

Time to leave or to stay: Responses of aquatic invertebrates to flow intermittence



Guillem Folch de la Iglesia

Tutora:

Dr. Núria Bonada Caparrós

Departamento de Biología Evolutiva,
Ecología i Ciencias Ambientales (UB)

Tutor:

Dr. Miguel Cañedo-Argüelles Iglesias

Departamento de Biología Evolutiva,
Ecología i Ciencias Ambientales (UB)

Máster de Biodiversidad

Barcelona, 17 de septiembre del 2020



**UNIVERSITAT DE
BARCELONA**

Departament de Biología Evolutiva,
Ecología i Ciències Ambientals



Facultat de Biologia

FEHM^{lab}
RESEARCH GROUP
Freshwater Ecology, Hydrology & Management

Time to leave or to stay: Responses of aquatic invertebrates to flow intermittence

Guillem Folch de la Iglesia

Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales

Máster de Biodiversidad, 17 de septiembre de 2020

Estudiante:

Guillem Folch de la Iglesia

Tutora:

Dr. Núria Bonada Caparrós

Departamento de Biología Evolutiva,
Ecología i Ciencias Ambientales (UB)

Tutor:

Dr. Miguel Cañedo-Argüelles Iglesias

Departamento de Biología Evolutiva,
Ecología i Ciencias Ambientales (UB)

Abstract:

Temporary rivers are those that go through a period of drought for a time. In these types of rivers, rewetting is known as the return of the water flow. In Mediterranean basins, temporality defines the diversity and composition of its macroinvertebrate community. Temporary river taxa developed biological traits related to resilience and resistance strategies such as tolerate drought resting in the hyporheic zone of river sediments, known as a seedbank, waiting for suitable environmental conditions. We assessed the importance of drought-resistant taxa in Mediterranean temporary rivers and determined how the macroinvertebrate community reorganizes during rewetting in terms of traits. We sampled the sediments of five rivers in Sant Llorenç del Munt Natural Park during the dry period. A little part of them were used to determine their granulometry and the rest were flooded under laboratory conditions. After 32 days of experiment, no aquatic macroinvertebrates were found alive in the samples despite the heterogeneity of sediment types. During the rewetting season of the same year, we also sampled the macroinvertebrate community of those rivers. After identifying them, we analyzed their biological traits and discovered that the community was dominated by taxa with resilience traits related to dispersal capabilities, whereas a small proportion has some resistance traits. Taking into account that highly seasonal and predictable environmental fluctuations, like drought in the Mediterranean climate, lead organisms to synchronize their life cycles with the events, the results suggest that the rewetting community is largely dependent on the capacity of the taxa to synchronize their maturity with the arrival of the dry season and disperse to drought-refuges like perennial water bodies. Moreover, drought-resistant taxa existing in rewetting's community may had not been in the sediments because of the large investment of resources needed to generate resistance forms and preferred the numerous perennial pools.

Tabla de contenido

1. INTRODUCCIÓN	1
2. METODOLOGÍA	4
2.1. Área de estudio.....	4
2.2. Ensayo de rewetting experimental	6
2.3. Determinación granulométrica	9
2.4. Caracterización de la comunidad del rewetting	10
2.5. Análisis de la comunidad del rewetting	11
3. RESULTADOS.....	13
3.1. Respuesta frente al ensayo del rewetting experimental	13
3.2. Granulometría del sedimento	14
3.3. Rasgos biológicos de la comunidad del <i>rewetting</i>	15
4. DISCUSIÓN	17
5. AGRADECIMIENTOS	23
6. BIBLIOGRAFÍA	24
7. MATERIAL SUPLEMENTARIO	31
Anexo I	31
Anexo II	32
Anexo III	33
Anexo IV	35

1. INTRODUCCIÓN

Los ríos conforman solamente el 0.49% de la ya reducida proporción de aguas dulces superficiales, pero aun así son la principal fuente de obtención de agua para los humanos (Gleick, 1993). No todos los ríos llevan agua durante todo el año (ríos perennes), sino que muchos de ellos (ríos temporales) pasan por un periodo de sequía total o parcial que puede llegar a durar años (Williams, 1996; Stubbington & Datry, 2013) y finaliza con el “rewetting”, que sería el momento en el cual volvemos a encontrar agua superficial en el cauce y, normalmente, coincide con el reinicio del corriente (Boulton *et al.*, 2017). El grado de estacionalidad, la predictibilidad de los eventos extremos (sequía e inundaciones), el caudal, la presencia de pozas, junto con otros factores, permiten caracterizar el régimen hidrológico de un río temporal (hidrotipos temporales) y, en base a éste, se han descrito diferentes categorías que pueden ser consultadas en las publicaciones de Uys & O’Keeffer (1997) y CHJ *et al.* (2018). Pese a ello, la clasificación de los regímenes temporales siempre ha variado en función del autor y, para solucionar este problema, Gallart *et al.* (2017) desarrolla una herramienta que permite clasificarlos en base a la medición de unas variables fijas que caractericen al río de forma objetiva para que facilite su uso multidisciplinario.

Al contrario de la idea generalizada de que los ríos temporales son poco frecuentes, se trata de uno de los ecosistemas fluviales más comunes del mundo (Fritz *et al.*, 2006; Nadeau & Rains, 2007; Datry *et al.*, 2014). Podemos encontrarlos repartidos por todo el mundo: desde las zonas templadas, donde su presencia parece menos evidente (Williams, 1996; Larned *et al.*, 2010; Stubbington *et al.*, 2017), hasta las regiones áridas y semiáridas, en las cuales se convierten en el ecosistema fluvial dominante (Boulton & Suter 1986). De la misma forma, en el clima mediterráneo encontramos que los ríos temporales se hallan ampliamente representados, conformando partes importantes de sus cuencas (Gasith & Resh, 1999; Bonada & Resh, 2013). Un claro ejemplo es la cuenca del río Júcar, en la cual se ha observado que los ríos temporales constituyen hasta un 20% de todas sus masas de agua (CHJ, 2016).

Las comunidades biológicas de los ecosistemas fluviales vienen definidas por variables abióticas y bióticas que modulan su estructura y composición (Menéndez *et al.*, 2007), siendo las primeras las que acaban teniendo un efecto determinante sobre las comunidades a medida que las condiciones físicas se hacen más severas (Peckarsky, 1983; Uys & O’Keeffer, 1997). En las cuencas de la zona mediterránea podríamos decir que la temporalidad es un elemento clave que lleva la comunidad biológica hasta sus límites y define la diversidad existente (Bonada & Resh, 2013). La severidad de esta temporalidad no viene definida solamente por características ecológicas de tipo cuantitativo como el caudal o la duración de la sequía (Williams, 1996), sino también por variables cualitativas como la existencia de pozas, las fases

sin agua en el cauce o las fases del flujo de agua superficial (Gallart *et al.*, 2012; CHJ *et al.*, 2018). De esta forma, se ha demostrado que la pérdida periódica del flujo de agua superficial (intermitencia de la corriente), ya sea quedando un cauce con pozas aisladas o secándose el curso completamente, es el reto más importante al que se enfrenta la comunidad de organismos acuáticos de ríos temporales (Smith & Wood, 2002). Por este motivo, la desecación de los cursos provoca importantes repercusiones sobre la comunidad y los procesos abióticos que ocurren en ella (Datry, 2014; Datry *et al.*, 2017).

Todos los fenómenos que intervienen en la desecación del cauce se reflejan en la comunidad de macroinvertebrados afectando a su diversidad y composición (Meyer *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2003; Datry *et al.*, 2007). En general, se ha demostrado que los macroinvertebrados presentan una baja resistencia (capacidad de mantenerse frente a una perturbación) al periodo seco pero una elevada resiliencia (capacidad recuperar la comunidad al estado anterior a la perturbación) (Stubington & Datry, 2013; Bogan *et al.*, 2015, 2017).

