

BOYERIA IRENE (FONSCOLOMBE, 1838) Y CORDULEGASTER BOLTONII (DONOVAN, 1807) (ODONATA): DOS ESTRATEGIAS EN CUANTO A SUSTRATOS DE EMERGENCIA DE LARVAS EN UN MISMO HÁBITAT

Patricia Casanueva^{1,*}, M^a Ángeles Hernández², Francisco Campos¹ & Tomás Santamaría³

¹Departamento de Ciencias Experimentales, Universidad Europea Miguel de Cervantes, Calle Padre Julio Chevalier 2, E-47012 Valladolid, España. ORCID iD (PC): <http://orcid.org/0000-0002-1589-9050> – ORCID iD (FC): <http://orcid.org/0000-0002-4172-2849>

²Departamento de Biología Ambiental, Facultad de Ciencias, Universidad de Navarra, E-31080 Pamplona, España. ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-3314-9878>

³Universidad Católica de Ávila, Calle Canteros s/n, E-05005 Ávila, España. ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-8291-708X>

*Autor para correspondencia. E-mail: pcasanueva@uemc.es

RESUMEN

Se presentan datos sobre emergencia de *Cordulegaster boltonii* y *Boyeria irene* en un río de montaña del centro de España (altitud 1200 m s.n.m.) donde coexisten ambas especies, basados en la recogida semanal de exuvias. *Boyeria irene* comenzó a emerger 28 días más tarde que *C. boltonii*. Los sustratos usados por las larvas de ambas especies para emerger se solaparon ampliamente, aunque *C. boltonii* utilizó significativamente más árboles. Con respecto a otras zonas geográficas, las dos especies han modificado su estrategia, retrasando el inicio del periodo de emergencia. Se discute la importancia de las condiciones ambientales (sobre todo temperatura) en este hecho.

Palabras clave: Ríos; Odonata; Aeshnidae; Cordulegastridae; exuvias; España.

ABSTRACT

***Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838) and *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) (Odonata): two strategies of substrates for emergence in the same habitat**

Data on the emergence of coexisting *Cordulegaster boltonii* and *Boyeria irene* in a mountain stream in the center of Spain (altitude 1200 m a.s.l.) are presented in the study, based on the weekly collection of exuviae. *Boyeria irene* began to emerge 28 days later than *C. boltonii*. Larvae of both species overlapped extensively in their selection of substrates for emergence, although a significantly higher use of trees was found in *C. boltonii*. In comparison to other geographical areas, both species have modified their strategy, delaying the onset of the emergence period. The importance of environmental conditions (especially temperature) is discussed.

Key words: Rivers; Odonata; Aeshnidae; Cordulegastridae; exuviae; Spain.

Recibido/Received: 17/03/2017; **Aceptado/Accepted:** 26/06/2017; **Publicado en línea/Published online:** 04/09/2017

Cómo citar este artículo/Citation: Casanueva, P., Hernández, M^a. Á., Campos, F. & Santamaría, T. 2017. *Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838) y *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) (Odonata): dos estrategias en cuanto a sustratos de emergencia de larvas en un mismo hábitat. *Graellsia*, 73(2): e059. <http://dx.doi.org/10.3989/graellsia.2017.v73.180>

Copyright: © 2017 SAM y CSIC. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution (CC-by) Spain 3.0 License.

Introducción

Las larvas de odonatos de hábitats reófilos se enfrentan a diferentes factores limitantes antes y durante la emergencia, entre los que la cantidad de alimento, las condiciones térmicas y el riesgo de depredación son los principales (Stoks *et al.*, 2008). En las zonas de río donde la abundancia de larvas es elevada parece lógico suponer que el alimento se encuentra en cantidad suficiente para que pueda ser obtenido por todas ellas. Por el contrario, en ríos de montaña las condiciones térmicas pueden limitar la presencia y la tasa de crecimiento de las larvas de odonatos, ya que la temperatura del agua depende de la temperatura del aire y a su vez de la altitud, disminuyendo según se asciende. De hecho, en ríos de montaña con aguas frías la duración del periodo larvario se prolonga más que en otros ríos en los que la temperatura es superior (Norling, 1984). En cuanto a la depredación, puede llegar a regular la abundancia de las poblaciones de larvas (McPeck & Perckarsky, 1998), de modo que para minimizar el riesgo de depredación las larvas de odonatos adquieren determinados comportamientos como, por ejemplo, disminuir la tasa de movimientos, ocultarse en refugios, etc. (Wiseman *et al.*, 1993; McPeck, 2008).

