

Trabajo de Fin de Grado
Grado en Biología

Diversidad taxonómica y funcional de invertebrados acuáticos en la Península Ibérica: patrones de distribución espacial

Autor:
Aitor Montes Arrondo

Director:
Aitor Larrañaga Arrizabalaga

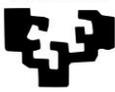
© 2015, Aitor Montes Arrondo

Leioa, 3 de Septiembre de 2015



Sumario

Resumen/Abstract.....	3
Introducción.....	4
Área de estudio.....	6
Métodos.....	8
Resultados.....	12
Discusión.....	18
Conclusión.....	21
Bibliografía.....	21
Apéndices.....	26



Resumen

Las estructuras de las comunidades de agua dulce pueden variar bajo diferentes gradientes de origen natural y antropogénico. En nuestro trabajo testamos la relación entre variables geográficas ambientales y la diversidad, tanto taxonómica como funcional, de macroinvertebrados acuáticos, con la idea de poder definir patrones de distribución espacial a lo largo de los sistemas fluviales de la Península Ibérica. La altitud del punto de muestreo, el tamaño de la cuenca, los usos del suelo, la pluviometría y la geología de las cuencas aguas arriba de los puntos de muestreo fueron usadas como variables predictoras. Encontramos que el grado de cobertura urbana afectaba negativamente a la diversidad taxonómica, reduciendo así mismo la diversidad funcional. Sin embargo, nuestros resultados indicaron un efecto positivo en la diversidad bajo el efecto perturbador de las coberturas agrícolas. A su vez, encontramos una correlación entre la altitud y la cobertura de áreas urbanizadas y agrícolas en la cuenca. La geología de la cuenca tenía una mínima repercusión en las estructuras de las comunidades. En general, nuestros resultados sugieren que la diversidad de macroinvertebrados responde con mayor fuerza a las presiones antrópicas que a los gradientes naturales.

Abstract

Structures of freshwater communities can vary under different gradients, both natural and anthropogenic origin. In this study we tested the relationship between environmental geographic variables and aquatic macroinvertebrate diversity, both taxonomic and functional, with the idea to define spatial distribution patterns along river systems of the Iberian Peninsula. The altitude of the sampling point, the size of the basin, land use, rainfall and geology of the basin upstream of the sampling points were used as predictors. We found that urban coverage adversely affected taxonomic diversity, also reducing functional diversity. However, our results showed a positive effect on diversity under the disruptive effect of agricultural coverage. In turn, we found a correlation between altitude and coverage of urbanized and agricultural areas in the basin. Composition of the basin geology had a minimal impact on community structures. Overall, our results suggest that macroinvertebrate diversity responds more strongly to anthropogenic pressures than to natural gradients.



Introducción

La diversidad y distribución de especies tal y como la conocemos hoy en día, es el resultado de constantes perturbaciones, adaptaciones y divergencias de taxones provocadas por un entorno sumamente variable a lo largo de la historia evolutiva de cada linaje (Wiens, 2011). Desde hace tiempo sabemos que las especies han evolucionado en intervalos específicos y dentro de un hábitat tolerable, donde sean capaces de sobrevivir y reproducirse. Estos intervalos están condicionados por un conjunto de factores tanto bióticos como abióticos, en los que cada especie se ha visto obligada a sobrevivir dentro de un rango de valores para cada factor (Hutchinson, 1957). Las especies, en general, no pueden propagarse fuera del conjunto de condiciones en las que puedan persistir. Careciendo de límites de dispersión, todas las especies serían potencialmente capaces de distribuirse por todas partes y podrían compartir el mismo nicho. En consecuencia, los patrones espaciales de distribución y diversidad serían nulos o se deberían enteramente al azar (Wiens, 2011). No obstante, el hecho de que los individuos fracasasen a la hora de adaptarse a condiciones inadecuadas y exista variación espacial de nichos y hábitats, hacen que existan gradientes geográficas de diversidad (Kirkpatrick y Barton, 1997; Gaston, 2009).

Después de numerosos trabajos realizados, muchos investigadores han destacado la importancia de las características ambientales, como la estructura del hábitat, la química del agua y la condición trófica, en la determinación de la estructura funcional de las comunidades macroinvertebradas de agua dulce (Mellado et al., 2008). Estos organismos son, debido a sus características funcionales, elementos ideales para evaluar las diferentes situaciones que afectan la naturalidad del río a lo largo de diferentes gradientes geográficas y ambientales (Rosenberg et al., 1993). Las comunidades acuáticas estudiadas en este trabajo están constantemente sometidas bajo el efecto perturbador de las condiciones ambientales en las que completan sus ciclos vitales. El efecto de las perturbaciones varía en relación al grado de adaptación que las comunidades adquieren durante el periodo evolutivo (Buchwalter et al., 2008). Las perturbaciones naturales han persistido a lo largo de la historia evolutiva, permitiendo a las especies adquirir adaptaciones para sobrevivir en estos ambientes (Badyaev, 2005). Sin embargo, los relativamente modernos factores estresantes de origen antropogénico presentan condiciones ambientales desconocidas que no han persistido lo suficiente como para desencadenar respuestas evolutivas por parte de las comunidades (Buchwalter et al., 2008). Algunas investigaciones en diferentes partes del mundo han demostrado que las estructuras de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos responden a impactos a lo largo de ríos perturbados, como por ejemplo urbanizaciones (Roy et al., 2003), zonas agrícolas (Vondracek



et al., 2005), zonas de pastoreo (Dolédec et al., 2006) y deforestaciones (Megan et al., 2007), que afectan las características de las cuencas de drenaje, modificando las características físico-químicas de los ríos y la composición de la biota acuática (Hepp et al., 2009).

La diversidad taxonómica se puede separar en dos componentes: el número de taxones presentes (riqueza taxonómica) y la uniformidad con la que se reparten las abundancias entre los taxones (equitatividad taxonómica). Sin embargo, la utilización de la riqueza y la equitatividad taxonómica como medida de la diversidad biótica no tiene poder de explicación en el efecto que ejerce la biodiversidad sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Hooper et al., 2006), ya que las especies que aparecen pueden mostrar una mayor o menor redundancia de características bióticas y funciones que desarrollan en los ecosistemas. Los procesos a nivel ecosistémico se ven afectados por las características funcionales de los organismos involucrados, relegando a un segundo plano la relevancia de la identidad taxonómica (Odum, 1969; Pugh, 1980; Grime, 1988). De hecho, las especies taxonómicamente relacionadas no siempre responden al estrés ambiental de la misma manera, ya que no comparten totalmente las mismas características ecológicas (Chevenet et al., 1994). Por otro lado, algunos organismos filogenéticamente diferentes pueden llegar a adquirir rasgos ecológicos similares a través de la convergencia evolutiva, por lo que pueden presentar una alta similitud funcional (Usseglio-Polatera et al., 2000a; Dolédec y Stazner, 1994).

El enfoque funcional toma en cuenta varias características de invertebrados que pueden estar estrechamente relacionadas con la estructura y funcionalidad del ecosistema fluvial (Statzner, 2001; Statzner et al., 2001). Por ejemplo, la forma del cuerpo y el tipo de fijación al sustrato se han relacionado con la capacidad de los invertebrados para resistir inundaciones (Townsend y Hildrew, 1994); la respiración aérea se ha relacionado con frecuentes episodios de agotamiento de oxígeno (Dolédec et al., 2006); la locomoción y las preferencias por el sustrato se han relacionado con las características del hábitat (Heino, 2005); y las estrategias reproductivas se han relacionado con la estabilidad del ecosistema (Townsend y Hildrew, 1994). El enfoque funcional es también ampliamente aplicable, proporcionando una herramienta útil para predecir cambios de adaptabilidad en la estructura acuática impulsados por restricciones ambientales (Statzner, 2001; Bonada et al., 2006). Tales como son las inundaciones (Townsend et al., 1997), los usos del suelo (Dolédec et al., 2006), la contaminación del agua (Charvet et al., 2000; Gayraud et al., 2003; Dolédec y Statzner, 2007), las especies invasoras (Statzner et al., 2008) y el cambio climático (Bonada et al., 2007). En definitiva, la clasificación de los organismos en grupos funcionales puede ser beneficioso para el análisis de la adaptación funcional de invertebrados a gradientes ambientales, y puede



resultar útil para desentrañar las respuestas de las características biológicas de los organismos invertebrados a los gradientes ambientales (Usseglio-Polatera et al., 2000b).

En los últimos años se han desarrollado índices que sintetizan la diversidad funcional de manera similar a la diversidad taxonómica. Así, estas medidas nos pueden aportar información acerca del número de características funcionales que aglutinan las comunidades (riqueza funcional), la uniformidad de la distribución de las características funcionales entre los taxones que se presentan en las comunidades (equitatividad funcional) y del número y reparto de las características funcionales en la comunidad (diversidad funcional) (Villegger et al., 2008). Estos índices de diversidad funcional pueden ser de utilidad para (1) vislumbrar los factores que determinan las características de la comunidades (Cornwell et al., 2006), que responden a las perturbaciones y a los gradientes ambientales (Mouillot et al. 2007), o (2) predecir tasas de las funciones del ecosistema como la productividad, la capacidad de recuperación, y el ciclo de nutrientes (Petchey et al., 2004).

Debido al compromiso que tiene la Directiva Marco de Agua (D.O.C.E., 2000) con los países miembros para determinar el estado ecológico de sus aguas continentales basándose en criterios biológicos, existe una gran cantidad de datos acerca de las comunidades de macroinvertebrados fluviales como bioindicadores. En este trabajo, la identificación taxonómica de los macroinvertebrados se ha realizado a nivel de familia. No es una identificación muy detallada, pero debido a la gran cantidad de familias que existe entre los invertebrados, permiten realizar análisis de gradientes geográficas.

El objetivo de este estudio es verificar si los diferentes componentes geográficos ambientales determinan la variabilidad espacial de la diversidad, tanto taxonómica como funcional, de macroinvertebrados, creando así patrones de distribución espacial a lo largo de los sistemas fluviales de la Península Ibérica.

Área de estudio

Para este estudio se recopilaron datos sobre ríos pertenecientes a diferentes demarcaciones hidrográficas de la Península Ibérica, partiendo del Cantábrico y bajando por la costa mediterránea hasta las cuencas mediterráneas de Andalucía, abarcando las demarcaciones hidrográficas del Ebro, Júcar y Segura, y las cuencas internas de Cataluña (Figura 1). Algunos de los ríos muestreados nacen en cordilleras con altitudes superiores a 2.000 metros, como son la Cordillera Cantábrica, Pirineos, el Sistema Ibérico y Sierra Nevada.

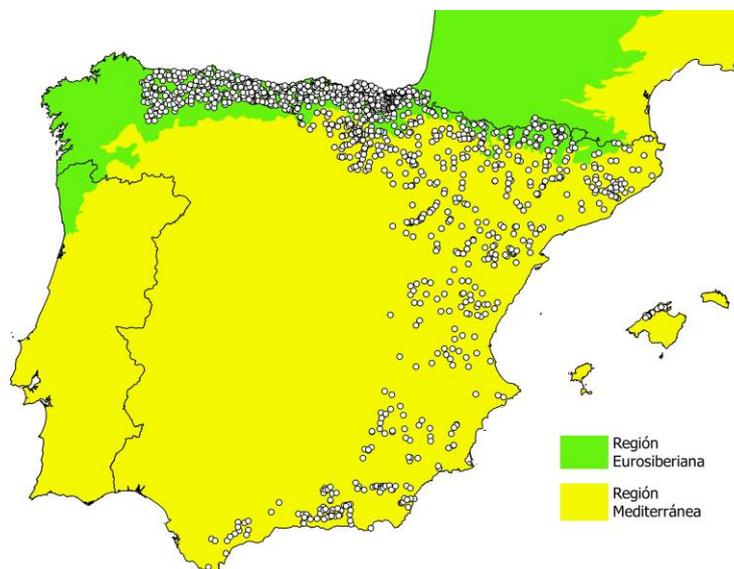


Figura 1. La localización de las estaciones muestreadas a lo largo de la península Ibérica, abarcando parte de la región eurosiberiana y mediterránea.