Aun así, diferentes estudios han demostrado la existencia de ciertos taxones con rasgos adaptativos adecuados (ciclos vitales, comportamentales y morfológicos) para su persistencia en ríos temporales (Lytle & Poff, 2004). De esta manera serían excluidos aquellos taxones más dependientes de la permanencia del agua, como los macroinvertebrados de ciclos bivoltinos y multivoltinos (Boulton, 2003), hecho que desemboca en la existencia de diferencias significativas en la composición de macroinvertebrados entre cauces perennes y temporales, pese a ser geográficamente próximos (Smith & Wood, 2002).

Entre las adaptaciones que permitirían a ciertos grupos de macroinvertebrados resistir el periodo de sequía encontraríamos cambios comportamentales, los cuales consisten en el uso de refugios tanto en pozas que aún conservan agua como entre los sedimentos de la zona hiporreica que mantienen una cierta humedad (Boulton, 1989; Robson *et al.*, 2013). Otras adaptaciones incluirían cambios fisiológicos y morfológicos, como la presencia de estadios tolerantes a la desecación como huevos, larvas enquistadas y adultos activos o en estado de diapausa (Williams, 1996). En la misma línea de adaptaciones también encontramos un desarrollo del cuerpo quitinizado para evitar la pérdida de agua, la respiración mediante plastrón o espiráculo y, además, una baja reofilia (Datry *et al.*, 2014). También se han encontrado adaptaciones en los ciclos vitales, como la sincronía entre los estadios terrestres y las fases secas del cauce (Salavert *et al.*, 2008). Finalmente, desde un punto de resiliencia, se ha encontrado una tendencia a aumentar la capacidad de dispersión de forma aérea o natatoria para volver desde los refugios una vez se ha iniciado el *rewetting* (Stanley *et al.*, 1994). Ambas estrategias de afrontar la sequía del cauce se pueden traducir como formas de dispersión, ya sea en el espacio mediante la resiliencia o en el tiempo a través de la resistencia,

y que interaccionan negativamente entre ellas mediante *trade-offs* (e.g. el plecóptero *Mesocapnia arizonensis* entra en estado de dormición durante la sequía, permitiendo su dispersión temporal, pero los machos no pueden dispersarse en el espacio al ser ápteros; Bonada *et al.*, 2017).

Diferentes estudios han interpretado la permanencia de ciertos taxones de invertebrados acuáticos entre los sedimentos del cauce durante las fases secas como un *banco de semillas*, ya que resistirán en ellos minimizando su exposición al ambiente terrestre en el que se ha convertido el cauce hasta la llegada del *rewetting* y, con él, contribuirán a recuperar la comunidad existente previa a la perturbación más rápidamente (Boulton, 1989; Larned *et al.*, 2007; Stubbington *et al.*, 2009). La reactivación de este *banco de semillas* también ha pasado por un proceso adaptativo que evita respuestas impulsivas de activación ante posibles lluvias aisladas durante el periodo seco que acabarían provocando una elevada mortalidad (Brendonck & De Meester, 2003) pero, al mismo tiempo, la activación se produce tan temprano como sea posible para evitar la pérdida de competencia y tener suficiente tiempo para completar su desarrollo (Williams, 2006). El *banco de semillas* de invertebrados puede permanecer a la espera de las condiciones ideales del *rewetting* durante numerosos meses como sería en el caso de Copepoda, Cladocera y Chironomidae mediante sus formas de resistencia (Williams & Hynes, 1976; Boulton, 1989 ; Tronstad *et al.*, 2005) pero lo cierto es que el tiempo de resistencia varía en función del taxón y, de hecho, se ha observado que la resistencia y resiliencia de las comunidades de invertebrados acuáticos disminuye a medida que se extiende el periodo seco, afectando negativamente a la riqueza de especies tras el *rewetting* (Boulton, 2003; Larned *et al.*, 2007). En definitiva, pese a la aparente adaptación de los invertebrados de ríos temporales sus estrategias son especialmente ventajosas en zonas con sequías anuales y regulares (Bogan *et al.*, 2015) pero no sucede lo mismo frente a perturbaciones impredecibles del ciclo hidrológico, como cambios en la intensidad o duración de la estación seca, los cuales pueden llegar a poner en peligro la persistencia de la comunidad de invertebrados acuáticos (Lytle & Poff, 2004; Bogan *et al.*, 2017).

Varios investigadores de alrededor del mundo han contribuido con sus hallazgos a entender el uso práctico de los sedimentos como refugio por parte de las comunidades de macroinvertebrados durante las sequías (e.g. Boulton & Lloyd, 1992; Larned *et al.*, 2007; Stubbington *et al.*, 2009; Datry *et al.*, 2012), pero ninguno de ellos ha incluido un sistema con épocas secas regulares año tras año como es el clima mediterráneo. Por este motivo, englobado dentro del proyecto MECODISPER financiado por el Plan Nacional de Investigación y que pretende adquirir un mayor conocimiento sobre la ecología de metacommunidades en ríos temporales, se plantea el siguiente estudio. Los objetivos son

evaluar la importancia de las diferentes estrategias de resistencia que utilizan los macroinvertebrados en ríos mediterráneos y determinar cómo se reorganiza la comunidad de macroinvertebrados durante del evento de *rewetting* en cuanto a sus rasgos biológicos se refiere. Predecimos que: (i) encontraremos taxones de macroinvertebrados en el sedimento que apuesten por la dispersión temporal mediante mecanismos de resistencia cuando se inicie el periodo de sequía; y (ii) la comunidad resultante del proceso de *rewetting* estará caracterizada por una combinación de taxones con rasgos resistentes y otros con estrategias de resiliencia.

2. METODOLOGÍA

2.1. Área de estudio:

El estudio se llevó a cabo en el Parque Natural de Sant Llorenç del Munt i l'Obac situado al noreste de España (41°81' N; 1°71' E) en el área metropolitana de Barcelona con una extensión total cercana a las 13.700 ha. El área posee un clima típicamente mediterráneo, con lluvias durante el invierno que pueden llegar a ser torrenciales en primavera y otoño, mientras que el verano se caracteriza por un periodo de sequía severo en la mayoría de años. El parque es montañoso con un rango de altura entre los 280 y 1100 m.s.n.m. y que está geológicamente dominado por terreno kárstico muy permeable que drena rápidamente las masas de agua después de pocos días de llover. Toda esa agua se dirige hacia acuíferos kársticos situados mayoritariamente en cotas bajas que descargan dando origen a ríos perennes. El área es mayoritariamente boscosa con una vegetación dominada por la encina (*Quercus ilex*) y el pino blanco (*Pinus halepensis*), aunque puntualmente también posee zonas de matorrales y afloramientos rocosos. Los incendios son perturbaciones recurrentes en la zona, el último que afectó al parque fue en el año 2003 y llegó a quemar un total de 1500 ha protegidas. Debido al número de pueblos que lo rodean y a la cercanía con Barcelona es un atractivo turístico, las últimas cifras duplican el número visitantes anuales en comparación a principios de siglo llegando hasta los 200.000 visitantes al año.