Durante la emergencia las larvas permanecen quietas un tiempo prolongado, y son entonces especialmente vulnerables a los depredadores (Jakob & Suhling, 1999). Las larvas hacen frente a este hecho utilizando zonas del hábitat que minimizan el riesgo de depredación (Worthen, 2010; Hadjoudja *et al.*, 2014; Casanueva *et al.*, 2015), lo que en ocasiones provoca competencia intra e interespecífica por el sustrato de emergencia, algo que puede dificultar el paso de larva a adulto (Corbet, 1957). Para disminuir esta competencia las especies poseen varios mecanismos, como emerger a diferente altura (Cordero, 1995) y/o en diferentes sustratos.

En numerosos ríos de montaña de la Península Ibérica coexisten dos especies de odonatos de gran tamaño, *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) y *Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838), cuyas larvas también son de tamaño grande (4–5 cm de longitud en *C. boltonii* y 3–4 cm en *B. irene*), lo que facilita la obtención de datos sobre su emergencia.

Cordulegaster boltonii está considerada una *spring species* (Corbet, 1954), con diapausa invernal durante el último estadio larval y con una breve y sincronizada emergencia en primavera. *Boyeria irene* es considerada una *summer species*, con una emergencia poco sincronizada en verano. *Cordulegaster boltonii* es depredador de larvas de algunas especies de odonatos anisópteros (Suhling, 2001), pero no se ha descrito este comportamiento con respecto a larvas de *B. irene*.

En este trabajo presentamos datos sobre emergencia de *C. boltonii* y *B. irene* en un río de montaña donde coexisten. Durante la emergencia ambas especies deben minimizar el riesgo de depredación y reducir la competencia interespecífica e intraespecífica por

el sustrato. Para disminuir el riesgo de depredación las larvas deberían utilizar sustratos que permiten la emergencia lejos del agua y oculta a los depredadores. Para disminuir la competencia, las larvas deberían utilizar diferentes sustratos o los mismos pero en diferente momento o altura.

Material y métodos

El trabajo se ha realizado en un tramo de 200 m de longitud del río Eresma, término municipal de San Ildefonso, provincia de Segovia (coordenadas UTM X413314 Y4523859, huso 30, datum ETRS89), a una altitud 1200 m s.n.m., que aquí corresponde a un río de orden 3. El nacimiento del río se sitúa 7,5 km aguas arriba del tramo estudiado.

Dentro de este tramo se obtuvieron cada 25 m los valores de anchura del cauce, profundidad (valor medio de cuatro medidas entre ambas orillas) y velocidad de flujo (en el centro de la línea de corriente). La anchura media (\pm SD) del tramo es $8,97 \pm 2,62$ m, por lo que su superficie aproximada es 1.793 m². La profundidad media (\pm SD) es $15,6 \pm 4,5$ cm, y la velocidad media de corriente es $0,29 \pm 0,20$ m s⁻¹. La pendiente del tramo es $14,4$ m km⁻¹, calculada en un mapa escala 1:2.500 entre 500 m aguas arriba y abajo. El caudal medio anual del río es $105,3$ hm³ medido en la estación de aforos de Segovia (periodo 1930–2013), ubicada 14,1 km aguas abajo (Confederación Hidrográfica del Duero, 2016).