Los ríos de la franja norte que desembocan en el Océano Atlántico son pequeñas cuencas, con laderas empinadas y alto poder de erosión. El caudal es alto y regular durante el año, gracias a la abundancia y la constancia de las lluvias. En verano hay un pequeño estiaje, con la consecuente ligera disminución del caudal. Estas cuencas están sometidas a un clima templado oceánico húmedo (Rivas-Martínez et al., 2004), con una precipitación continua que van desde 800 mm hasta 2.400 mm y la temperatura media anual ronda en torno a 14 °C, siendo las temperaturas mucho más suaves de las que se corresponde con su latitud, debido a la influencia de la Corriente del Golfo.

Más al sur se encuentra la región Mediterránea. El clima mediterráneo se caracteriza por veranos secos y altas temperaturas. El régimen hidrológico corresponde a escasas e irregulares lluvias, con una marcada estacionalidad (Martín Vide y Olcina, 2001). Los ríos presentan caudales generalmente bajos, aunque con grandes inundaciones y períodos de sequía, siendo el principal rasgo que caracteriza la mayor parte de los ecosistemas y las comunidades biológicas (Robles et al., 2002). La temperatura media anual oscila alrededor de 16 a 17 °C, mientras que la precipitación media anual es de entre 600 a 650 mm, con valores medios en las zonas más secas de 280 mm. En una escala anual, la región mediterránea de la Península Ibérica se somete a un estrés hídrico natural y la relación entre la evapotranspiración y la precipitación anual es siempre muy alta (MIMAM, 2000).



El Cantábrico se caracteriza por la vegetación eurosiberiana, que comprende bosques con especies de hoja caduca como fresno (*Fraxinus excelsior* L.), haya (*Fagus sylvatica* L.) y robles (*Quercus robur* L. y *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), y encinas (*Quercus ilex* L.) como bosques perennes en las zonas más edafoxerofilas. Entre el Mediterráneo y las regiones eurosiberianas aparecen zonas de transición con clima submediterráneo, donde los bosques marcescentes son predominantes, con especies como el roble melojo (*Quercus pyrenaica* Wild.), roble pubescente (*Quercus pubescens* Wild.) o el quejigo (*Quercus faginea* Lam.). En el resto del Mediterráneo, los bosques de hoja perenne producen una comunidad de vegetación nativa dominada por la encina, el laurel (*Laurus nobilis* L.) el madroño (*Arbutus unedo* L.) y bosques de coníferas formadas por especies nativas (*Pinus sylvestris* L., *Pinus halepensis* Mill., *Pinus pinea* L., *Pinus pinaster* Ait. y *Pinus nigra* J.F. Arnold).

Los géneros más abundantes que forman los bosques de ribera en el área de estudio son *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Populus*, *Salix* y *Ulmus*. Sin embargo, algunas áreas de bosques ribereños y bosques nativos han sido desnaturalizadas debido a la presión humana. Estas perturbaciones están ubicadas en zonas de alto interés agrícola e industrial, donde la vegetación nativa se ha sustituido por plantaciones forestales utilizando especies exóticas, pastos para aprovechamiento ganadero, cultivos de secano y regadío y construcciones antrópicas, lo que reduce la vegetación original y tienden a aparecer etapas de sustitución arbustivas y herbáceas en las zonas afectadas (Ferrerías y Arozena, 1987).

Métodos

Datos biológicos

Para este estudio hemos recopilado datos de abundancias de invertebrados de 1099 estaciones a lo largo de las cuencas de drenaje de la Demarcación Hidrográfica del Cantábrico y la Demarcación Hidrográfica del Ebro, con clima templado y mediterráneo (Agencia Vasca del Agua, Confederación Hidrográfica del Cantábrico, Confederación Hidrográfica del Ebro, Instituto de Hidráulica Ambiental de Cantabria). Para aumentar la base con datos de clima mediterráneo, se añadieron presencias de taxones de 249 estaciones más, proporcionados por el proyecto GUADALMED (2002). Así mismo, se han incluido datos de la tesis de Aitor Larrañaga (Larrañaga, 2008).

Para cada estudio se utilizaron diferentes métodos para el muestreo de los macroinvertebrados bentónicos en los ríos (Apéndice 2). La diversidad de estos seres puede



variar a lo largo de las estaciones del año, por lo que se procuró evitar la estación más desfavorable y muestrear las comunidades de macroinvertebrados al alcanzar valores elevados de diversidad. Las muestras se llevaron al laboratorio y se identificaron todos los ejemplares a diferentes niveles taxonómicos.

Para las mediciones de las métricas de diversidad taxonómica y funcional, centramos el análisis a nivel de familia. Aunque se podría argumentar que esta decisión origina la pérdida de información, se ha demostrado que los niveles taxonómicos superiores a la especie pueden ser adecuados para el estudio de la estructura funcional de las comunidades (Gayraud et al., 2003).

El análisis de la diversidad taxonómica se llevó a cabo mediante el cálculo de tres métricas. Por un lado, se cuantifico la suma de familias presentes en cada estación (riqueza taxonómica). Por otro lado, se utilizaron las abundancias de cada familia para estimar la diversidad utilizando la propuesta de Shannon-Wiener (H') mediante la siguiente función (Shannon y Weaver, 1949):

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$$

Donde "S" es el número de familias y "pi" es la proporción de individuos de la familia i respecto al total de individuos, representada como n_i/N (" n_i " es el número de individuos de la familia y "N" es el número de todos los individuos de todas las familias). En tercer lugar, se calculó la equitatividad mediante la propuesta de Pielou (J') con la siguiente función (Pielou, 1966):

$$J' = H'/H'_{max}$$

Donde "H'" es el índice de Shannon-Wiener y "H' max" hace referencia a la diversidad máxima que se obtendría si la distribución de las abundancias de las familias en la comunidad fuesen totalmente equitativas. No nos fue posible calcular los índices de Shannon-Wiener y Pielou para las estaciones proporcionadas por el proyecto GUADALMED, debido a que sólo se proporcionaban datos de presencia de los taxones.

A la hora de caracterizar las propiedades funcionales de las comunidades, se utilizó una base de datos que recoge información de 22 rasgos biológicos a nivel de familia (Tachet et al.,



2002) (Apéndice 1). Cada familia se codifica de acuerdo a su afinidad con cada categoría de rasgo utilizando un enfoque de codificación difusa (Chevenet et al., 1994). Este método sintetiza diversas fuentes de datos numéricos obtenidos de la literatura o recolectados en el campo durante un largo período de tiempo que da un grado de afinidad de cada familia para cada rasgo (Chevenet et al., 1994). Se asigna una puntuación del 0 al 5, donde 5 corresponde a la afinidad máxima para ese rasgo y 0 a ninguna afinidad. Se asignó una puntuación de 0 a todas las modalidades donde la información no estaba disponible a fin de no influir en los análisis (Chevenet et al., 1994). Los componentes de la diversidad funcional fueron cuantificados siguiendo el método de Villeger et al (2008) utilizando la librería FD del software estadístico R (R Development Core Team, 2008).

Datos ambientales

Ciertas variables geográficas fueron medidas *in situ*, tales como la altitud y la posición geográfica utilizando tecnología GPS, pero la mayoría (el área de la cuenca drenada, la geología, la pluviometría y los usos del suelo en cada cuenca de drenaje) fueron calculadas utilizando Sistemas de Información Geográfica (SIG). Aunque se trató de usar un único recurso cartográfico para cada variable, para las precipitaciones esto no fue posible y se combinaron dos fuentes de información geográfica. El error asociado al uso de distintas fuentes se comprobó que era menor que 5%.

Para el cálculo de los valores de las variables asociadas a una superficie, se consideraron las cuencas de drenaje de aguas arriba para cada estación de muestreo. Para delimitar las cuencas de drenaje y cuantificar su área, se partió del punto geográfico de cada estación y un Modelo Digital de Elevaciones (MDE) como datos de entrada. Se aplicaron diferentes algoritmos para detectar la altura y orientación de los píxeles del MDE que conformaban cada cuenca, y así obtener la cuenca delimitada como dato de salida. A continuación, se aplicó un algoritmo de cálculo superficial en el resultado anterior y se obtuvo el área total para cada cuenca de drenaje.

En lo que se refiere a los usos del suelo, se utilizó la información de ocupación del suelo en España a escala 1:25.000 (SIOSE, 2005). Se reagruparon todos los tipos del SIOSE en un conjunto menor de clases para obtener una capa sintética con las siguientes categorías: zonas agrícolas (AGR), bosques de hoja ancha (BLF), bosques de coníferas (CNF), áreas ocupadas por pastos (PAS), áreas ocupadas por matorrales (SSH), plantaciones forestales (PLT), áreas sin vegetación (DEN), áreas urbanizadas (UHD) y humedales o agua libre (WAE). A continuación,



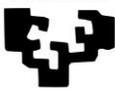
se realizó un simple recorte de la capa vectorial sintética del SIOSE para cada cuenca de drenaje, y por último, se calculó el porcentaje de ocupación de cada clase para todas las cuencas de drenaje.

Todas las variables geológicas se derivaron de la información obtenida de diferentes mapas litológicos de España (Fuente: Confederación Hidrográfica del Ebro, MMA y acuerdo IGN para la Confederación Hidrográfica del Cantábrico, Infraestructura de Datos Espaciales de la CAPV y Servicio Geológico de Cataluña). Todos estos mapas se integraron en un solo mapa geológico, y se calcularon tres variables basadas en las propiedades físicas de cada clase litológica original. Estas variables fueron dureza, permeabilidad y conductividad, lo que por ende puede influir en las características físico-químicas del agua de los ríos y afectar a la biota. Todas estas variables tienen un valor relativo de 1 a 5, donde 1 indica un valor muy bajo y 5 un valor alto para cada uno de estos atributos (ver Snelder et al, 2008 para más detalles). Tras la reclasificación del mapa geológico, se recortó la capa vectorial geológica para cada cuenca de drenaje y se calculó la media del valor de cada una de las tres variables geológicas para las subcuencas de cada punto de muestreo. Para las estaciones proporcionadas de GUADALMED y Larrañaga et al (2008) no se pudieron calcular estas variables, debido a la falta de información asociada a cada categoría litológica.

Para terminar las mediciones de las variables ambientales, se calculó la precipitación media anual para cada cuenca de drenaje por medio de información digital que contenía valores medios de precipitación anuales para el periodo 1950-2010. Por medio de este recurso, se calculó la media de los valores de precipitación que contenía la información digital para cada cuenca de drenaje. Aunque el procedimiento fue el mismo para todas las estaciones de muestreo, se utilizaron diferentes fuentes de información para definir esta variable (Apéndice 5). Para llevar a cabo el cálculo, se utilizaron los valores de precipitación de las celdas que quedaban dentro del área de cada cuenca de drenaje y se hizo la media aritmética de estos valores.

Análisis de los datos

Tanto las métricas de diversidad como cada variable geográfica utilizadas para este trabajo aparecen descritas y codificadas en el apéndice 3. Antes de llevar a cabo ningún análisis se testó la normalidad de las variables mediante histogramas y el test de Shapiro Wilks. Las variables que no seguían una distribución normal se normalizaron mediante las funciones



$\log(x)$, $\exp(x)$ y \sqrt{x} . Se testó la correlación entre las seis métricas de diversidad mediante el test de correlación paramétrica de Pearson.