El estudio se centró en diferentes cursos de agua pertenecientes al parque natural: las rieras de Santa Creu, Rellinars, Talamanca y Gaià; que forman parte de la cuenca del río Llobregat, el cual nace en el Prepirineo y desemboca en el Mediterráneo con una longitud total de 175 km. Hemos tomado todos estos cursos como ejemplo de ríos temporales mediterráneos debido a la marcada temporalidad del caudal de forma regular año tras año, en especial durante los meses de verano. Al mismo tiempo, los cursos de agua seleccionados cubren un gradiente hidrológico amplio, ya que muestran diferencias en cuanto a temporalidad de caudal

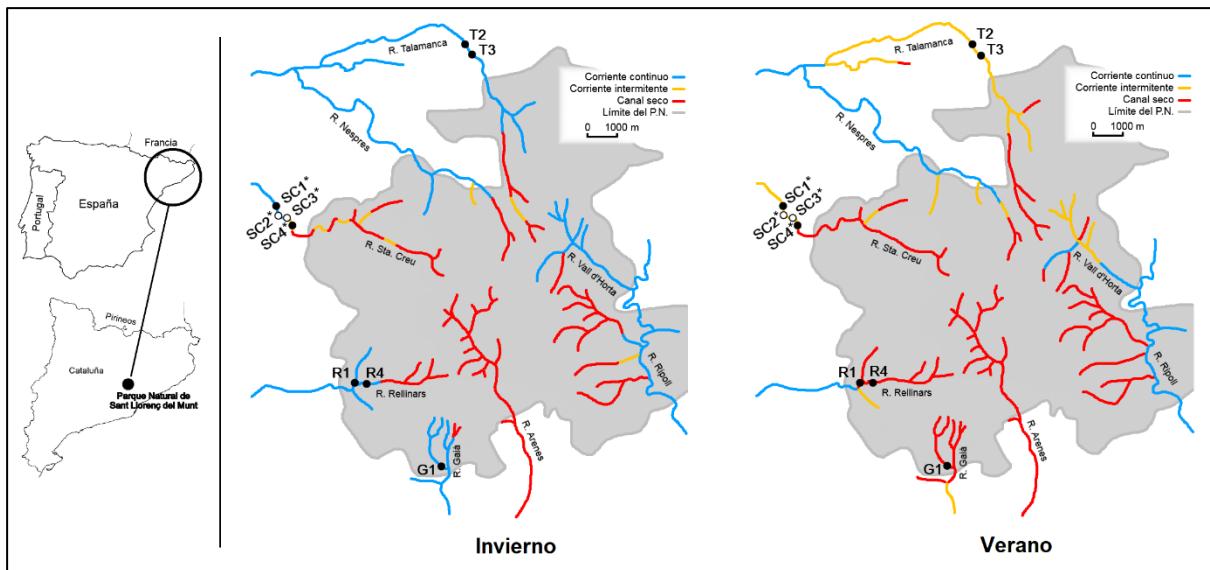


Figura 1. Mapa del Parque Natural de Sant Llorenç del Munt que muestra, entre otros, los diferentes cauces que se han usado en este estudio y su estado de corriente durante las estaciones invierno y verano según datos recogidos en Rieradevall *et al.* (1999). Los puntos negros indican los diferentes lugares donde se extrajeron las muestras de sedimento para el experimento de *rewetting*. Con “*” aparecen marcados los puntos utilizados en los muestreos del *rewetting*. Los círculos vacíos indican puntos solo usados para el muestreo de campo del *rewetting*. Modificado de: Bonada *et al.* (2007).

(Fig. 1). La riera de Santa Creu resulta ser el más efímero de todos, solamente llevando agua tras constantes episodios de lluvias en los meses húmedos y con algunas pozas temporales, seguida de cerca por la riera de Rellinars, también con un carácter efímero, pero menos estricto, y la riera de Gaià. Por último, encontramos la riera de Talamanca con un carácter intermitente que también se secará durante ciertos períodos dependiendo de las condiciones climáticas de años previos, pero, aun así, sigue siendo el más húmedo de todo el conjunto. La temporalidad entre cursos se puede observar a través de los datos de caudal recogidos en cada salida de campo del estudio en la Figura 2 y en la tabla del Anexo I. El carácter de estos datos viene influenciado por repetidos años de temperaturas cálidas (12,9 - 13,3 °C de temperatura media anual entre 2015 y 2019) y sequía prolongada (381,6 - 623,0 mm de precipitación acumulada anual durante el mismo periodo), según datos recogidos por la estación meteorológica de Sant Llorenç Savall, situada al este del parque. Cabe destacar que 2018 fue un año excepcionalmente lluvioso (1.088,6 mm acumulados), hecho que explicaría el abundante caudal de todos los cursos en enero.

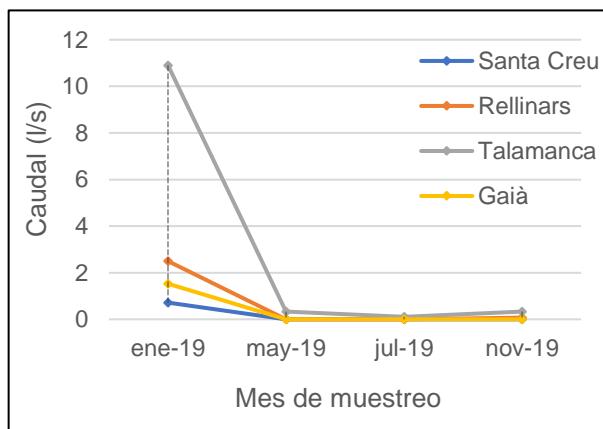


Figura 2. Los datos de caudal recogidos de forma puntual en los muestreos indican una variación notable del caudal a lo largo del año.

2.2. Ensayo de rewetting experimental:

Para diseñar este experimento se tomaron como referencia diferentes ensayos de *rewetting* realizados anteriormente por diversos investigadores (Tabla 1). En cada curso fluvial a estudiar se seleccionaron entre uno y dos puntos de donde extraer las muestras de sedimento durante el mes de julio (Fig. 3). Los criterios a seguir para determinar un punto de muestreo consistían en localizar tramos secos que estuviesen incluidos en el proyecto MECODISPER pero que, al mismo tiempo, incluyesen pozas con signos de haberse secado recientemente y conservando humedad en el sedimento. Cada muestra estaba conformada por 5 L de sedimento que habían sido extraídos mediante una pala hasta unos 15 cm de profundidad. Por otro lado, se descartaron aquellos guijarros con tamaños muy superiores a los 10 mm. Las muestras fueron llevadas al laboratorio donde quedaron privadas de agua hasta principios de octubre.

Una vez reanudado el experimento en octubre, las muestras fueron llevadas a una cámara ambiental regulada con un ciclo día/noche de 13h:11h y a 20 °C donde cada una fue vertida a un acuario distinto con capacidad para 20 L y se le añadieron 15 L de agua desclorada. Estos acuarios fueron equipados con compresores para oxigenar el agua (Fig. 3). Una mayor duración del experimento nos permitiría, por un lado, obtener macroinvertebrados en un estado del ciclo identificable taxonómicamente (Jackson & Sweeney, 1995) y, por otro, permitiría obtener una mayor respuesta al efecto de inundación (Wickson *et al.*, 2012), la cual se relaciona con el tiempo que necesitan los macroinvertebrados con resistencia a la desecación para reactivarse a través de sus diferentes estrategias. Una mayor duración del experimento también conllevaba el riesgo de la aparición de un ambiente anóxico en el sedimento que podría afectar al banco de semillas de macroinvertebrados. Por este motivo, el experimento de *rewetting* se llevó a cabo a lo largo de 32 días, que es el número máximo de días establecido en el experimento de Datry *et al.* (2012) sin haber sufrido anoxia en el sedimento. Una vez se preparó cada acuario con su respectivo sedimento, éstos fueron muestreado en los días $t = 1, 8, 16, 24$ y 32 removiendo previamente el agua de los acuarios para que los invertebrados acuáticos entraran en suspensión y seguidamente se usaba una red de mano de 250 μm durante un tiempo total de 30 segundos para capturarlos. El hecho de muestrear desde el primer día de ensayo se basa en evitar la depredación de huevos y larvas por parte de posibles macroinvertebrados depredadores que hubieran restado en el sedimento seco. Cada día de muestreo se corregía el volumen de agua perdido por evaporación añadiéndole más. Una vez llegados a $t = 32$ se filtró toda el agua de cada acuario mediante otra red de 250 μm y posteriormente las muestras de sedimento fueron limpiadas con agua y filtradas con la misma red en busca de ejemplares enterrados en el sedimento.