En esta zona el río discurre dentro de un bosque de pino silvestre *Pinus sylvestris* sometido tradicionalmente a explotación maderera (Bravo *et al.*, 2011). Otros árboles presentes en las orillas del río son robles rebollos *Quercus pyrenaica* y sauces *Salix* sp. La vegetación herbácea dominante en las orillas la componen plantas de las Familias Poaceae, Rosaceae y Lamiaceae. La Familia Cyperaceae está poco representada, con escasas y dispersas macollas de *Carex* y ausencia de *Eleocharis*, plantas que en otras zonas son muy usadas para la emergencia de larvas de *C. boltonii* (Casanueva *et al.*, 2015).

Los muestreos de exuvias se llevaron a cabo semanalmente por dos personas recorriendo las orillas, siempre entre las 06:00 h y las 11:00 h GMT. Se iniciaron el 15.05.2016 y concluyeron el 24.08.2016.

El valor de temperatura del agua (°C) se obtuvo cada día con una sonda YSI 556 MPS, entre las 06:00 y las 07:00 GMT. Los datos meteorológicos se obtuvieron del observatorio de Segovia ciudad (Agencia Española de Meteorología).

Para cada exuvia se anotó el sexo y el sustrato donde se encontraba. Cuando el sustrato era vegetal, se anotó la Familia de planta. Otros tipos de sustratos han sido estructuras construidas por el hombre (vallas, puentes, etc.). Las exuvias encontradas en el suelo no se han tenido en cuenta para los cálculos, puesto que probablemente hayan caído accidentalmente a causa del viento, etc.

La diversidad de sustratos utilizados por las larvas para emerger se ha calculado mediante el índice de Shannon-Wiener

$$H' = -\sum(p_i \cdot \ln p_i),$$

donde p_i es la proporción del recurso i usado por cada especie. El solapamiento de sustratos de emergencia entre larvas de *C. boltonii* y *B. irene* se ha calculado mediante el índice O_{jk} de Pianka (1973) cuya fórmula es

$$O_{jk} = \sum(p_{ij} \cdot p_{ik}) / \sqrt{(\sum p_{ij}^2 \cdot \sum p_{ik}^2)}$$

y en el que p_{ij} y p_{ik} son las proporciones del recurso i que hacen las especies j y k . Los valores de este índice varían entre 0 (ausencia de solapamiento) y 1 (100 % de solapamiento).

La proporción de sexos y el número de exuvias en los sustratos de emergencia se compararon mediante el test χ^2 , aplicando en el primer caso la corrección de Yates. En todos los casos el valor mínimo de significación ha sido $P = 0,05$.

Resultados

En el tramo analizado se recogieron 179 exuvias de *C. boltonii* (82 machos, 97 hembras) y 86 de *B. irene* (36 machos, 50 hembras). La proporción de sexos no difirió significativamente de 1:1 ni en *C. boltonii* ($\chi^2_1 = 0,472$, $P = 0,491$) ni en *B. irene* ($\chi^2_1 = 0,774$, $P = 0,379$).

Si el número de exuvias es representativo del número de larvas de odonatos en estado F-0 dentro del río (Ubukata, 1981), la abundancia relativa de éstas, expresada como número de larvas/10 m² de superficie de río, es 0,998 para *C. boltonii* y 0,480 para *B. irene*. Por tanto, en el tramo de río analizado la primera especie debería tener más del doble de larvas en ese estado que la segunda.

La temperatura del agua del río el primer día de emergencia de *C. boltonii* era 13,3 °C, y de 15,0 °C el primer día de emergencia de *B. irene*.

En el río estudiado las primeras exuvias fueron recogidas el 21 de junio para *C. boltonii*, la especie más temprana de las dos en emerger. La temperatura del aire en febrero-mayo de 2016 fue inferior a

la media del periodo 1970–2015, mientras que la de junio-agosto fue superior (Tabla 1). Por tanto, la primavera del año 2016 puede considerarse más fría de lo normal en esta zona.