Para una primera aproximación de la relación entre las variables geográficas y las métricas de diversidad se llevó a cabo un Análisis de Correlación Canónica. En segundo lugar se llevó a cabo una regresión múltiple paso-a-paso para determinar las variables que en mayor medida explicaban la variabilidad de cada una de las seis métricas de diversidad. Para ello, para cada métrica se llevaron a cabo regresiones simples con cada una de las variables geográficas por separado. En el modelo se retenía la variable que más explicaba la variabilidad de la métrica de diversidad (menor BIC (Criterio de Información Bayesiano, Schwarz, 1978) y junto a esa variable continua se introducía una segunda de entre las que habían quedado fuera. Se comparaban todos los modelos con dos variables y se elegía el que tenía menor BIC y que reducía más el BIC del mejor modelo con una única variable. Así, sucesivamente iban incluyéndose más variables hasta que dejaba de reducirse el BIC del modelo. Una vez elegidas todas las variables se aplicaba un análisis de la varianza (ANOVA) para testar la significancia de todas las variables incluidas. Por último para cada métrica de diversidad se representaron dos gráficos de dispersión: 1) entre la variable que explicaba mayor variabilidad y la métrica concreta, y 2) los valores que predecía el modelo final y la métrica concreta. En ambos casos se representaron regresiones lineales y las líneas para las regresiones cuantiles de 2.5 y 97.5%. Estas regresiones cuantiles ajustaban una línea que limitaba el porcentaje elegido por debajo de la misma, con lo que permitía observar los patrones de los máximos y mínimos de las métricas de diversidad. Se utilizó el software informático R para todos los análisis estadísticos (R Development Core Team, 2008).

Resultados

Distintos estadísticos descriptivos de las dieciséis variables ambientales explicativas que se calcularon para cada una de las estaciones de muestreo aparecen resumidas en el apéndice 4.

Los test de normalidad realizados mediante los métodos Shapiro-Wilk y Kolmogorov-Smirnov nos indicaron que tanto la distribución de las variables geográficas como la de las métricas de diversidad no eran normales ($p < 0.001$). Sin embargo, la síntesis de histogramas para cada variable los acercó ligeramente a una distribución normal. Esto se puede apreciar tanto para el caso de las métricas de diversidad sin transformar (Apéndice 6), como para las variables geográficas previamente transformadas (Apéndice 7a, Apéndice 7b).



El Análisis de Correlación Canónica (ACC) mostró que las métricas de riqueza taxonómica, riqueza funcional, Equitatividad taxonómica y diversidad taxonómica tenían patrones de variabilidad similares (Figura 2). Variables geográficas relacionadas con la actividad antrópica como el porcentaje de área ocupado por pastos, plantaciones forestales, zonas urbanizadas y áreas con matorral, junto con las variables naturales como la conductividad del agua y la elevación topográfica fueron las variables que mayor correlación presentaron con las métricas de diversidad.

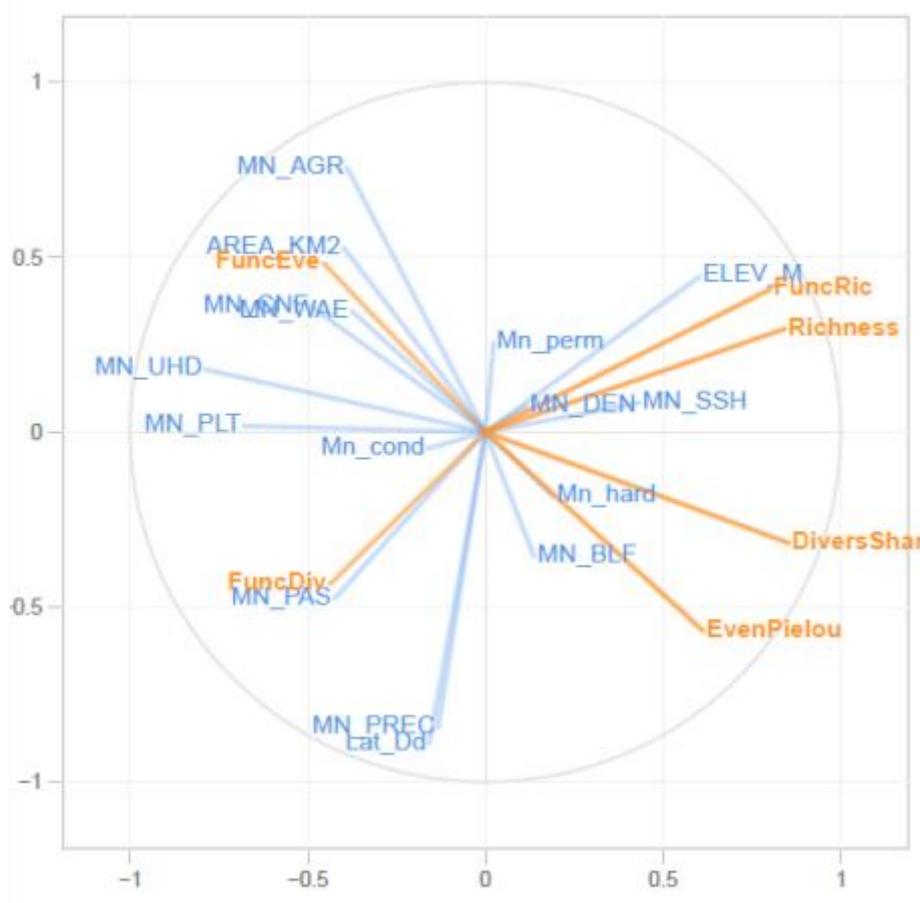


Figura 2. La representación gráfica del análisis de correlación canónica entre las métricas de diversidad y las variables geográficas ambientales.

Para las métricas de diversidad taxonómica, se pudo observar como tanto la riqueza taxonómica ($r=0.63$, $p<0.05$) como la Equitatividad taxonómica representada mediante el índice Pielou ($r=0.90$, $p<0.05$) tuvieron una fuerte correlación positiva y significativa con el índice de diversidad Shannon (Apéndice 8). Al contrario, la riqueza funcional ($r=-0.28$, $p<0.05$) y la Equitatividad funcional ($r=0.059$, $p<0.05$) no demostraron fuertes correlaciones con la diversidad



funcional. Cabe destacar la positiva correlación representativa que mantuvieron la riqueza taxonómica y la riqueza funcional ($r=0.80$, $p<0.05$) (Apéndice 8).

El área ocupada por infraestructuras urbanas fue la variable que más explicó el porcentaje de la varianza de la riqueza taxonómica (11.69%), la Equitatividad taxonómica (6.64%), diversidad taxonómica (13.79%), riqueza funcional (10.06%) y equitatividad funcional (6.67%), siendo una tendencia negativa en todas ellas a excepción de para Equitatividad funcional, que demostró una relación positiva. La altitud fue la variable geográfica que más explicó la variabilidad de la diversidad funcional (7.55%) (Tabla 1).

Las áreas ocupadas por matorral también explicaron gran parte de la varianza para los casos de la riqueza taxonómica (3.36%), diversidad taxonómica (2.08%), riqueza funcional (1.88%) y diversidad funcional (1.89%) (Tabla 1). Las coberturas urbanizadas y las coberturas de tipo matorral mantuvieron una correlación negativa entre sí ($r= -0.21$, $p<0.01$), reflejada en las tendencias opuestas de las métricas de diversidad.

Otra variable geográfica que influyó en la variabilidad de la diversidad fue el área ocupada por zonas agrícolas, aunque no representaba una elevada variabilidad, su presencia influyó en la variabilidad de la riqueza taxonómica (1.36%), la Equitatividad taxonómica (0.68%), la riqueza funcional (0.41%) y la Equitatividad funcional (1.46%), siendo en ambas dos métricas que median la Equitatividad donde más representa el porcentaje de la varianza (Tabla 1). Para la Equitatividad funcional, su relación con el área ocupada por zonas agrícolas fue negativa, mientras que para las otras métricas la relación fue positiva (Tabla 1).

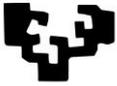
La altitud fue otro factor que demostró relación con la variabilidad de la diversidad. Esta explicó distintos porcentajes de la riqueza taxonómica (3.15%), diversidad taxonómica (0.95%), Equitatividad funcional (1.01%) y diversidad funcional (7.55%) (Tabla 1). En el caso de las dos primeras la relación fue positiva, mientras los valores de las métricas con enfoque funcional disminuyeron con la altitud (Tabla 1).

En lo que a las variables relacionadas con la litología se refiere, no explicó un elevado porcentaje de la varianza para cada caso, pero demostró tener relación con la riqueza taxonómica (1.62%), diversidad taxonómica (1.14%), riqueza funcional (0.92%) y la diversidad

Tabla 1. Los resultados de regresión múltiple mediante criterio BIC para la variación de las métricas de diversidad en función de las variables geográficas. En ellas se pueden observar la pendiente de la regresión, el porcentaje de varianza explicada por cada variable geográfica y el valor p del análisis de la varianza (ANOVA) para cada regresión.

Predictoras	Riqueza taxonómica		Equitatividad Pielou		Diversidad Shannon		Riqueza funcional		Equitatividad funcional		Diversidad funcional	
	Pendiente	S ² _{exp} (%)	Pendiente	S ² _{exp} (%)	Pendiente	S ² _{exp} (%)	Pendiente	S ² _{exp} (%)	Pendiente	S ² _{exp} (%)	Pendiente	S ² _{exp} (%)
Lat_Dd (exp)							-2.22e-21	5.11***				
ELEV_M (sqrt)	0.24	3.15***			0.01	0.95***			-1.58e-04	1.01***	-7.90e-04	7.55***
AREA_KM2 (log)			0.01	0.75***								
MN_PREC							3.35e-06	0.32***	-3.08e-06	0.79***		
MN_AGR (log)	0.57	1.36***	-0.009	0.68***			4.40e-04	0.41***	2.27e-04	1.46***		
MN_BLF (sqrt)												
MN_CNF (log)							-4.58e-04	0.97***				
MN_DEN (log)												
MN_PAS (sqrt)	6.36	0.68***										
MN_PLT (log)											8.91e-04	1.39***
MN_SSH (sqrt)	12.66	3.15***			0.80	2.08***	1.04e-02	1.88***	-5.32e-03	0.61***	-2.36e-02	1.89***
MN_UHD (log)	-1.06	11.69***	-0.02	6.64***	-0.09	13.79***	-1.58e-03	10.06***	5.19e-04	6.67***		
MN_WAE (log)	-0.34	1.16***									5.43e-04	0.32***
Mn_cond			-0.02	0.63***								
Mn_hard	3.31	1.62***			0.22	1.14***	2.76e-03	0.92***			-5.72e-03	0.74***
Mn_perm	-1.01	0.35***			-0.10	0.52***						

*** significa p<0.001



funcional (0.74%) (Tabla1). La relación fue positiva para la riqueza taxonómica, diversidad taxonómica y la riqueza funcional, mientras que la relación fue negativa para el caso de la diversidad funcional (Tabla 1).