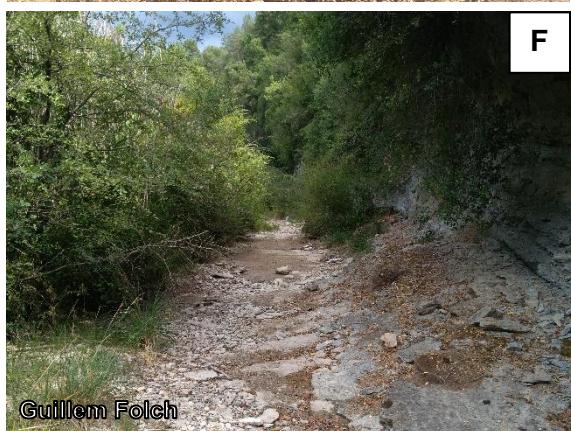


Figura 3. Muestras gráficas (A-G) de los lugares muestreados para extraer el sedimento: Santa Creu (SC1 = A; SC4 = B), Rellinars (R1 = C; R4 = D), Talamanca (T2 = E; T3 = F) y Gaià (G1 = G). Se puede observar (H) el experimento de *rewetting* llevándose a cabo de las instalaciones de la UB.

Tabla 1. Listado de los diferentes estudios que han llevado a cabo un *rewetting* experimental bajo condiciones controladas y resumen de las principales ideas de cada uno de ellos que se tuvieron en cuanto a la hora de diseñar el experimento de nuestro estudio.

Información recogida	Boulton & Lloyd, 1992	Stanley et al., 1994	Paltridge et al., 1997	Larned et al., 2007	Stubbington et al., 2009	Chester & Robson, 2011	Datry et al., 2012	Storey & Quinn, 2013
Muestra recolectada	17x17x7 cm (x14)	80 cm ² Cores	5cm Prof., 40 cm ²	20 cm Prof., 2.5 L	1 kg (x2)	Arena superficial, 0.5 m Ø	10 cm Prof., 2.5 L	10 cm Prof., 12.5 L
Capacidad del contenedor	4 L	Bolsas de plástico	4 L	8 L	10 L	Jarras	8 L	18 L
Tipo de agua	Agua destilada (2L)	Agua destilada	Agua destilada	Agua declorada (5L)	Agua declorada	Agua destilada	Agua declorada (5L)	Agua declorada
Tiempos del experimento	1, 2, 3, 7, 10, 14, 21, 28 días	24 horas	1, 7, 14 días	17 días	28 días	Diariamente (1a semana), 21 días	1, 4, 8, 16, 32 días	0.5, 3, 8, 14, 21 días
Método de recolección	Red de 50 µm	Elutriación y red de 50 µm	Red de 60 µm	Elutriación y red de 63 µm	Revisión diaria	Revisión diaria y red de 64 µm	Elutriación y red de 200 µm	Red de 125 µm
Preservación	-	70% Etanol	4% Formaldehído	70% Isopropilo	10% Formaldehído	-	96% Etanol	-
Extras	Interior con luz natural Añaden agua diariamente para mantener un volumen constante	-	-	Cámara ambiental (15 °C y ciclo día-noche) Cubierta de malla (1 mm) Oxigenadores con piedras de aire	Temperatura ambiental Cubierta de malla perforada con algodón bloqueando Oxigenadores	-	Cámara ambiental (20 °C y ciclo día-noche) Cubierta de malla (1 mm) Oxigenadores	Temperatura regulada (15 °C) Guijarros limpiados por separado bajo una red Oxigenadores con piedras de aire

Todas las muestras, una vez recolectadas, fueron conservadas en etanol al 70% para posteriormente ser examinadas en el laboratorio bajo una lupa estereoscópica. Con ella se identificaron los ejemplares de invertebrados acuáticos que se encontraban vivos en el momento de la recolección hasta el nivel taxonómico más bajo posible mediante la ayuda de la clave de Tachet *et al.* (2010).

2.3. Determinación granulométrica:

Con el objetivo de observar la variedad de sustratos muestreados a lo largo de los diferentes puntos, se decidió analizar la granulometría de los sedimentos extraídos. En el día del experimento $t = 32$, justo después de filtrar el contenido de agua de los acuarios, pero antes de pasar a limpiar y filtrar el sedimento, se separó una parte del sustrato de cada acuario para determinar su granulometría. Cada una de las muestras de sedimento pasó por una limpieza inicial (Fig. 4A) que consistía en verterla a un tamiz con una luz de malla 200 μm y lavarla con agua durante un tiempo, de esta manera las partículas finas $<200 \mu\text{m}$ que ninguno de nuestros tamices podía retener sobrepasaban el tamiz junto al agua y eran recogidas en una bandeja inferior para finalmente ser separadas a nuevos recipientes. Tanto las muestras de sedimento limpias como las que contenían las partículas $<200 \mu\text{m}$, fueron secadas a una temperatura de 60 °C constantes en una estufa de laboratorio durante un periodo de entre una semana y un mes, en función del contenido de agua y humedad, hasta asegurarse de su estado completamente seco. Una vez concluido el secado, las muestras con sedimento grueso fueron pesadas y, finalmente, fueron vertidas a una columna de tamices con diferentes luces de malla: 200 μm , 500 μm , 1 mm, 1.5 mm, 5 mm y 10 mm (Fig. 4B). La columna de tamices fue zarandeada durante un minuto en cada muestra para separar sus diferentes componentes. Las fracciones de sedimento resultantes a lo largo del proceso fueron pesadas en una balanza de precisión y se calcularon las proporciones de la masa obtenida en cada uno de los tamices con respecto a la masa total original de la muestra de sedimento seca.



A



B

Figura 4. Diferentes instrumentos utilizados en el análisis granulométrico para la limpieza de las partículas más finas (A) y el fraccionamiento en función del tamaño de grano (B).

2.4. Caracterización de la comunidad del rewetting:

El muestreo de la comunidad de macroinvertebrados de la riera de Santa Creu se realizó durante la cuarta y última campaña de muestreos del proyecto MECODISPER, que tuvo lugar en el mes de noviembre durante el *rewetting* del curso. Por este motivo, el método de muestreo utilizado para este apartado siguió los pasos establecidos en el protocolo de muestreo del proyecto MECODISPER, al igual que se usaron los mismos lugares de muestreo del SC1 al SC4 (Fig. 5).

Esta parte del estudio consistía en realizar un muestreo semicuantitativo de los diferentes hábitats que componen el tramo que estudiábamos (e.g. rápidos, pozas, entre carófitos, márgenes) de manera que el esfuerzo de muestreo fuese proporcional en todos los hábitats de importancia. En cada uno de los puntos de muestreo el procedimiento seguido fue el mismo: Se localizaban los diferentes microhábitats y en cada uno el sustrato era pateado repetidas veces con la intención de que los macroinvertebrados entraran en suspensión con el agua, al mismo tiempo, se colocaba una red de 250 µm a contracorriente para finalmente capturar los ejemplares. Debido a que esta acción siempre acaba removiendo mucho limo, algas y otras partículas, se vertía el contenido de la red en una bandeja donde se eliminaba el material más grueso y se separaban los invertebrados más evidentes por tamaño o facilidad para introducirlos en viales de plástico. La muestra restante de la bandeja era filtrada de nuevo a través de la red, limpiada de limos e introducida en un recipiente etiquetado junto al vial. Todas las muestras fueron preservadas con etanol al 70% y conservadas en una cámara congeladora a -18 °C hasta su examinación.

La separación e identificación de los ejemplares capturados en las diferentes muestras se realizó en el laboratorio bajo una lupa binocular hasta alcanzar el nivel taxonómico más bajo posible en todos los casos, aunque en Diptera solamente se llegó hasta el nivel de familia a excepción de en Chironomidae que se clasificó hasta subfamilia. Los ejemplares fueron identificados siguiendo los criterios de la clave dicotómica de Tachet *et al.* (2010) principalmente, aunque en algunos casos fue necesario recurrir a otras guías más específicas, como Vieira-Lanero (2000) en el caso de Tricoptera. Una vez identificados fueron separados y preservados en viales etiquetados con etanol al 90% con la intención de ser usados para posteriores análisis genéticos de metapoblaciones en el marco del proyecto MECODISPER.