El sustrato de emergencia de las larvas varió entre especies (Tabla 2). Las larvas de *C. boltonii* utilizaron sobre todo troncos de pinos, raíces de árboles, y plantas de las Familias Rosaceae (principalmente *Rubus* sp.) y Poaceae. Doce exuvias se encontraron caídas en el suelo. Por su parte, las larvas de *B. irene* utilizaron mayoritariamente plantas de la Familia Poaceae, raíces de árboles y otro tipo sustratos (piedras, ramas secas caídas, etc.), y además se encontraron 14 exuvias caídas en el suelo. Los valores de diversidad de sustrato fueron

Tabla 2.— Número de exuvias (entre paréntesis, porcentaje) encontradas en cada tipo de sustrato dentro del tramo analizado del río Eresma.

Table 2.— Number of exuviae (in brackets, percentage) collected in each substrate of the Eresma river.

Sustrato	<i>B. irene</i>	<i>C. boltonii</i>
Apiaceae	-	2 (1,21)
Caryophyllaceae	1 (1,39)	-
Compositae	1 (1,39)	3 (1,82)
Cyperaceae	4 (5,6)	9 (5,45)
Fabaceae	1 (1,39)	4 (2,42)
Fagaceae	1 (1,39)	1 (0,61)
Lamiaceae	3 (4,17)	3 (1,82)
Onagraceae	-	1 (0,61)
Pinaceae	2 (2,78)	50 (30,30)
Poaceae	20 (27,8)	26 (16,36)
Pteridophyta	2 (2,78)	-
Ranunculaceae	3 (4,17)	3 (1,82)
Rosaceae	7 (9,72)	26 (15,76)
Salicaceae	1 (1,39)	1 (0,61)
Urticaceae	-	2 (1,21)
Raíces	14 (19,44)	31 (18,79)
Otros	12 (16,67)	3 (1,82)
Total	72	165
Diversidad (H')	2,121	1,998

Tabla 1.— Valores de temperatura media mensual entre enero y agosto en el observatorio de la ciudad de Segovia durante los periodos 1970–2015 y en 2016. La diferencia en °C y en porcentaje (%) corresponde a los valores de 2016 frente a los del periodo 1970–2015.

Table 1.— Values of monthly temperature average in January–August in Segovia city during 1970–2015 and 2016. Difference in °C and in percentage (%) calculated between values of 2016 vs 1970–2015.

		Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto
1970–2015		4,19	5,26	7,72	9,57	13,33	18,37	21,81	21,60
2016		6,56	5,01	5,64	8,89	12,90	19,15	23,49	23,58
Diferencia	°C	2,37	-0,25	-2,09	-0,68	-0,43	0,78	1,68	1,98
	%	56,6	-4,7	-27,0	-7,1	-3,3	4,3	7,7	9,2

ligeramente mayores en *B. irene* que en *C. boltonii* (Tabla 2), y el solapamiento de sustratos de emergencia entre ambas especies fue $O_{jk} = 0,656$. Si agrupamos los sustratos en cinco categorías cuyos porcentajes son superiores al 10 % (Pinaceae, Rosaceae, Poaceae, raíces y otros sustratos, este último englobando todos los demás), la diversidad de sustratos es mayor en *C. boltonii* que en *B. irene* (1,576 vs 1,367), ambas especies difieren significativamente en las frecuencias de estos cinco grupos principales ($\chi^2_4 = 28,946$, $P < 0,0001$) y el solapamiento de sustratos es $O_{jk} = 0,734$.

Discusión

Boyeria irene y *C. boltonii* coexisten en el mismo hábitat estudiado, pero sus larvas presentan diferente estrategia en cuanto al sustrato de emergencia. Nuestros datos muestran que la proporción de sus exuvias (y, por tanto, de larvas F-0) es aproximadamente 1:2, siendo *C. boltonii* más numerosa. El tramo de río analizado es de aguas frías, con pendiente elevada y velocidad media de corriente de 10,4 km h⁻¹, factores que son propios para el desarrollo de *C. boltonii* en ecosistemas lóticos mediterráneos (Martín & Maynou, 2016). Por el contrario, *B. irene* es más termófila (Ocharan & Torralba Burrial, 2004), por lo que esta zona de río no es tan adecuada para ella.