Por último, las gráficas de dispersión realizadas para todas las métricas de diversidad, demostraron tener una gran afinidad con las variables ambientales que más explicaron la variabilidad de la diversidad para cada métrica (Figura 3). Sin embargo, añadiendo las demás variables geográficas filtradas en cada regresión múltiple, se pudo observar cómo

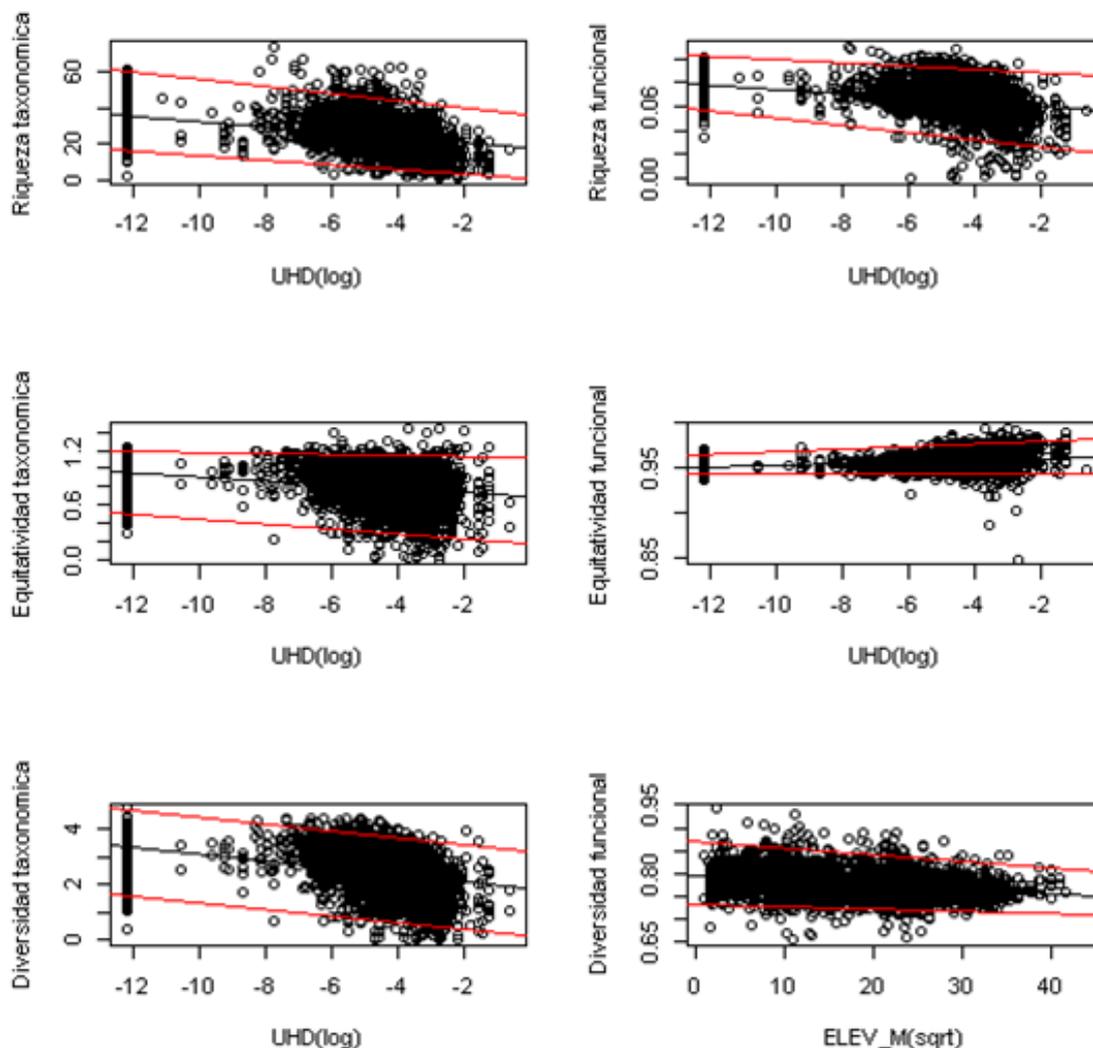


Figura 3. Las gráficas de dispersión entre las métricas de diversidad y la variable geográfica que explicó la mayor variabilidad para cada métrica. Se representan regresiones lineales y las líneas para las regresiones cuantiles de 2.5 y 97.5%.



cambiaba sensiblemente el aspecto de las diagramas de dispersión (Figura 4). Aunque se observó que no variaba en exceso los valores máximos y mínimos de cada métrica, para el caso de la riqueza taxonómica, la equitatividad taxonómica y la diversidad taxonómica, se

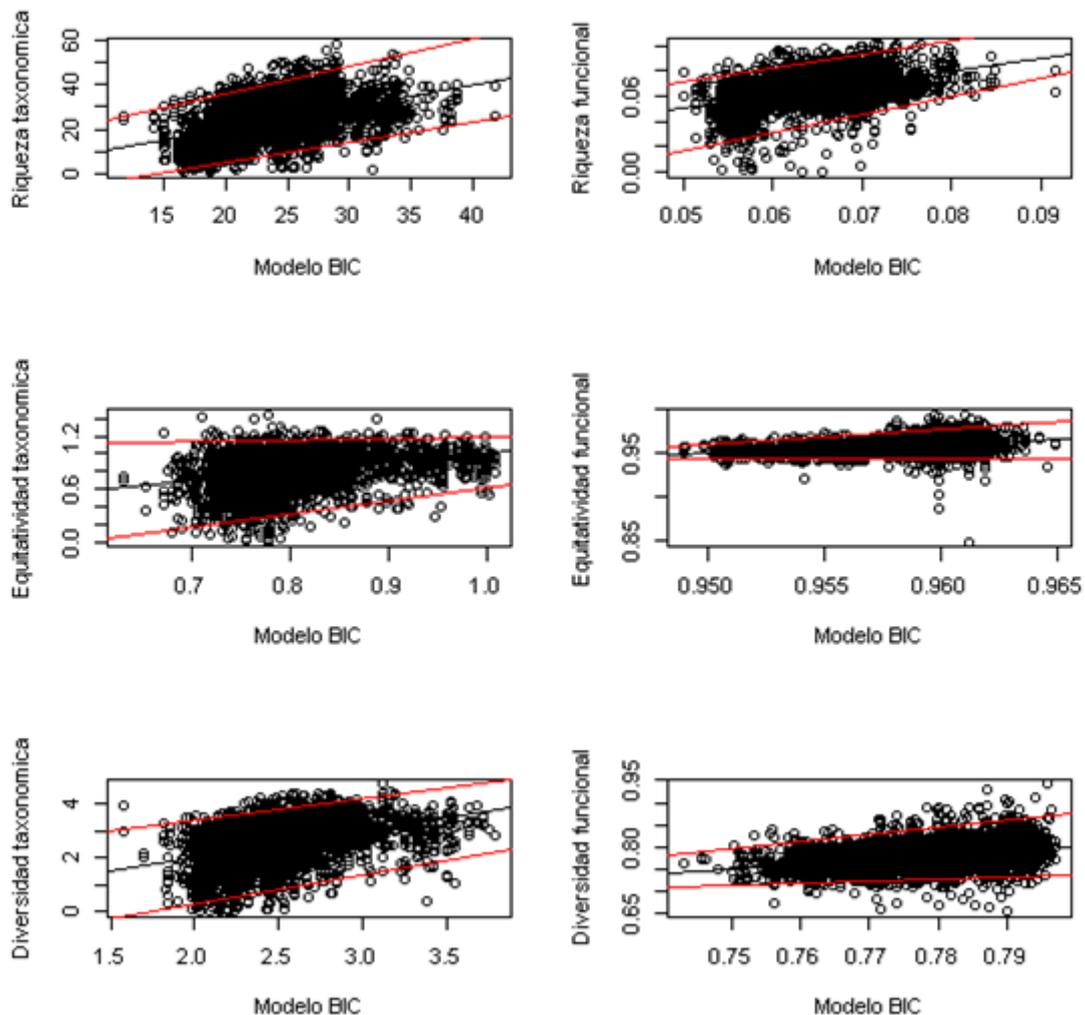


Figura 4. Las gráficas de dispersión entre cada una de las métricas de diversidad y el modelo BIC de cada regresión múltiple. Se representan regresiones lineales y las líneas para las regresiones cuantiles de 2.5 y 97.5%.

observó cómo aumentaron más los valores máximos del modelo explicativo en comparación a los valores mínimos, que apenas variaron. Por el contrario, en el caso de la equitatividad funcional disminuyeron más los valores mínimos del modelo explicativo en comparación al aumento de los máximos, que apenas variaron. Para la gráfica de la riqueza funcional, hubo una ligera disminución de los valores mínimos, pero en comparación aumentaron más los



valores máximos del modelo explicativo. Como modelo neutro observamos la diversidad funcional, que no variaron demasiado los máximos y mínimos del modelo explicativo.

Discusión

Trabajos clásicos de Margalef (1960, 1983) ya destacaban las grandes interacciones existentes entre los ecosistemas fluviales y el paisaje circundante. Esto significa que la variabilidad climática, geomorfológica y biológica de las cuencas fluviales condicionan fuertemente las características estructurales y funcionales de las comunidades fluviales (Hynes, 1970; Allan, 1995). Los resultados de este trabajo señalaron que el porcentaje de las áreas urbanizadas fue la extensión del suelo que más repercutió en la variabilidad biológica de las comunidades de invertebradas de agua dulce. En relación con esto, estudios previos han demostrado que los factores antropogénicos pueden llegar a jugar un papel más importante en determinación de las características del agua que los procesos naturales (Bahar et al., 2008). La actividad urbana está estrechamente relacionada con la entrada de residuos orgánicos, nutrientes y metales en los sistemas fluviales (Milesi et al., 2008).

La antropización de las cuencas además de incidir sobre la calidad del agua, generan cambios en el hábitat físico, ya que los sistemas fluviales se rectifican, canalizan o se elimina un tipo de sustrato como la madera (Opperman et al., 2006; Pompeu et al., 2005). Así, la presión antrópica puede reducir el hábitat apropiado y el alimento disponible para los invertebrados acuáticos, contribuyendo a la reducción de la diversidad taxonómica y funcional (Benke et al., 1981; Garie y McIntosh, 1986; Jones y Clark, 1987; Lenat y Crawford, 1994; Kennen, 1999). Los rasgos biológicos son filtrados frente a distintos impactos ambientales, lo que en general se traduce en la reducción de las especies que muestran rasgos muy especializados y aumentan la abundancia los que presentan rasgos con mayor carácter generalista (Clavel et al., 2011; Pool y Olden, 2012). El aumento de la equitatividad funcional que hemos observado en nuestro estudio solo se puede explicar mediante la redundancia funcional provocadas por las presiones antrópicas mencionadas. A la reducción de la diversidad funcional hay que añadir la homogenización (filtrado y selección) de los principales rasgos plesiomorficos que comparten los organismos tolerantes que les permite hacer frente y resistir al estrés, procurando reducir al máximo el impacto de las fluctuaciones ambientales (Southwood, 1977; Herbst, 2001), como por ejemplo el multiboltinismo, la reproducción asexual, los cuerpos esclerotizados más pequeños y las formas cilíndricas están relacionados con la capacidad de sobrevivir en hábitats con fuentes de estrés antropogénicos (Southwood, 1977; Buchwalter et al., 2008; Townsend y Hildrew, 1994). Aunque en nuestro estudio no nos hemos centrado en el análisis de esa selección de



rasgos, la reducción de la riqueza funcional defiende esta idea. Mientras tanto, esta tendencia de la diversidad funcional fue totalmente opuesta con la presencia de coberturas de tipo matorral, con lo que afirmamos que estas dos variables ambientales quedaron relacionadas a la hora de explicar la variabilidad de la diversidad.

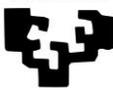
A la pérdida de la diversidad de macroinvertebrados por la presencia de zonas urbanizadas, en nuestro estudio hemos detectado un efecto de la cobertura de suelo de uso agrícola. Por un lado, la destrucción de las riberas para aprovechamiento agrícola provoca erosión del suelo, y por ende la entrada de sedimentos al río que pueden contribuir al incremento de la turbiedad del agua. Por otro lado, los usos del suelo agrícolas pueden dar lugar a importantes entradas de plaguicidas, fertilizantes y desechos de animales al río (Cooper, 1993), lo que llega alterar la calidad del recurso y la composición físico-química del agua. Además, de manera paralela, la pérdida de cobertura de bosques disminuye la capacidad de asimilación de contaminantes de fuentes difusas en el paisaje (Lowrance et al, 1984; Peterjohn y Correll, 1984).