José Fernández

Figura 5. Estado en el que se encontraba el punto de muestreo SC4 durante el *rewetting*.

2.5. Análisis de la comunidad del rewetting:

Una vez obtenido el listado de ejemplares identificados en las muestras de Santa Creu en otoño (Anexo II) se pretendió describir la comunidad resultante del *rewetting* en función de los rasgos biológicos de resistencia y resiliencia (Tabla 2). Para ello, tomando como referencia la selección propuesta por Datry *et al.* (2014), consideramos que la resistencia de los organismos a la desecación estaba compuesta por rasgos como: las formas de resistencia que pueden desarrollar los taxones y los mecanismos de respiración que pueden usar. Por otro lado, acordamos que la resiliencia eran todas esas estrategias que permitían la dispersión de los individuos por el espacio para favorecer su supervivencia como: el tamaño máximo del cuerpo, la longitud de las alas de las hembras, la esperanza de vida de los adultos, sus formas de dispersión y la frecuencia con la que los encontramos en la corriente. Adicionalmente se analizaron otra serie de rasgos que complementarían a las estrategias de resiliencia ya que contribuyen al éxito ecológico de los taxones que las poseen: la duración del ciclo vital, el número de generaciones al año y la fecundidad a lo largo del ciclo vital.

El siguiente paso fue conocer qué rasgos presentaban los diferentes taxones identificados. La asignación de los rasgos a escala de presencia/ausencia resulta poco precisa debido a la existencia de variabilidad intra-taxonómica, ya que un mismo taxón puede tener a presentar unos rasgos u otros en función del ambiente en el que se encuentra y, además, puede haber variabilidad entre especies del mismo género (Bonada & Dolédec, 2018). Por este motivo, Chevenet *et al.* (1994) planteó una serie de procedimientos mediante análisis de correspondencia que permitirían crear tablas de afinidad de una especie con diferentes categorías de una variable. En base a ello, Tachet *et al.* (2010) y Sarrejemejane *et al.* (2020) recopilaron información de diferentes fuentes para construir sus propias tablas de rasgos en las que la afinidad del taxón para cada categoría era definida mediante una puntuación de 0 a 3, siendo este último el que representa una afinidad más robusta. A partir de este material se elaboró, por un lado, una matriz que relacionase los diferentes rasgos seleccionados con el listado de taxones identificados en el laboratorio (Anexo III). Por otro lado, se elaboró otra matriz constituida por las abundancias relativas de los diferentes taxones respecto a cada uno de los puntos muestreados en la riera de Santa Creu (Anexo IV). Posteriormente se realizó la multiplicación de ambas matrices construidas anteriormente mediante el paquete “ade4” (Dray & Dufour, 2007) que puede ser descargada dentro del programa R (R Development Core Team) para obtener finalmente una matriz que relacionase la proporción de las diferentes categorías de cada rasgo con cada uno de los cuatro puntos muestreados. Adicionalmente, también se tuvo en cuenta la riqueza de taxones encontrados en cada punto de muestreo.

Tabla 2. Diferentes rasgos biológicos junto a sus categorías describirían la comunidad resultante de macroinvertebrados tras el *rewetting*. ¹: Tachet *et al.* (2010); ²: Sarremejane *et al.* (2020).

Rasgos biológicos	Categorías	Código
Tamaño máximo del cuerpo (mm) ¹	< 2,5 2,5 – 5 5 – 10 10 – 20 20 – 40 40 – 80 > 80	a1 a2 a3 a4 a5 a6 a7
Longitud de las alas en hembras (mm) ²	< 5 5 – 10 10 – 15 15 – 20 20 – 30 30 – 40 40 – 50 50 – 60	b1 b2 b3 b4 b5 b6 b7 b8
Ciclo vital ¹	≤ 1 año > 1 año	c1 c2
Esperanza de vida del adulto ²	< 1 semana 1 semana – 1 mes 1 mes – 1 año > 1 año	d1 d2 d3 d4
Número de generaciones ¹	< 1 1 > 1	e1 e2 e3
Fecundidad por vida ²	< 100 huevos 100 – 1000 huevos 1000 – 3000 huevos >3000 huevos	f1 f2 f3 f4
Tipo de dispersión ¹	Acuática pasiva Acuática activa Aérea pasiva Aérea activa	g1 g2 g3 g4
Frecuencia en la deriva ²	Rara Ocasional Frecuente	h1 h2 h3
Forma de resistencia ¹	Huevos o Estatoblastos “Cocoons” Células contra la desecación Diapausa Ninguna forma de resistencia	i1 i2 i3 i4 i5
Respiración ¹	Tegumento Branquias Plastrón o Espiráculo Estigmas Vesículas hidrostáticas	j1 j2 j3 j4 j5

3. RESULTADOS

3.1. Respuesta frente al ensayo del rewetting experimental:

A lo largo del experimento de *rewetting* se registraron un total de 587 individuos en todas las muestras de sedimento rehidratadas. Los diferentes ejemplares de invertebrados identificados estaban distribuidos entre 3 taxones terrestres y 4 taxones acuáticos (Tabla 3).

Pese a la inundación del sedimento, la mayor parte de individuos recolectados en el experimento pertenecían al medio terrestre como es el caso de Oribatida (Acarina) que viven entre el sedimento alimentándose de un amplio espectro de materiales y llegaron a representar hasta el 82,8% del número total de capturas. Al mismo tiempo se encontraron otros representantes puntuales de taxones del ambiente terrestre como Collembola y Formicidae (Hymenoptera).

Por lo que concierne a la fauna acuática, se llegaron a identificar organismos con vida pertenecientes a los taxones Cladocera y Ostracoda a partir del día 16 del experimento, como muy temprano; aunque su reactivación no fue igual en cada una de las muestras, de manera que sus abundancias variaban entre puntos y en algunas muestras uno o ambos de los grupos estaban ausentes. Pese a mostrar rasgos de resistencia exitosos tras su reactivación, Cladocera

Taxon	SC1 1 8 16 24 32 S	SC4 1 8 16 24 32 S	R1 1 8 16 24 32 S	R4 1 8 16 24 32 S	T2 1 8 16 24 32 S	T3 1 8 16 24 32 S	G1 1 8 16 24 32 S
Arachnida							
Acarina	79 1	1 7	7 7	3 111	1 101	1 76	30 1
Collembola							
Cladocera	3 1	2 9	2 2	1 23	1 1	1 3	2 1
Ostracoda					1 3	3 1	1 1
Coleoptera							
Dytiscidae							
Diptera							
Chironomidae							
Hymenoptera	8*						2*
Formicidae							1*

Tabla 3. Taxones de invertebrados identificados durante el experimento en cada muestra de sedimento rehidratada en los tiempos $t = 1, 8, 16, 24, 32$ y en el sedimento una vez finalizado. Los “**” que acompañan ciertos valores indican que esos individuos no se encontraron vivos al final del experimento.

y Ostracoda no eran nuestro objetivo de estudio, ya que se tratan de microinvertebrados ($<200\text{ }\mu\text{m}$) y su captura mediante la red de $250\text{ }\mu\text{m}$ resulta ser imprecisa al capturar solamente los individuos más grandes. Entre los macroinvertebrados acuáticos se identificaron hasta 15 ejemplares de Chironomidae en la riera de Rellinars y en los puntos de muestreo situados aguas abajo de Santa Creu y Talamanca que solamente llegaron a representar el 2,6% del total de invertebrados capturados. Puntualmente también se registró un único ejemplar de Dytiscidae en estadio larvario. Todos los macroinvertebrados acuáticos fueron encontrados al final del experimento en la fracción de sedimento, pero no pudieron ser contabilizados debido a que no se encontraron con vida entre el sedimento. El estado de conservación tanto de quironómidos como ditiscídos indicaría que murieron mucho antes de realizar el experimento e impidió que pudieran ser identificados hasta los rangos taxonómicos más bajos.