En montañas del sur de España se encontraron las primeras exuvias de *Boyeria irene* en la primera quincena de mayo (Ferrerías-Romero, 1997) y de *Cordulegaster boltonii* el 25 de abril (Ferrerías-Romero & Corbet, 1999). En ambas especies la duración del periodo de emergencia fue de hasta 150 días. En el tramo de río Eresma estudiado por nosotros el inicio del periodo de emergencia de ambas especies es aproximadamente 15 días más tardío que en otras zonas del centro de España situadas por debajo de 1000 m s.n.m. (obs. pers.) y mucho más tardío que en montañas del sur (casi dos meses para *C. boltonii* y dos meses y medio para *B. irene*). La temperatura media anual en nuestra zona de estudio es 2,5 °C más baja en que otros puntos del Sistema Central de España y 5 °C más baja que en Sierra Morena (Ninyerola *et al.*, 2005), y probablemente ésta sea la causa de ese desfase en el inicio de la emergencia. Sin embargo, en esta zona del río Eresma la primavera de 2016 fue más fría de lo normal (Tabla 2). Es sabido que la temperatura influye en la fenología de emergencia de odonatos (Hassall & Thompson, 2008), de modo que a más temperatura, más pronto emergen. Está por aclarar si en años en los que los meses de febrero a mayo sean más cálidos las larvas de *C. boltonii* y *B. irene* emergen antes en el río analizado o siguen el mismo patrón que el encontrado ese año. Farkas *et al.* (2012) registraron en ríos de Hungría variaciones interanuales en la fenología de emergencia para varias especies de gónfidos, que relacionaron con la temperatura del agua. En nuestro caso para el río Eresma

sólo hemos analizado un año, por lo que es probable que las larvas modifiquen su fecha de emergencia en primaveras con temperatura más normal y no tan fría como la de 2016.

En nuestra zona de estudio *C. boltonii* empieza a emerger antes que *B. irene*. El rango de temperatura del agua en el que emergen ambas especies es diferente y en esta zona debe durar pocas semanas, porque la temperatura del aire en septiembre ya es 4 °C inferior a la de julio y agosto, debido a su altitud (Ninyerola *et al.*, 2005). En el sur de la Península Ibérica la mayoría de las larvas de esta especie se comportan como semivoltinas, aunque una fracción pueden ser partivoltinas (Ferrerías-Romero, 1997), y este comportamiento puede estar influido por la temperatura de cada lugar (Corbet *et al.*, 2006). Por su parte, en el río Eresma *C. boltonii* emerge antes que *B. irene*, como correspondería a una *spring species*.

De acuerdo con nuestros datos, los valores de diversidad de sustratos usados por las larvas de *B. irene* y *C. boltonii* para emerger son elevados, y ambas especies se solapan notablemente en los utilizados en menor proporción. Sin embargo, *C. boltonii* utilizó sobre todo pinos *Pinus sylvestris*, mientras que en *B. irene* el sustrato más utilizado es plantas de la Familia Poaceae. Esta diferencia puede ser un modo de reducir la competencia interespecífica por el sustrato en dos especies que tienen un periodo de emergencia solapado. Larvas emergiendo sobre árboles han sido también registradas en otras especies de odonatos, incluida *C. boltonii* (Cordero-Rivera *et al.*, 1999; Weihrauch, 2003; Worthen, 2010), aunque Ormerod *et al.* (1990) no detectaron la presencia de esta especie en ríos que discurren por bosques de coníferas de Gran Bretaña. Los árboles permiten a las larvas alejarse del agua y, en consecuencia, disminuir el riesgo de depredación, una de las principales causas de mortalidad (Stoks *et al.*, 2008). Casanueva *et al.* (2015) propusieron que las larvas de *C. boltonii* utilizan sustratos que disminuyen el riesgo de depredación, algo que puede explicar el mayor uso de árboles por esta especie.