Es conocida la influencia directa e indirecta que ejercen la salinización y la entrada de nutrientes sobre las comunidades acuáticas (Blumenshine et al., 1997; Tockner et al., 1999; Jeppesen et al., 2003; Wang et al., 2007). El nitrato es la forma de nitrógeno disuelto más común en las aguas residuales agrícolas, y con frecuencia se utiliza para evaluar la calidad del agua y la integridad ecológica del ecosistema (Smith et al., 2007). Esperábamos que la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades acuáticas se verían negativamente afectadas por la intensidad de los aprovechamientos agrícolas, que se caracterizan por las altas concentraciones de nitratos disueltos en el agua (Gallardo, 2009). Sin embargo, contrariamente a nuestra expectativa, la diversidad funcional macroinvertebrada aumento a mayor cobertura de suelo aprovechado por uso agrícola. Este aumento de la diversidad funcional puede estar relacionado con la disponibilidad de hábitats y recursos alimenticios en ríos con mayor riqueza en nutrientes (Gallardo, 2009). Tampoco pudimos descartar la hipótesis de un proceso colonizador de especies no nativas, excluyendo a los taxones nativos por competitividad, ya que generalmente, los taxones invasores son abundantes en lugares donde han sido perturbados por la actividad humana (Sakai et al., 2011). Estos taxones presentan ciertos rasgos que mejoran la tolerancia al estrés, y pueden sobrevivir y explotar recursos en espacios donde la habitabilidad para algunos taxones nativos desciende (Garbuz et al., 2008; Arribas et al., 2014), pudiendo generar asentamientos de nuevas comunidades que se adapten mejor a los cambios físico-químicos del agua provocadas por actividades agrícolas.



Nuestros resultados indicaron que la geología tenía una mínima influencia en la diversidad de macroinvertebrados en comparación a los usos del suelo. Estos resultados coinciden con otros estudios que han demostrado que los cambios de usos del suelo pueden enmascarar en cierto grado las influencias geológicas sobre las comunidades macroinvertebradas debido a los cambios en las propiedades físico-químicas del agua (Quinn y Hickey, 1990; Richards et al., 1997; Townsend et al., 1997, 2003). Aun así, la química del agua derivada de las características geológicas ejerce su efecto en los invertebrados a la hora del procesamiento del detritus (Egglisshaw, 1968), la osmorregulación (Willoughby y Mappin, 1988), las tasas de crecimiento (Huryñ et al., 1995) y la tipología del substrato (Minshall, 1984), los cuales afectan las estructuras de las comunidades acuáticas. Algunos autores subrayan que la distribución de un taxón está relacionada con su capacidad de resistir el estrés osmótico, o de otro modo, a las diferencias en las habilidades osmoregulatorias entre los taxones que se deben al costo de tener que desarrollar fuertes habilidades osmoregulatorias (Willoughby y Mappin, 1988; Hassell et al., 2006; Kefford et al., 2007). Sin embargo, en nuestros resultados se reflejó que la diversidad taxonómica y la riqueza funcional respondían positivamente a la dureza litológica, y por ende, menor conductividad. Esto puede estar relacionado con la preferencia de los macroinvertebrados hacia la conductividad acuática provocada por la carga de iones de origen geológico. Trabajos como el de Sánchez-Montoya et al (2007) han demostrado que la mayor diversidad de taxones se concentra en las cabeceras silíceas de ríos en elevadas altitudes. Por el contrario, una menor diversidad con moluscos como Thiaridae, Physidae y Planorbidae y crustáceos como Atyidae muestran una preferencia para los flujos en altitudes medias y con moderada a alta mineralización.

La altitud fue otra predictora que determino la diversidad macroinvertebrada. Es comúnmente conocido el descenso de la diversidad debido al gradiente altitudinal atribuida a la glaciación, los cambios climáticos, el aislamiento y los efectos directos de temperatura (Kownacka y Kownacki, 1972; Ormerod et al., 1994; Ward, 1994; Jacobsen et al., 1997). Nuestros resultados señalaron, apoyando la idea de otros trabajos, que la temperatura es una variable que determina la diversidad taxonómica y funcional de las especies (Erwin, 2009; Mayhew et al., 2008). En este sentido, la temperatura puede llegar a limitar la dispersión de los invertebrados. Para los insectos, el mecanismo de dispersión primario son los adultos voladores (Ward, 1992), mientras que para los taxones que no muestran fase adulta voladora, la dispersión se basa principalmente en el movimiento dentro de las masas de agua (Minckley, 1964; Hughes, 1969; Butler y Hobbs, 1982). Los taxones que muestran una dispersión acuática muy probablemente manifiestan límites de tolerancias a las condiciones físico-químicas del agua que pueden limitar la colonización de áreas muy lejanas a lo largo del curso fluvial, mientras



que el vuelo de los insectos es altamente dependiente de temperatura (Ward y Stanford, 1982; Ward, 1992). Sin embargo, en nuestro caso, la reducción de la diversidad taxonómica con la temperatura puede ser el resultado de una correlación entre la altitud y la cobertura de áreas urbanizadas y agrícolas en la cuenca, y por ende, estar respondiendo a la aparición de agentes perturbadores como los vertidos contaminantes.

Conclusiones

Nuestros resultados demuestran que la diversidad de macroinvertebrados en los cursos fluviales responde a las variables ambientales geográficas. Aunque el porcentaje de la variabilidad que llegan a explicar las variables geográficas trabajadas resulta bastante reducida (desde 0.32 a 13.79%, dependiendo de la métrica de diversidad), hay que subrayar que dado que las muestras incluidas fueron recogidas en distintos momentos del año y, con total seguridad, tras distintas perturbaciones de carácter local como vertidos puntuales, riadas... En general, nuestros resultados indican que las presiones antrópicas (cobertura de zonas urbanizadas o de uso agrícola) resultan ser más importantes que las variables de origen natural (como la precipitación, el tipo de geología o la altitud).

Bibliografía

- Allan, J. D. (1995) *Stream Ecology. Structure and Function of Running Waters*. Chapman y Hall, London. 388 pp.
- Aribas, P., Andujar, C., Abellan, P., Velasco, J., Millan, A. y Ribera, I. (2014) Tempo and mode of the multiple origins of salinity tolerance in a water beetle lineage. *Molecular Ecology*, 23, 360-373.
- Badyaev, A.V. (2005) Stress-induced variation in evolution: from behavioural plasticity to genetic assimilation. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272, 877-886.
- Bahar, M.M., Ohmori, H. y Yamamuro, M. (2008) Relationship between river water quality and land use in a small river basin running through the urbanizing area of Central Japan. *Limnology*, 9: 19-26.
- Benda, L., Miller, D. J., Andras, K., Bigelow, P., Reeves, G. y Michael, D. (2007) NetMap: A new tool in support of watershed science and resource management. *Forest Science*, 52:206-219.
- Benke, A.C., Willke, G.E., Parrish, F.K. y Stites, D.L. (1981) Effects of Urbanization on Stream Ecosystems. Report ERC07-81. Georgia Institute of Technology, Atlanta, GA, USA.
- Bonada, N., Dolédec, S. y Stutzner, B. (2007) Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, 13: 1658-1671.
- Bonada, N., Prat, N., Resh, V.H. y Stutzner, B. (2006) Developments in aquatic insect biomonitoring: A comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology*, 51: 495-523.
- Blumenshine, S. C., Vadeboncoeur, Y., Lodge, D. M., Cottingham, K. L. y Knight, S. E. (1997) Benthic-pelagic links: responses of benthos to water-column nutrient enrichment. *Journal of the North American Benthological Society*, 16: 466-479.
- Buchwalter, D.B., Cain, D.J., Martin, C.A., Xie, L., Luoma, S.N. y Garland, T. (2008) Aquatic insect ecophysiological traits reveal phylogenetically based differences in dissolved cadmium susceptibility. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 8321-8326.
- Butler, M. J., y HOBBS, H. H. (1982) Drift and upstream movement of invertebrates in a springbrook community ecosystem. *Hydrobiologia*, 89:153-159.



- Charvet, S., Statzner, B., Usseglio-Polatera, P. y Dumont, B. (2000) Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater biology*, 43: 277-296.
- Chevenet, F., Dolédec, S. y Chessel, D. (1994) A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31: 124-140.
- Clavel, J., Julliard, R. y Devictor, V. (2011) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 222-228.
- Cooper, C.M. (1993) Biological effects of agriculturally derived surface-water pollutants on aquatic systems - a review. *Journal of Environmental Quality*, Vol 22, pp.402-408.
- Cornwell, W. K., Schwikl, D. W. y Ackerly, D. D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87:1465-1471.
- D.O.C.E. (2000) Directiva 2000/60/CE del Parlamento Europeo y del Consejo de 23 de octubre de 2000 por la que se establece un marco comunitario de actuación en el ámbito de la política de aguas. D.O.C.E. L 327 de 22.12.00. 69 pp.
- Dolédec, S., Phillips, N., Scarsbrook, M., Riley, R.H. y Townsend, C.R. (2006) Comparison of structural and functional approaches to determining landuse effects on grassland stream invertebrate communities. *Journal of the North American Benthological Society*, 25: 44-60.
- Dolédec, S. y Statzner, B. (1994) Theoretical habitat templates, species traits and species richness: 548 plant and animal species in the Upper Rhone River and its Floodplain. *Freshwater Biology*, 42: 737-758.
- Dolédec, S. y Statzner, B. (2007) Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an assessment of specific types of human impact. *Freshwater Biology*, 53: 617-634.
- Egglisshaw, H. J. (1968) The quantitative relationship between bottom fauna and plant detritus in streams of different calcium concentrations. *Journal of Applied Ecology*, 5:731-740.
- Erwin, D.H. (2009) Climate as a driver of evolutionary change. *Current Biology*, 19, R575-R583.
- ESRI (2011) ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Estrela, T. y Quintas, L. (1996) El sistema integrado de modelización precipitación aportación SIMPA. *Revista de Ingeniería Civil*, 104:43-52.
- Ferreras, C. y Arozena, M.A. (1987) *Guía física de España: 2. Los bosques*. Alianza Editorial, Madrid.
- Gallardo, B. (2009) Aquatic community patterns across environmental gradients in a Mediterranean floodplain and their application to ecosystem restoration. Ph-D dissertation, Zaragoza-Girona.
- Garbuz, D.G., Zatepina, O.G., Przhiboro, A.A., Yushenova, I., Guzhova, I.V. y Evgenev, M.B. (2008) Larvae of related Diptera species from thermally contrasting habitats exhibit continuous up-regulation of heat shock proteins and high thermotolerance. *Molecular Ecology*, 17, 4763-4777.
- Garie, H.L. y McIntosh, A. (1986) Distribution of benthic macroinvertebrates in a stream exposed to urban runoff. *Water Resources Bulletin*, 22, 447-455.
- Gaston, K. J. (2009) Geographic range limits: achieving synthesis. *Proceeding of the Royal Society*, B 276, 1395-1406.
- Gayraud, S., Statzner, B., Bady, P., Haybachp, A., Scholl, F., Usseglio-Polatera, P. y Bacchi, M. (2003) Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology*, 48: 2045-2064.
- Grime, P.J. (1988) The CSR model of primary plant strategies - origins, implications and tests. *Plant Evolutionary Biology*, 371-393.
- GUADALMED Project (2002) Un proyecto para el estudio de la ecología y el estado ecológico de los ríos mediterráneos. Narcís Prat, Coordinator, University of Barcelona, Barcelona, Spain (<http://www.ecostrimed.net/>).
- Hassell, K.L., Kefford, B.J. y Nugegoda, D. (2006) Sub-lethal and chronic salinity tolerances of three freshwater insects: Cloeon sp and Centropilum sp (Ephemeroptera: Baetidae) and Chironomus sp (Diptera : Chironomidae). *Journal of Experimental Biology*, 209, 4024-4032.
- Heino, J. (2005) Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology*, 50: 1578-1587.
- Hepp, L.U. y Santos, S. (2009) Benthic communities of streams related to different land uses in a hydrographic basin in southern Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment*, 157: 305-318. [doi 10.1007/s10661-008-0536-7].
- Herbst, D.B. (2001) Gradients of salinity stress, environmental stability and water chemistry as a template for defining habitat types and physiological strategies in inland salt waters. *Hydrobiologia*, 466, 209-219.
- Hooper, D., Buchmann, N., Degrange, V., Díaz, S. M., Gessner, M. O., Grime, P., Hulot, F., Mermillod-Blondin, F., Van Peer, L., Roy, J., Symstad, A., Solan, M. y Spehn, E. M. (2002) Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. *Oxford University Press*, Oxford: 195-281.



