz.*, 42: 99-103.
- 1992. The effect of temperature on egg hatching for three populations of *Perlodes microcephala* (Pictet) and three populations of *Diura bicaudata* (Linnaeus) (Plecoptera: Perlodidae). *Entomol. Gaz.*, 43: 115-123.
- FOCHETTI, R. y NICOLAI, P., 1996. Emergence patterns of Plecoptera in an Apenninic stream (Central Italy). *Boll. Soc. ent. ital.*, Genova, 128(2): 111-124.
- FRISON, T. H., 1935. The stoneflies or plecoptera of Illinois. *Nat. Hist. Surv. Bull.*, 20: 277-471.
- GLEDHILL, T., 1960. The Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera caught by emergence traps in two streams during 1958. *Hydrobiologia*, 15:179-188.

- HARPER, P. y PILON, J. G., 1970. Annual patterns of emergence of some Quebec stoneflies (Insecta: Plecoptera). *Can. J. Zool.*, 48: 681-694.
- HUTCHINSON, G. E., 1981. Thoughts on aquatic Insects. *BioScience*, 31(7): 495-500.
- HYNES, H. B. N., 1961. The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. *Arch. Hydrobiol.*, 57(3): 344-388.
- 1976. Biology of Plecoptera. *Ann. Rev. Ent.*, 21: 135-153.
- ILLIES, J., 1952. Zwei neue arten der Plecopterengattung *Isoperla* aus dem deutschem Mittelgebirge. *Zool. Anz.*, 149: 42-48.
- KERST, C. y ANDERSON, N. H., 1974. Emergence patterns of Plecoptera in a stream in Oregon, USA. *Freshwat. Biol.*, 4: 205-212.
- KUUSELA, K., 1976. On the emergence biology of *Taeniopteryx nebulosa* (L.) (Plecoptera). *Ann. Entomol. Fenn.*, 42: 121-132.
- LUZÓN-ORTEGA, J. M.; TIERNO DE FIGUEROA, J. M. y SÁNCHEZ-ORTEGA, A., 1998a. Composición faunística y fenológica de los Plecópteros (Insecta: Plecoptera) de la Sierra de Baza (Granada, España). *Bol. Asoc. esp. Ent.*, 22(3-4): 125-138.
- 1998b. 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*, 9: 91-106.
- MASTELLER, E. C., 1983. Emergence phenology of Plecoptera from Sixmile Creeck, Erie County, Pensylvania, 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.
- 1990a. Los Plecópteros de Galicia (España): Distribución altitudinal y períodos de vuelo. *Limnetica*, 6: 131-136.
- 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.
- NEVES, R. J., 1978. Seasonal succession and diversity of stoneflies (Plecoptera) in Factory Brook, Massachusetts. *New York Entomological Society*, 86(3): 144-152.
- PECKARSKY, B. L y COWAN, C. A., 1991. Consequences of larval intraspecific competition to stonefly growth and fecundity. *Oecologia*, 88: 277-288.
- 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). *Bol. Asoc. esp. Ent.*, 19(3-4): 149-162.
- SÆTTEN, 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. 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.
- 1988a. Description and life cycle of *Leuctra iliberis* sp.n. from Southern Spain (Plecoptera: Leuctridae). *Aquatic Insects*, 10(2): 117-123.
- 1989. Características de fenología y distribución de las especies de Plecópteros de Sierra Nevada (Insecta: Plecoptera). *Bol. Asoc. esp. Ent.*, 13: 213-230.
- 1990a. Life cycles of some species of Plecoptera in Sierra Nevada (South of Spain). En: CAMPBELL (ed.), *Mayflies and Stoneflies: Life histories and Biology*, 43-52. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

- 1990b. Los Plecópteros de Sierra Nevada (Granada, España). *Zool. baetica*, 1: 77-146.
- SHELDON, A. L. y JEWETT, S. T. Jr., 1967. Stonefly emergence in a Sierra Nevada Stream. *The Pan Pacific Entomologist*, 43 (1): 1-8.
- STEWART, K.W., 1994. Theoretical considerations of mate finding and others adult behaviors of Plecoptera. *Aquatic Insects*, 16(2): 95-104.
- SVENSSON, B. W., 1972. Flight periods, ovarian maturation, and mating in Trichoptera at a South Swedish stream. *Oikos*, 23: 370-383.
- SWEENEY, B. W., 1984. Factor influencing life-history patterns of aquatic insects. 56-100. En: RESH y ROSENBERG (eds.), *The Ecology of Aquatic Insects*. Praeger Publishers. 625 pp.
- TIERNO, J. M., PÉREZ, T. y Sánchez-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., 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.
- 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.