En este trabajo se han recolectado exuvias un día a la semana. Las exuvias de algunas especies de odonatos se pueden perder por varias causas (viento, lluvia, caída al agua, etc.), de modo que puede ser subestimado su número (Aliberti Lubertazzi & Ginsberg, 2009). Pero las exuvias de *C. boltonii* y *B. irene* son de gran tamaño, fáciles de detectar, y pueden permanecer varios días en el sustrato donde emergieron (obs. pers.). Por tanto, muestreos semanales de exuvias de ambas especies parecen un buen método para saber lo que ocurre con ellas, como también sugieren Bried *et al.* (2012), y probablemente este método puede ser aplicable a otros ríos similares al analizado en este trabajo.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado con cargo al programa de ayudas para la realización de proyectos de investigación de la Universidad Europea Miguel de Cervantes (convocatoria 2016). Adolfo Cordero y un revisor anónimo ayudaron con sus

comentarios a mejorar la primera versión de este escrito. Nuestro agradecimiento a Begoña Tens y Víctor Rincón por su ayuda en el trabajo de campo. La Junta de Castilla y León autorizó la recogida de material biológico.

Referencias

- Aliberti Lubertazzi, M. A. & Ginsberg, H. S., 2009. Persistence of dragonfly exuviae on vegetation and rock substrates. *Northeastern Naturalist*, 16: 141–147. <http://dx.doi.org/10.1656/045.016.0112>
- Bravo, F., Álvarez, J. G. & Del Río, M., Barrio, M., Bonet, J. A., Bravo-Oviedo, A., Calama, R., Castedo-Dorado, F., Crecente-Campo, F., Condes, S., Diéguez-Aranda, U., González-Martínez, S. C., Lizarralde, I., Nanos, N., Madrigal, A., Martínez-Millán, F. J., Montero, G., Ordóñez, C., Palahi, M., Pique, M., Rodríguez, F., Rodríguez-Soalleiro, R., Rojo, A., Ruiz-Peinado, R., Sánchez-González, M., Trasobares, A. & Vázquez-Piqué, J. 2011. *Growth and yield models in Spain: historical overview, contemporary examples and perspectives*. Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Valladolid-INIA) & Unidad de Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Santiago de Compostela). *Forest Systems*, 20(2): 315–328. <http://dx.doi.org/10.5424/fs/2011202-11512>
- Bried, J. T., d'Amico, F. & Samways, M. J., 2012. A critique of the dragonfly delusion hypothesis: why sampling exuviae does not avoid bias. *Insect Conservation and Diversity*, 5: 398–402. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00171.x>
- Casanueva, P., Campos, F., Velasco, T., Sanz, G. & Nunes, L. F., 2015. Selección de sustrato de emergencia por *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) (Odonata: Cordulegasteridae) en un río del centro de la Península Ibérica. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 56: 349–350.
- Confederación Hidrográfica del Duero, CHD, 2016. Anuario de aforos. Disponible en <http://ceh-flumen64.cedex.es/anuarioaforos>. Último acceso: 15-09-2016.
- Corbet, P. S., 1954. Seasonal regulation in British dragonflies. *Nature*, 174: 655. <http://dx.doi.org/10.1038/174655a0>
- Corbet, P. S., 1957. The life-history of the Emperor Dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *Journal of Animal Ecology*, 26: 1–69. <http://dx.doi.org/10.2307/1781>
- Corbet, P. S., Suhling, F. & Soendgerath, D., 2006. Voltinism of Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, 9: 1–44. <http://dx.doi.org/10.1080/13887890.2006.9748261>
- Cordero, A., 1995. Vertical stratification during emergence in odonates. *Notulae Odonatologicae*, 4: 103–105.
- Cordero-Rivera, A., Utzeri, C. & Santalomazza-Carbone, S., 1999. Emergence and adult behaviour of *Macromia splendens* (Pictet) in Galicia, northwestern Spain (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica*, 28: 333–342.
- Farkas, A., Jakab, T., Tóth, A., Kalmár, A. F. & Dévai, G., 2012. Emergence patterns of riverine dragonflies (Odonata: Gomphidae) in Hungary: variations between habitats and years. *Aquatic Insects*, 34: 77–89. <http://dx.doi.org/10.1080/01650424.2012.643030>
- Ferreras-Romero, M., 1997. The life history of *Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838) (Odonata: Aeshnidae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Hydrobiologia*, 345: 109–116. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1002967220090>
- Ferreras-Romero, M. & Corbet, P. S., 1999. The life cycle of *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) (Odonata: Cordulegasteridae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Hydrobiologia*, 405: 39–48. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1003763819991>
- Hadjoudja, S., Khelifab, R., Guebailiac, A., Amarid, H., Hadjadjiac, S., Zebsad, R. & Moulaiif, R., 2014. Emergence ecology of *Orthetrum cancellatum* (Odonata: Libellulidae). *Annales de la Société Entomologique de France (Nouvelle Série)*, 50: 343–349.
- Hassall, C. & Thompson, D. J., 2008. The effects of environmental warming on Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, 11: 131–153. <http://dx.doi.org/10.1080/13887890.2008.9748319>
- Jakob, C. & Suhling, F., 1999. Risky times? Mortality during emergence in two species of dragonflies (Odonata: Gomphidae, Libellulidae). *Aquatic Insects*, 21: 1–10. <http://dx.doi.org/10.1076/aqin.21.1.1.4537>
- Martín, R. & Maynou, X., 2016. Dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of habitat quality in Mediterranean streams and rivers in the province of Barcelona (Catalonia, Iberian Peninsula). *International Journal of Odonatology*, 19: 107–124. <http://dx.doi.org/10.1080/13887890.2016.1172991>
- McPeck, M. A., 2008. Ecological factors limiting the distributions and abundances of Odonata. In: A. Córdoba-Aguilar (ed.) *Dragonflies & damselflies. Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press. Oxford: 51–62.
- McPeck, M. A. & Peckarsky, B. L., 1998. Life histories and the strengths of species interactions: combining mortality, growth, and fecundity effects. *Ecology*, 79: 867–879. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079%5B0867:LHATSO%5D2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079%5B0867:LHATSO%5D2.0.CO;2)
- Ninyerola, M., Pons, X. & Roure, J. M., 2005. *Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. Universidad Autónoma Barcelona. Bellaterra. 44 pp.
- Norling, U., 1984. Life history patterns in the northern expansion of dragonflies. *Advances in Odonatology*, 2: 127–156.
- Ocharan, F. J. & Torralba Burrial, A., 2004. La relación entre los odonatos y la altitud: el caso de Asturias (Norte de España) y la Península Ibérica (Odonata). *Boletín SEA*, 35: 103–116.
- Ormerod, S. J., Weatherley, N. S. & Merrett, W. J., 1990. The influence of conifer plantations on the distribution of the golden-ringed dragonfly *Cordulegaster boltoni* (Odonata) in Upland Wales. *Biological Conservation*, 53: 241–251. [http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207\(90\)90095-7](http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207(90)90095-7)
- Pianka, E. R., 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53–74. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000413>