- Hughes, D.A. (1969) Some factors affecting drift and upstream movements of *Gammarus pulex*. *Ecology*, 51: 301–305.
- Huryñ, A. D., Benke, A. C. y Ward, G. M. (1995) Direct and indirect effects of geology on the distribution, biomass, and production of the freshwater snail *Elimia*. *Journal of the North American Benthological Society*, 14:519–534.
- Hutchinson, G. E. (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. *Quantitative Biology*. 22:415–427.
- Hynes, H. B. N. (1970) *The Ecology of Running Waters*. Liverpool University Press, Liverpool. 555 pp.
- Jacobsen, D., Schultz, R., y Encalada, A. (1997) Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, 38:247–261.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Jensen, C., Faafeng, B., Hessen, D. O., Sondergaard, M., Lauridsen, T., Brettum, P. y Christoffersen, K. (2003) The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the arctic. *Ecosystems*, 6: 313–325.
- Jones, R.C. y Clark, C.C. (1987) Impact of watershed urbanization on stream insect communities. *Water Resources Bulletin*, 23, 1047–1055.
- Kefford, B.J., Nuggeoda, D., Zaluzniak, L., Fields, E.J. y Hassell, K.L. (2007) The salinity tolerance of freshwater macroinvertebrate eggs and hatchlings in comparison to their older life-stages: a diversity of responses - The salinity tolerance of freshwater macroinvertebrate eggs and hatchlings. *Aquatic Ecology*, 41, 335–348.
- Kennen, J.G. (1999) Relation of macroinvertebrate community impairment to catchment characteristics in New Jersey streams. *Journal of the American Water Resources Association*, 35, 939–954.
- Kirkpatrick, M. y Barton, N. H. (1997) Evolution of a species' range. *The American Naturalist*. 150, 1–23.
- Kownacka, M., y Kownacki, A. (1972) Vertical distribution of zoocenoses in the streams of the Tatra, Caucasus and Balkans Mts. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 16: 742–750.
- Larrañaga, A. (2008) Effects of eucalypt plantations and eutrophication on stream shredders through the analysis of biological traits and biochemical composition. Ph-D, University of the Basque Country.
- Lenat, D.R. y Crawford, J.K. (1994) Effects of land use on water quality and aquatic biota of three North Carolina Piedmont streams. *Hydrobiologia*, 294, 185–199.
- Lowrance, R., Todd, R., Fail, J., Hendrickson, O., Leonard, R. y Asmussen, L. (1984) Riparian forests as nutrient filters in agricultural watersheds. *BioScience*, 34:374–377.
- Margalef, R. (1960) Ideas for a synthetic approach to the ecology of running waters. *Int. Revueges. Hydrobiologia*, 45:133–153.
- Margalef, R. (1983) *Limnología*. Omega, Barcelona. 1010 pp.
- Martín Vide, J. y Olcina, J. (2001) *Climas y tiempos de España*. Madrid: Alianza Editorial. 258 pp.
- Mayhew, P.J., Jenkins, G.B., Benton, T.G. (2008) A long-term association between global temperature and biodiversity, origination and extinction in the fossil record. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Science*, 275, 47–53.
- Megan, M.H., Nash, M.S., Neale, A.C. y Pitchford, A.M. (2007) Biological integrity in mid-Atlantic coastal plains headwater streams. *Environmental Monitoring and Assessment*, 124: 141–156.
- Mellado, A., Alonso, M. L. S. y Gutierrez, M. R. V.A-G. (2008) Biological traits of stream macroinvertebrates from a semiarid catchment: patterns along complex environmental gradients. *Freshwater Biology*, 53: 1–21.
- Milesi, S.V., Biasi, C., Restello, R.M. y Hepp, L.U. (2008) Efeito de metais Cobre (Cu) e Zinco (Zn) sobre a comunidade de macroinvertebrados bentônicos em riachos do sul do Brasil. *Acta Scientiarum, Biological Science*, 30 (3): 283289.
- MIMAM (2000) *Libro blanco del agua en España*. Madrid: Ed. Ministerio de Medio Ambiente.
- Minckley, W. L. (1964) Upstream movements of *Gammarus* (Amphipoda) in Doe Run, Meade County, Kentucky. *Ecology* 45:195–197.
- Minshall, G. W. (1984) Aquatic insect-substratum relationships. Pages 358–400 in V. H. Resh and D. M. Rosenberg (editors). *The ecology of aquatic insects*. Praeger Publishers, New York.
- Mouillot, D., Dumay, O. y Tomasini, J. A. (2007) Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in brackish lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71:443–456.
- Ninyerola, M., Pons, X. y Roure, J.M. (2005) *Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. ISBN 932860-8-7. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra.
- Odum E.P. (1969) The strategy of ecosystem development. *Science, New Series*, vol. 164, No. 3877, 262–70.



- Opperman, J., Merenleder, A., y Lewis, D. (2006) Maintaining Wood in Streams: A Vital Action for Fish Conservation. ANR University of California, Publication 8157.
- Ormerod, S. J., Rundle, S. D., Wilkinson, S.M., Daly, G.P., Dale, K. M. y Juttner, I. (1994) Altitudinal trends in the diatoms, bryophytes, macroinvertebrates and fish of a Nepalese river system. *Freshwater Biology*, 32:309–322.
- Petchey, O. L., Hector, A. y Gaston, K. J. (2004) How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 85:847–857.
- Peterjohn, W. T. y Correll, D. L. (1984) Nutrient dynamics in an agricultural watershed: observations on the role of a riparian forest. *Ecology*, 65:1466–1475.
- Pielou, E.C. (1966) The Measurement of Diversity in Different Types of Biological Collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13, 131–144.
- Pompeu P. S., Alves, C. B. M. y Callisto, M. (2005) The effects of urbanization on biodiversity and water quality in the Rio das Velhas basin, Brazil. *American Fisheries Society Symposium*, 47:11–22.
- Pool, T.K. y Olden, J.D. (2012). Taxonomic and functional homogenization of an endemic desert fish fauna. *Diversity and Distributions*, 18, 366–376.
- Pugh, G.J.F. (1967) Strategies in fungal ecology. *Transactions of the British Mycological Society*, 75, 1–14.
- Quinn, J.M. y Hickey, C.W. (1990). Characterisation and classification of benthic invertebrate communities in 88 New Zealand rivers in relation to environmental factors. New Zealand. *Journal of Marine and Freshwater Research*, 24: 387–409.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0 (<http://www.R-project.org>).
- Richards, C., Haro, R.J., Johnson, L.B. y Host, G.E. (1997) Catchment and reach-scale properties as indicators of macroinvertebrate species traits. *Freshwater Biology*, 37: 219–230.
- Rivas-Martínez, S., Penas, A. y Díaz, T.E. (2004) Bioclimatic and biogeographic maps of Europe (www.globalbioclimatics.org/form/maps.htm).
- Robles, S., Toro, M. y Alba-Tercedor, J. (2002) Aportaciones al conocimiento de la ecología y distribución de *Prosopistoma pennigerum* (Müller, 1785) en la Península Ibérica. *Libro de Resúmenes del XI Congreso de la Asociación Española de Limnología*. Madrid, junio de 2002.
- Rosenberg, D.M. y Resh, V.H. (1993) *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. Chapman and Hall, New York: 488 pp.
- Roy, A.H., Rosemond, M.J., Paul, M.J. Y Wallace, J.B. (2003) Stream macroinvertebrate response to catchment urbanization (Georgia, USA). *Freshwater Biology*, 48: 329–346.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., et al (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 305–332.
- Sanchez-Montoya, M.M., Puntí, T., Suarez, M.L., Vidal-Abarca, M.R., Rieradevall, M., Poquet, J.M., Zamora-Munoz, C., Robles, S., Alvarez, M., Alba-Tercedor, J., Toro, M., Pujante, A., Munne, A. y Prat, N., 2007. Concordance between ecotypes and macroinvertebrate assemblages in Mediterranean streams. *Freshwater Biology*, 52: 2240–2255.
- Schwarz, G. (1978) Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics*, 6, 461–464.
- Shannon, C. E. y Weaver, W. (1949) *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- SIOSE (2005) Proyecto SIOSE. Sistema de Información de Ocupación del Suelo en España. Dirección General del Instituto Geográfico Nacional, Subdirección General de Producción Cartográfica. Ministerio de Fomento. Gobierno de España (<http://www.siose.es>).
- Smith, A. J., Bode, R. W. y Kleppel, G. S. (2007) A nutrient biotic index (NBI) for use with benthic macroinvertebrate communities. *Ecological Indicators*, 7: 371–386.
- Snelder, T. H., Pella, H., Wasson, J. G. y Lamouroux, N. (2008) Definition procedures have little effect on performance of environmental classifications of streams and rivers. *Environmental Management*, 42:771– 788.
- Southwood, T.R.E. (1977) Habitat, templet for ecological strategies - Presidential-address to British Ecological-Society, 5 January 1977. *Journal of Animal Ecology*, 46, 337–365.
- Statzner, B. (2001) Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition on invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology*, 2: 73–85.
- Statzner, B., Bonada, N. y Dolédec, S. (2008) Biological attributes discriminating invasive from native European stream macroinvertebrates. *Biological Invasions*, 10: 517–530.
- Statzner, B., Hildrew, A.G. y Resh, V.H. (2001) Species traits and environmental constraints: Entomological research and the history of ecological theory. *Annual Review of Entomology*, 46: 291–316.



- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M. y Usseglio-Polatera, P. (2002) *Invertébrés d'eau douce. Systematique, biologie, écologie (2nd corrected impression)*. CNRS éditions, Paris.
- Tockner, K., Pennetzdorfer, D., Reiner, N., Schiemer, F. y Ward, J. V. (1999) Hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danube, Austria). *Freshwater Biology*, 41: 521-535.
- Townsend, C.R., Arbuckle, C.J., Crowl, T.A. y Scarsbrook, M.R. (1997) The relationship between land use and physicochemistry, food resources and macroinvertebrate communities in tributaries of the Taieri River, New Zealand: a hierarchically scaled approach. *Freshwater Biology*, 37: 177-191.
- Townsend, C.R., Dolédec, S., Norris, R., Peacock, K. y Arbuckle, C.R. (2003) The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: description and prediction. *Freshwater Biology*, 48: 768-785.
- Townsend, C.R., Dolédec, S. y Scarsbrook, M.R. (1997) Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: A test of habitat templet theory. *Freshwater Biology*, 37: 367-387.
- Townsend, C.R. y Hildrew, A.G. (1994) Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, 31: 265-275.
- Usseglio-Polatera, P., Bournaud, M., Richoux, P. y Tachet, H. (2000a) Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species trait databases? *Hydrobiologia*, 422/423: 153-162.
- Usseglio-Polatera, P., Bournaud, M., Richoux, P. y Tachet, H. (2000b) Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology*, 44: 563-568.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. y Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.
- Vondracek, B., Blann, K.L., Cox, C.B., Nerbonne, J.F., Mumford, K.G. y Nerbonne, B.A. (2005) Land use, spatial scale, and stream systems: lessons from an agriculture region. *Environmental Management*, 36: 775-791.
- Wang, L. Z., Robertson, D. M. y Garrison, P. J. (2007) Linkages between nutrients and assemblages of macroinvertebrates and fish in wadeable streams: implication to nutrient criteria development. *Environmental Management*, 39: 194-212.
- Ward, J. V. (1992) *Aquatic insect ecology. Volume 1: biology and habitat*. John Wiley and Sons, New York
- Wiens, J. (2011) The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366, 2336-2350.
- Ward, J. V. (1994) Ecology of alpine streams. *Freshwater Biology*, 32:277-294.
- Ward, J.V. y Stanford, J. A. (1982) Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 27:97-117.
- Willoughby, L.G. y Mappin, R.G. (1988) The distribution of *Ephemerella-ignita* (Ephemeroptera) in streams - the role of pH and food resources. *Freshwater Biology*, 19, 145-155.



Apéndice 1. Los rasgos y sus categorías biológicas que describen las características funcionales de los taxones invertebrados utilizados en este trabajo.

- (1) Tamaño potencial máximo (mm): ≤ 2.5 ; $>2.5-5$; $>5-10$; $>10-20$; $>20-40$; $>40-80$; >80 .
- (2) Duración del ciclo vital: ≤ 1 año; >1 año.
- (3) Numero de ciclos por año: >1 ; 1; <1 .
- (4) Estadios acuáticos: huevo; larva; ninfa; imago.
- (5) Reproducción: ovoviviparidad; huevos aislados, libres; huevos aislados, fijados al sustrato; huevos agrupados libres; huevos agrupados pegados al sustrato; huevos en la vegetación (endofíticas); huevos terrestres; reproducción asexual.
- (6) Dispersión: acuática pasiva; acuática activa; aérea pasiva; aérea activa.
- (7) Formas de resistencia: huevos; estatoblastos; gémulas; capullos; células contra la desecación; diapausa o dormancia; ninguna.
- (8) Respiración: tegumento; branquia; plastrón; espiráculo (aérea); vesícula hidrostática (aérea).
- (9) Locomoción y relación con el sustrato: nadador en superficie; nadador; andadores; Excavadores (epibentónicos); Intersticiales (endobentónicos); Temporalmente fijados al sustrato; Permanentemente fijados al sustrato.
- (10) Alimento: microorganismos; detritus < 1 mm; detritus de planta ≥ 1 mm; micrófitas vivientes; macrófitas vivientes; animales muertos >1 mm; microinvertebrados vivos; macroinvertebrados vivos; vertebrados.
- (11) Modo de alimentación: absorción; ingestión de sedimento fino; triturador; ramoneador; filtrador; perforador (planta o animal); depredador; parasito.
- (12) Distribución transversal: cauce del río; bancos, ramificaciones conectadas; estanques; ramificaciones no conectadas; pantanos, turberas; aguas temporales; lagos; aguas subterráneas.
- (13) Distribución longitudinal: crenon; epiritron; metaritrón; hiporitrón; epipotamon; metapotamon; estuario; fuera del sistema fluvial.
- (14) Altitud: tierras bajas (<1000 m); nivel piedemonte (1000-2000 m); nivel alpino (>2000 m).
- (15) Región biogeográfica: 2 : Pirineos; 4 : Alpes; 8 : Voges, Jura, Macizo Central; 13a : tierras bajas (oceánicas); 13b : tierras bajas (mediterráneas).
- (16) Sustrato: cantos rodados, adoquines, piedras; grava; arena; limo; macrófitos; micrófitos; ramas, raíces; detritus orgánicos.
- (17) Velocidad del caudal: nulo; lento (< 25 cm s⁻¹); medio (25-50 cm s⁻¹); rápido (> 50 cm s⁻¹).
- (18) Nivel trófico: oligotrófico; mesotrófico; eutrófico.
- (19) Salinidad: agua dulce; agua salobre.



(20) Temperatura: frío (< 15°C); calor (> 15°C); euritermo.

(21) Saprobidad: xenosapróbico; oligosapróbico; β-mesosapróbico; α-mesosapróbico; polisapróbico.

(22) pH: ≤ 4; > 4-4.5; > 4.5-5; > 5-5.5; > 5.5-6; > 6.

Apéndice 2. Diferentes métodos de muestreo y materiales utilizados para el muestreo de macroinvertebrados bentónicos para las diferentes campañas en cada estación de muestreo.

Campañas de muestreo	Método de muestreo	Tamaño de poro (μm)	Marco red de muestreo (cm)
CHC	kick	500	25 de base
CHE	kick	300-500	25 x 50
IH CANTABRIA	kick	500	25 de base
URA	kick	500	25 x 25
GUADALMED	kick	500	25 de base
Larrañaga et al, 2003	Surber	500	30 x 30

Apéndice 3. Las descripciones y los códigos de cada variable geográfica y métrica de diversidad utilizadas en este trabajo.

Variables	Códigos
Riqueza taxonómica	Richness
Equitatividad Pielou	EvenPielou
Diversidad Shannon-Wiener	DiversShan
Riqueza funcional	FuncRic
Equitatividad funcional	FuncEve
Diversidad funcional	FuncDiv
Área de la Cuenca (km ²)	AREA_KM2
Altitud (m)	ELEV_M
Latitud (grado decimal)	Lat_Dd
Pluviometría (mm)	MN_PREC
Zonas agrícolas (%)	MN_AGR
Áreas de bosques de hoja ancha (%)	MN_BLF
Áreas de bosques de coníferas (%)	MN_CNF
Áreas sin vegetación (%)	MN_DEN
Áreas de pastos (%)	MN_PAS
Áreas de matorrales (%)	MN_SSH
Áreas de plantaciones forestales (%)	MN_PLT
Áreas urbanizadas (%)	MN_UHD
Humedales o agua libre (%)	MN_WAE
Permeabilidad litológica	Mn_perm
Dureza litológica	Mn_hard
Conductividad litológica	Mn_cond



Apéndice 4. Diferentes estadísticos descriptivos que resumen los valores de cada variable geográfica para este trabajo. Entre ellas la media (med), la desviación estándar (DE), el valor máximo (max) y el valor mínimo (min) para cada variable.

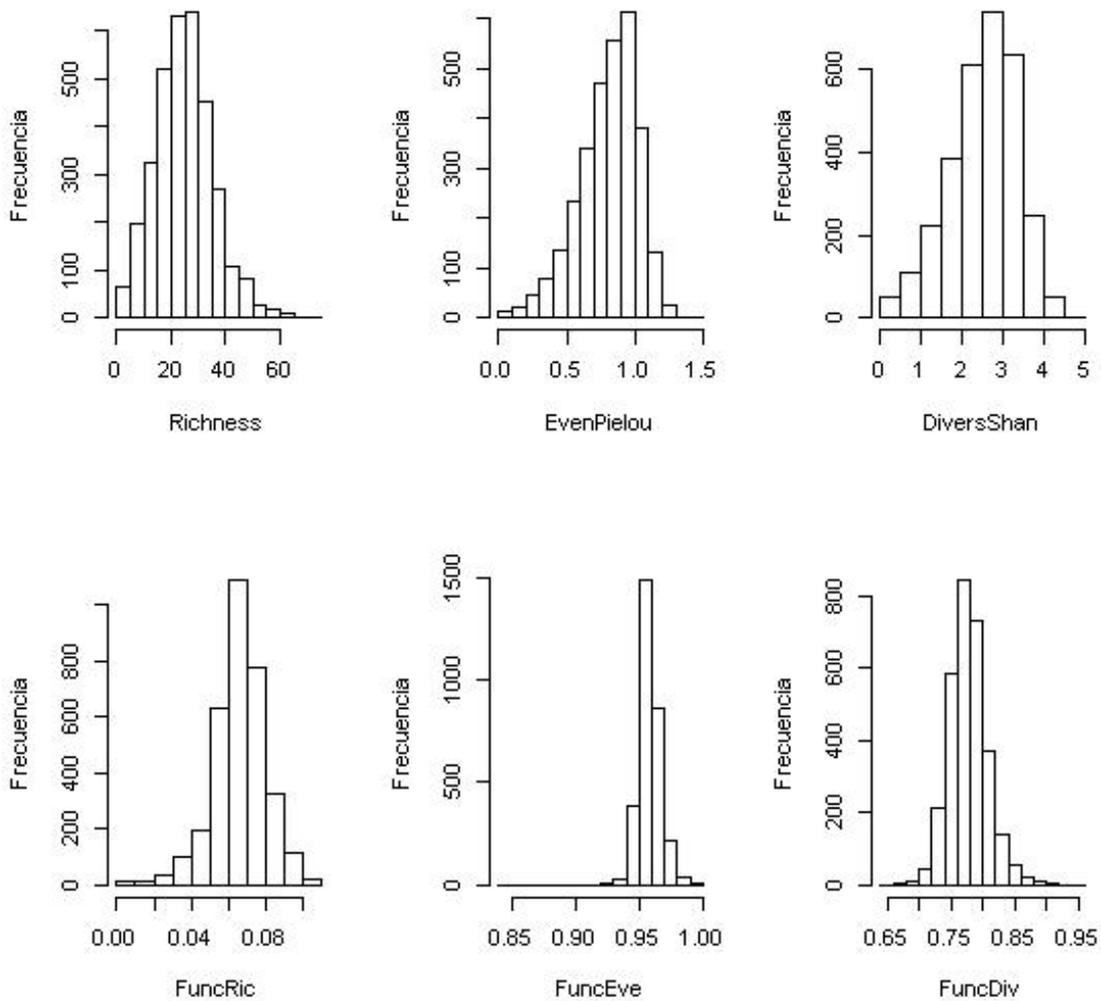
Variables	Med	DE	Max	Min
AREA_KM2	1095.01	5931.24	83602.83	0.16
ELEV_M	397.82	338.48	1940.00	1.00
Lat_Dd	42.50	1.31	43.60	36.10
MN_PREC	1114.50	366.09	2261.19	288.00
MN_AGR	0.10	0.16	0.94	0.00
MN_BLF	0.21	0.16	0.98	0.00
MN_CNF	0.11	0.15	0.90	0.00
MN_DEN	0.05	0.09	0.75	0.00
MN_PAS	0.22	0.14	0.98	0.00
MN_SSH	0.19	0.14	0.90	0.00
MN_PLT	0.06	0.09	0.86	0.00
MN_UHD	0.02	0.03	0.54	0.00
MN_WAE	0.00	0.00	0.11	0.00
Mn_perm	2.55	0.57	5.00	0.15
Mn_hard	2.51	0.45	5.00	0.00
Mn_cond	2.43	0.81	4.97	0.24

Apéndice 5. Diferentes software informáticos y fuentes de datos utilizados para el cálculo de la pluviometría y la delimitación de cada cuenca de drenaje para cada estación de muestreo, así como la resolución del raster utilizado para cada desarrollo en las diferentes campañas de muestreo.