3.2. Granulometría del sedimento:

Las muestras de sedimento recolectadas para el experimento de *rewetting* presentaban una elevada heterogeneidad en cuanto a las proporciones de las clases de sedimentos (Fig. 6). Encontrábamos muestras dominadas claramente por uno u otro tamaño de grano y otras caracterizadas por presentar una distribución más homogénea de éste entre clases.

En el sustrato de la riera de Santa Creu encontramos una predominancia de las partículas finas $<200\text{ }\mu\text{m}$ como es el caso de la arcilla, el limo y las arenas finas, pero, al mismo tiempo, también dominada por sedimentos de mayor tamaño como gravas gruesas y cantos en el tramo alto de SC4 y arenas muy gruesas en SC1. En Rellinars, por el contrario, encontrábamos una granulometría dominada por sedimento intermedios como arena muy gruesa y grava fina, especialmente en R1, mientras que en R4 las proporciones de cada clase

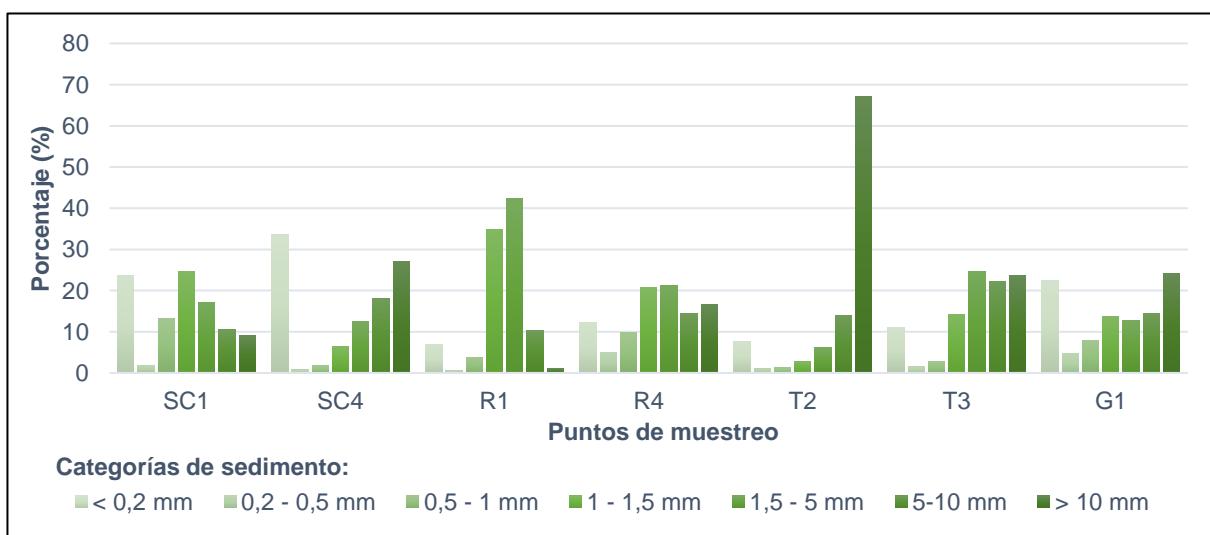


Figura 6. Distribución de las clases de tamaños de grano en los diferentes puntos de donde se extrajo el sedimento para realizar el *rewetting* experimental expresado en porcentajes respecto a la masa total de cada muestra.

eran más homogéneas. La riera de Talamanca presentaba un tamaño del sedimento claramente mayor en comparación a Rellinars con una predominancia de las diferentes gravas y cantos, pero especialmente destacaba el punto T2 con una proporción de gravas gruesas y cantos radicalmente superior. Por último, la riera de Gaià resultó presentar una predominancia de las partículas más finas <200 µm, de la grava gruesa y de cantos rodados. La composición de G1 pareció distribuirse de forma similar a SC4 aunque, a diferencia de esta última, las proporciones de las clases de sedimentos intermedias resultaron ser más equilibradas.

3.3. Rasgos biológicos de la comunidad del rewetting:

Una vez identificados los taxones de las muestras de otoño se multiplicó la matriz de abundancias relativas de los taxones con la afinidad de cada taxon a los diferentes rasgos biológicos de resistencia y resiliencia resultó en una matriz (Tabla 4) que identificaba aquellos rasgos biológicos que definían a la comunidad perteneciente a cada punto de muestreo.

En primer lugar, respecto a los rasgos relacionados con estrategias de resistencia observamos que la mayor parte de taxones de los diferentes puntos de muestreo no poseen ninguna forma de resistencia, aunque la diapausa sería la única forma de resistencia generalizada a lo largo de los puntos representando el $20 \pm 5,3\%$ de la comunidad de media. Los modos de respiración que predominaban en todos los puntos eran la respiración a través del tegumento y a través de las branquias, que ambas dependen de la existencia de agua; no encontraríamos taxones resistentes a la desecación capaces de respirar aire gaseoso en los diferentes puntos muestreados a excepción del punto SC3, donde, debido a la gran cantidad de larvas de sírfidos, un 35,5% de su comunidad presentaba respiración mediante estigmas.

En cuanto a los rasgos que permiten la resiliencia de los taxones en el curso incidiendo sobre su capacidad de dispersión, observamos que los taxones de los diferentes tramos apuestan por unas características de resiliencia similares. Los tramos se encuentran dominados por taxones con un tamaño máximo del cuerpo intermedio, entre los 5 y 20 mm, y hembras con una longitud alar inferior a los 5 mm. Por otro lado, encontramos que existía cierto equilibrio entre los diferentes tipos de dispersión en los cuatro puntos muestreados ya que, de manera sutil, la comunidad tenía a un tipo de dispersión aérea con $56,1 \pm 7,8\%$ y centrados ligeramente en la dispersión pasiva de los individuos por el espacio con un $57,6 \pm 9,5\%$. También encontramos que la frecuencia con la que los taxones utilizan la corriente del agua para dispersarse se encontraba entre rara y ocasionalmente, representando el $46,8 \pm 13,8\%$ y el $38,4 \pm 9,7\%$, respectivamente. Sobre las adaptaciones del ciclo de vida para la resiliencia, la comunidad estaba dominada por taxones con ciclos vitales de univoltinos donde los adultos llegan a vivir entre desde unas semanas hasta un año entero. La mayor parte de los adultos se reproducen repetidas veces y el número de puestas varía según el punto.

Tabla 4. La matriz muestra los rasgos biológicos de resistencia y resiliencia que definen a la comunidad de cada uno de los puntos muestreados tras el *rewetting*. De esta manera, observamos con qué porcentajes se encuentran distribuidas las categorías de cada rasgo para cada punto. También se ha contabilizado el número de taxones identificados en cada muestra.