- Stoks, R., Johansson, F. & De Block, M., 2008. Life-history plasticity under time stress in damselflies larvae. In: A. Córdoba-Aguilar (ed.). *Dragonflies & damselflies. Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press. Oxford: 39–50. <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199230693.003.0004>
- Suhling, F., 2001. Intraguild predation, activity patterns, growth and longitudinal distribution in running water odonate larvae. *Archiv für Hydrobiologie*, 151: 1–15. <http://dx.doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/151/2001/1>
- Ubukata, H., 1981. Survivorship curve and annual fluctuation in the size of emerging population of *Cordulia aenea amurensis* Selys (Odonata: Corduliidae). *Japanese Journal of Ecology*, 31: 335–346.
- Weihrauch, F., 2003. Emergenzstudien an *Cordulegaster b. boltonii* von einem niederbayerischen Waldbach (Odonata: Cordulegastridae). *Libellula*, Supplement 4: 3–19.
- Wiseman, S. W., Cooper, S. D. & Dudley, T. L., 1993. The effects of trout on epibenthic odonate naiads in stream pools. *Freshwater Biology*, 30: 133–145. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.1993.tb00794.x>
- Worthen, W. B., 2010. Emergence-site by the dragonfly *Epitheca spinosa* (Hagen). *Southeastern Naturalist*, 9: 251–258.