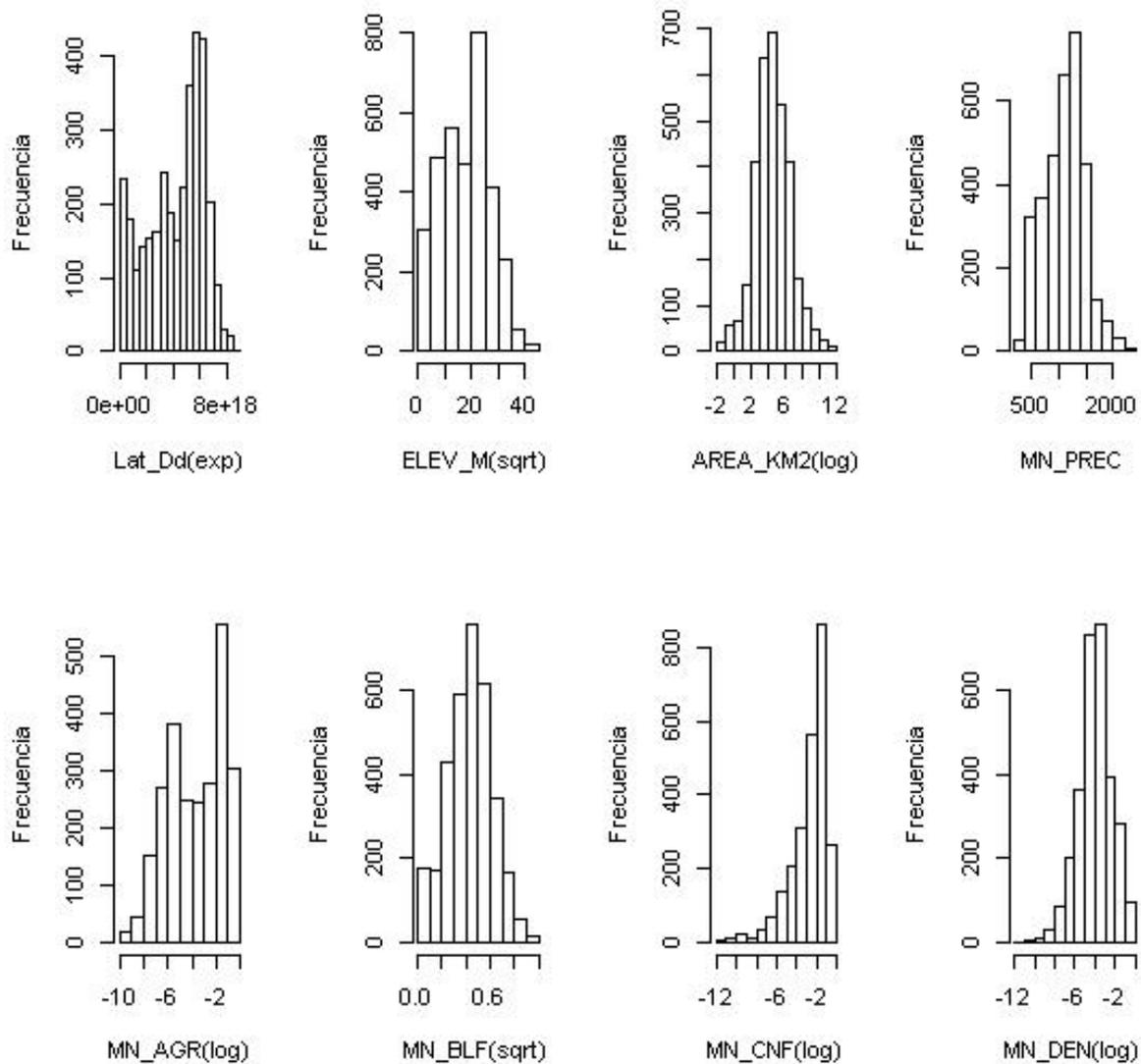
Campañas de muestreo	Software informático	Resolución raster MDE	Fuente datos pluviométricos	Resolución raster pluviométrico
CHC	NetMap	30 m	SIMPA*	1 km
CHE	NetMap	30 m	SIMPA*	1 km
IH CANTABRIA	NetMap	30 m	SIMPA*	1 km
URA	NetMap	30 m	SIMPA*	1 km
GUADALMED	ArcGIS	25 m	ACDPI*	0.2 km
Larrañaga et al, 2003	ArcGIS	25 m	ACDPI*	0.2 km

SIMPA* significa modelo Simulación Precipitación-Aportación (Estrela et al., 1996)

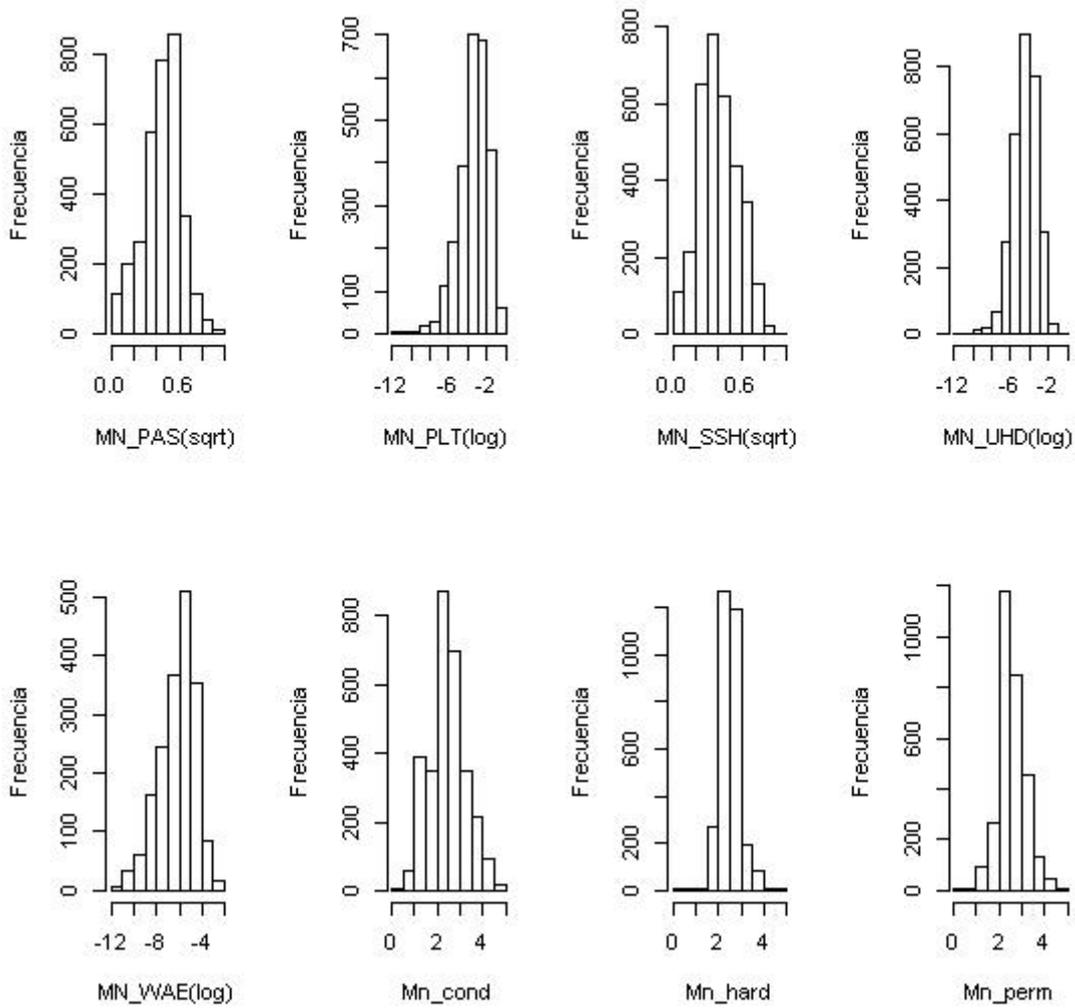
ACDPI* significa Atlas Climático Digital de la Península Ibérica (Ninyerola et al., 2005)



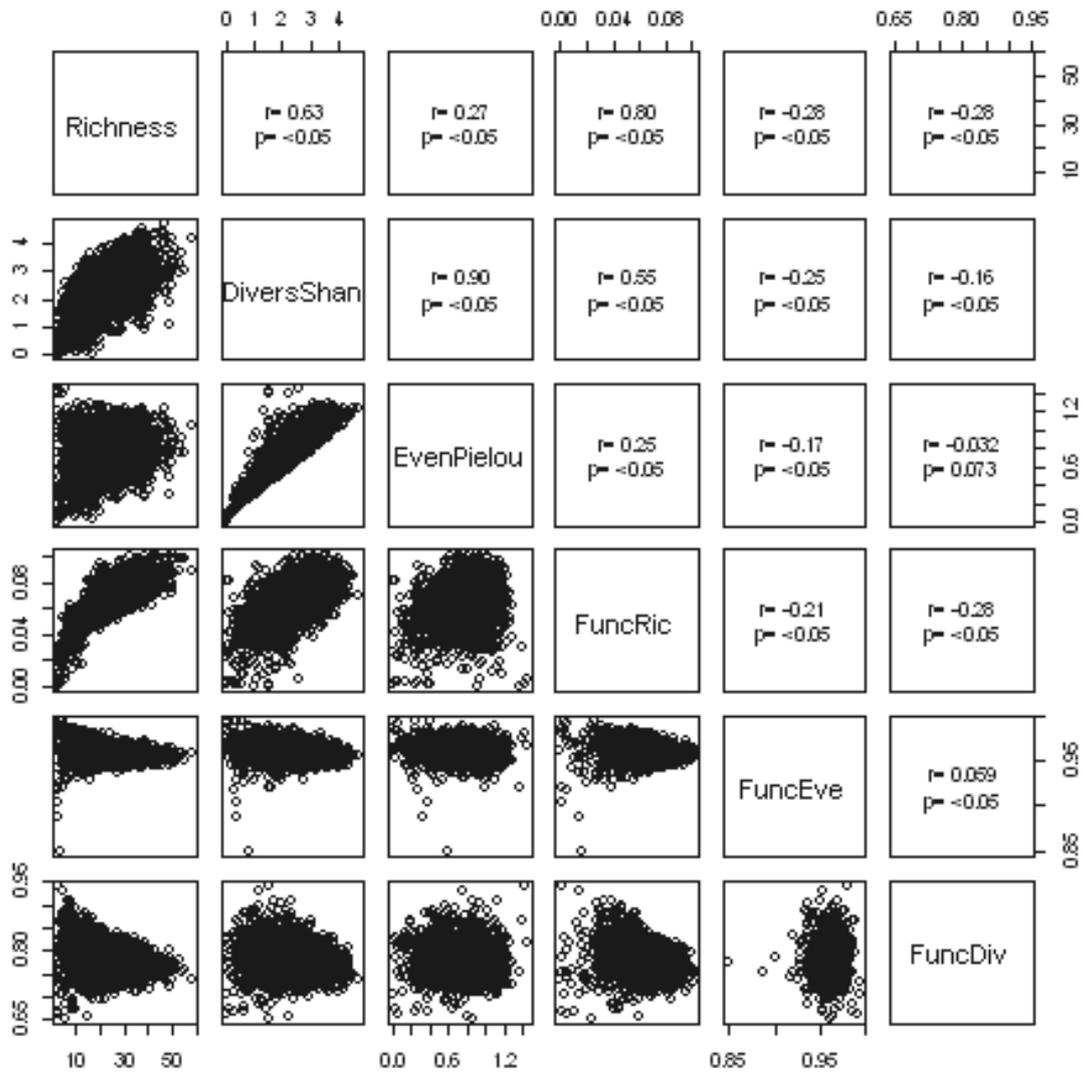
Apéndice 6. Los histogramas para cada métrica de diversidad sin transformar.



Apéndice 7a. Los histogramas para cada variable geográfica ambiental transformada.



Apéndice 7b. Los histogramas para cada variable geográfica ambiental transformada.



Apéndice 8. Diagramas de dispersión entre las métricas de diversidad. Se pueden observar tanto el coeficiente de correlación Pearson (r) como el valor de significancia de la correlación (valor p).