Rasgos biológicos	Categorías	Código	Punto de muestreo (%)			
			SC1	SC2	SC3	SC4
Tamaño máximo del cuerpo (mm)	< 2,5	a1	0	0	0	0
	2,5 – 5	a2	7,7	29,1	5	28,3
	5 – 10	a3	29,5	58,7	16,1	55,7
	10 – 20	a4	39,3	9,4	55,6	13
	20 – 40	a5	23,5	2,8	23,3	2,9
	40 – 80	a6	0	0	0	0,1
	> 80	a7	0	0	0	0
Longitud de las alas en hembras (mm)	< 5	b1	96,7	81,5	60,7	92,1
	5 – 10	b2	2,5	10,8	23,6	5,6
	10 – 15	b3	0,8	6,6	15,6	2
	15 – 20	b4	0	1,1	0	0,3
	20 – 30	b5	0	0	0	0
	30 – 40	b6	0	0	0	0
	40 – 50	b7	0	0	0	0
	50 – 60	b8	0	0	0	0
	Ciclo vital		c1	100	97,2	92
	> 1 año		c2	0	2,8	8
						1,6
Esperanza de vida del adulto	< 1 semana	d1	0	0	0	0
	1 semana – 1 mes	d2	47,2	47,2	48,3	47,6
	1 mes – 1 año	d3	52,8	52,8	51,7	52,4
	> 1 año	d4	0	0	0	0
Número de generaciones	< 1	e1	0	1,9	0	0
	1	e2	30,8	36,6	53	44,2
	> 1	e3	69,2	61,6	47	55,8
Fecundidad por vida	< 100 huevos	f1	23,9	28,1	28,6	63,3
	100 – 1000 huevos	f2	29	49	49,8	27,5
	1000 – 3000 huevos	f3	46,4	20,9	21,6	8,2
	>3000 huevos	f4	0,7	2	0	0,9
Tipo de dispersión	Acuática pasiva	g1	30,2	30,8	15,3	25,8
	Acuática activa	g2	15,8	21,3	18	18,5
	Aérea pasiva	g3	37,8	24,7	30,3	35,6
	Aérea activa	g4	16,2	23,3	36,4	20,1
Frecuencia en la deriva	Rara	h1	35	51,4	64,3	36,6
	Ocasional	h2	47,5	34,7	26,4	45
	Frecuente	h3	17,5	13,9	9,3	18,4
Forma de resistencia	Huevos o Estatoblastos	i1	4,3	22,2	0,8	5,8
	“Cocoons”	i2	0	0	0	0
	Cubículos contra desecación	i3	0	0	0	0
	Diapausa	i4	20,6	15,7	27,3	16,5
	Sin forma de resistencia	i5	75,1	62,1	71,9	77,6
Respiración	Tegumento	j1	70,4	51	39,7	67,4
	Branquias	j2	29,6	47,4	24,6	30,8
	Plastrón o Espiráculo	j3	0	0	0,2	0
	Estigmas	j4	0	1,6	35,5	1,8
	Vesículas hidrostáticas	j5	0	0	0	0
			Riqueza	6	9	7
						11

4. DISCUSIÓN

Los resultados de nuestro experimento de *rewetting* nos indican que no existen taxones de macroinvertebrados acuáticos resistentes a la desecación del curso fluvial en nuestra área de estudio. Nuestro experimento de llevar a cabo un rewetting artificial del sedimento resultó en solamente un total de 7 taxones de invertebrados identificados, de los cuales solamente 4 taxones resultaron ser acuáticos (siendo 2 de ellos microcrustáceos). Nuestros resultados contrastan con otros existentes en los que se encontraron, un elevado número de taxones (27, 38, 6, 50 y 37 en Boulton, 1989; Stubbington *et al.*, 2009; Chester & Robson, 2011; Datry *et al.*, 2012; Storey & Quinn, 2013; respectivamente).

Entre los taxones de macroinvertebrados resultantes de nuestro experimento, el grupo más abundante lo forman los Oribatida (Acarina) representando el 82,8% de los individuos capturados. Estos, pese a que se pueden encontrar en el medio acuático, menos del 1% de su diversidad pasa su ciclo entero en el agua, por lo que su presencia en el curso resulta más bien accidental (Schatz & Behan-Pelletier, 2007) y su abundancia en el sedimento podría estar relacionada con el proceso de colonización del lecho del río por parte de la fauna terrestre tras su desecación (Wishart, 2000; Steward *et al.*, 2011; Datry *et al.*, 2012).

Al mismo tiempo, Ostracoda y Cladocera fueron los taxones de microinvertebrados acuáticos identificados más abundantes, hecho que concuerda con los resultados obtenidos por otros estudios similares (Larned *et al.*, 2007; Stubbington *et al.*, 2009; Datry *et al.*, 2012; Storey & Quinn, 2013). De la misma forma que sucedió en un experimento realizado por Jenkins *et al.* (2002) con sedimentos lacustres, los ejemplares de ambos taxones de microcrustáceos no fueron registrados hasta haber pasado un tiempo de la rehidratación del sedimento. La reactivación de los Ostracoda y Cladocera en el día 16 de experimento nos lleva a pensar que han pasado el periodo seco en forma de huevos resistentes a la desecación (Paltridge *et al.*, 1997) y que, efectivamente, existe un tiempo preventivo para la reactivación y eclosión de las formas de resistencia tras el retorno de la corriente de agua para evitar falsos positivos (Brendonck & De Meester, 2003).

Pese a los resultados anteriores, el objetivo principal de este estudio era evaluar las estrategias de resistencia que usan los macroinvertebrados acuáticos. Tras los 32 días de estudio experimental solamente se registraron unos pocos ejemplares de Chironomidae y un único ejemplar de Dytiscidae (Coleoptera) entre todas las muestras de sedimentos. No obstante, estos resultados no pueden ser contabilizados debido a que los individuos de ambos grupos se encontraron muertos en estadio larvario con claros signos de descomposición. En primer lugar, los Coleoptera no acostumbran a presentar formas de resistencia a la

desección en estadio larvario, salvo en contadas excepciones como por ejemplo el género *Noterus* que forma un capullo mediante secreciones salivales (*cocoon*) o el género *Berosus* que es capaz de construir cubículos contra la desecación (Tachet *et al.*, 2010), ya que sincronizan su ciclo vital para pasar los meses secos en estadio adulto (Williams & Hynes, 1977); por este motivo la presencia de una la larva de Dytiscidae en el sedimento seco vendría explicada por su muerte en un periodo previo a la desecación del curso y no tendría nada que ver con un fenómeno de resistencia fallido.

Respecto a los ejemplares de quironómidos encontrados, sabemos que Chironomidae (Diptera) es un grupo que se caracteriza por presentar ciclos de vida cortos con una elevada fecundidad, capacidad de dispersión y tolerancia frente a diferentes tipos de perturbaciones que les permite tener aumentos poblacionales importantes en muy poco tiempo (Serra *et al.*, 2017). La tolerancia de los Chironomidae a perturbaciones de carácter antropogénico es quizá la más conocida (Moller Pillot, 2009) pero diferentes autores como Tronstad *et al.* (2005) y Vinogradova (2007), entre muchos otros, han destacado la capacidad de algunas especies de permanecer en el sedimento seco de los cursos fluviales por varios meses (Jones, 1975).

Los Chironomidae presentan una diversidad taxonómica enorme y se llegan a encontrar en una gran variedad de hábitats (Armitage *et al.*, 1995). De la misma forma, se ha observado que presentan diferentes estrategias de resistencia a la sequía de los cursos (Frouz *et al.*, 2003): las larvas pueden migrar a la zona hiporreica, formar “cocoons” como barrera a la transpiración o tolerar la pérdida de una parte importante del agua corporal (anhidrobiosis) en mayor o menor medida. La ausencia o posesión de alguna de estas estrategias de resistencia varía mucho de especie a especie, incluso dentro del mismo propio género. Debido a la complejidad taxonómica del grupo, muchos estudios no han prestado la debida atención a los Chironomidae, por lo que la información en relación a sus estrategias para afrontar la desecación resulta escasa. Este problema fue expuesto por Cañedo-Argüelles *et al.* (2016), que mostraron como los eventos de sequía ejercen una presión de selección que determinan la composición de las comunidades de Chironomidae con unas frecuencias y abundancias relativas significativamente mayores de taxones resistentes en los ríos temporales. Por este motivo y debido al estado de conservación de los individuos, creemos que las larvas de Chironomidae encontradas en los sedimentos pertenecían a taxones sin resistencias a la sequía y murieron tras quedar atrapados en las pozas secas sin completar su ciclo; el cual como adultos les hubiera permitido dispersarse hasta cuerpos de agua perennes.

Los diversos estudios que incluían un ensayo experimental de *rewetting* se han realizado en ríos temporales de alrededor del mundo: Australia (Boulton & Lloyd, 1992; Paltridge *et al.*, 1997; Chester & Robson, 2011), Estados Unidos de América (Stanley *et al.*, 1994), Nueva

Zelanda (Larned *et al.*, 2007; Storey & Quinn, 2013), Reino Unido (Stubbington *et al.*, 2009) y Francia (Datry *et al.*, 2012); e incluyendo una variedad de climas desde zonas desérticas de Arizona hasta áreas temperadas de Inglaterra. En todos ellos, el resultado mostró satisfactoriamente una diversidad de macroinvertebrados resistentes a la desecación de los cursos que incluía dípteros, efemerópteros, plecópteros, tricópteros y coleópteros, entre otros, ya fuese en mayor o menor medida. En contra de lo esperado, nuestro experimento muestra una ausencia total de macroinvertebrados resistentes a la desecación en los cauces muestreados. Estos resultados se encuentran respaldados por otro estudio de *rewetting* experimental llevado a cabo por Aida Viza (comunicación personal) en el Parque Natural de Els Ports (al sudoeste de Cataluña) en los ríos Algars y Estrets (cuenca del Ebro) que, con un clima mediterráneo más árido que el nuestro, tampoco llegaron a encontrar ningún macroinvertebrado acuático resistente a la sequía.

En nuestro caso, rechazamos la idea de que la ausencia de macroinvertebrados fuese debida al planteamiento del experimento ya que se tuvieron en cuenta los procedimientos de anteriores estudios; aunque en algunos casos se critica que la duración se limite a 32 días debido a que el tiempo de desarrollo de algunas larvas puede ser más largo (Jackson & Sweeney, 1995; Stubbington & Datry, 2013). Se ha planteado la temperatura del sedimento, en conjunción con la cobertura vegetal del tramo, como un factor que contribuye a la supervivencia de los macroinvertebrados en el sedimento (Storey & Quinn, 2013). Este último no ha sido un elemento determinante ya que el resultado fue el mismo pese a muestrear puntos con condiciones opuestas: como el G1 de Gaià, con una cobertura total y temperaturas moderadas, y el SC4, totalmente expuesto y elevadas temperaturas. De la misma forma tampoco podemos atribuir el resultado final a un tamaño del grano determinado ya que hemos muestreado puntos con una composición granulométrica heterogénea entre ellos, así que la causa se debe encontrar en otros factores.

Pese a tener estrategias de resistencia, la tolerancia de los macroinvertebrados acuáticos a la desecación resulta ser parcial en la mayoría de casos (Wickson *et al.*, 2012), a excepción de aquellos que apuestan por huevos resistentes a la sequía (Robson *et al.*, 2011). Estos mecanismos no ofrecen un aislamiento total a la pérdida de agua por transpiración (Frouz *et al.*, 2003) de manera que se hunden en el sedimento del cauce durante la sequía en busca de la humedad de la zona hiporreica. La dependencia de los macroinvertebrados por la humedad es tal que resulta en una correlación positiva entre la preservación de la humedad en los sedimentos y la riqueza de los taxones (Stubbington & Datry, 2013).

Los ríos de nuestro estudio se caracterizaban por ser muy rocosos, de manera que con frecuencia encontrábamos la roca madre a poca profundidad o dominando la superficie y una

fina capa de sedimentos. En ocasiones, la franja de sedimentos era tan delgada que hasta nos dificultaba llegar a la profundidad de extracción establecida para muestrear el sedimento. La poca profundidad de la capa de sedimentos conlleva que la zona hiporreica sea pequeña o inexistente, por lo cual los sedimentos ya no pueden ejercer su función de refugio de la sequía y, en consecuencia, la abundancia de taxones de macroinvertebrados resistentes será muy baja. A esta misma conclusión llegaron Chester & Robson (2011), quienes llevaron a cabo un experimento de *rewetting* sobre una serie de ríos situados en una región del sur de Australia de clima mediterráneo con el objetivo de estudiar los diferentes tipos de refugios a la sequía (aguas perennes, pozas, hojarasca y sedimentos). Al igual que en nuestro caso, sus ríos contaban con una fuerte presencia de roca madre y poco o nulo hiporreos, por lo que la riqueza de taxones de macroinvertebrados entre los sedimentos resultó ser pobre en comparación a otros refugios contra la sequía.

En el mismo estudio, Chester & Robson (2011) observaron que las pozas perennes llegaban a cuadruplicar la riqueza encontrada en los sedimentos y al mismo tiempo suscribían la diversidad de taxones hallados en ellos. A partir de ahí podemos entender que los macroinvertebrados de ríos temporales son capaces de explotar diferentes refugios frente a la sequía en función de los rasgos intrínsecos de cada taxón (Robson *et al.*, 2011). El uso de unos refugios u otros dependerá de la disponibilidad, pero también hay que tener en cuenta que el desarrollo de estructuras de resistencia requiere un gasto energético y de recursos superior respecto a simplemente desplazarse hasta cuerpos perennes de agua (Chester & Robson, 2011). La apuesta por el uso de pozas perennes pese a tener estrategias de resistencia puede ser especialmente ventajosa en regiones mediterráneas húmedas donde se encuentran pozas dispersadas por el curso y raramente se secan los ríos y arroyos por completo. Durante nuestra toma de muestras del sedimento llevada a cabo en verano se observaron pozas en todos los ríos tanto tramo arriba como abajo de los puntos. Estas pozas incluidas en los tramos del proyecto MECODISPER fueron muestreadas confirmando la presencia de macroinvertebrados en ellas, pero a fecha de este estudio aún no se han analizado, por lo que no poseemos más información al respecto.

La preferencia en el uso de pozas por parte de macroinvertebrados resistentes a la sequía se ve reforzada mediante el análisis de los rasgos biológicos de la comunidad durante el *rewetting* (Tabla 4). Si bien la caracterización de la comunidad de otoño nos mostró que los taxones tienden a la dispersión por el espacio como método para superar la época seca, lo cierto es que un $28,3 \pm 6,8\%$ de los taxones encontrados presentaban formas de resistencia a la desecación (huevos resistentes a la sequía y diapausa). Por lo tanto, la ausencia de macroinvertebrados resistentes a la desecación en los sedimentos vendría justificada por el

uso de las pozas como refugio alternativo para tolerar la estación seca en ríos temporales mediterráneos con una zona hiporreica escasa.

Por otro lado, cabe destacar que el clima mediterráneo presenta una marcada estacionalidad que diferencia una época húmeda de otra claramente más seca en el mismo año y, aún más importante, una predictibilidad que asegura la existencia del periodo de sequía año tras año (Tonkin *et al.*, 2017). Cuanto más fuertes y predecibles sean estos eventos, mayor será la presión de selección, por lo que observaremos respuestas evolutivas de los organismos que les permitirán soportar las nuevas condiciones hasta el retorno del periodo favorable (Lytle, 2001). Cuando no existen estrategias de resistencia, los procesos evolutivos debidos a la estacionalidad se centran principalmente en adaptaciones del ciclo de vida que modifican los ritmos vitales fundamentales como el crecimiento, la maduración, la migración o la reproducción (McNamara & Houston, 2008). Las adaptaciones seleccionadas por la estacionalidad del ambiente permitirán la sincronización de los ciclos vitales con las perturbaciones (Cohen, 1966; Lytle, 2001), por este motivo también es importante que exista una regularidad en esta estacionalidad (Lytle & Poff, 2004).

Como hemos observado en este estudio, la fuerte estacionalidad y predictibilidad del clima mediterráneo da lugar a grandes fluctuaciones en la corriente de sus ríos que generan cambios en la composición de la comunidad y justificarían la elevada diversidad de organismos acuáticos que presentan (Bonada & Resh, 2013). Por lo tanto, la dualidad entre la época húmeda y seca de forma regular año tras año ha favorecido que en su diversidad encontremos rasgos biológicos adaptados a las constantes inundaciones y sequías (Lytle & Poff, 2004; Ball *et al.*, 2013). En el caso de los macroinvertebrados de ríos temporales mediterráneos, aquellos que no presentan mecanismos de resistencia han apostado por estrategias de resiliencia que consisten en sincronizar los ciclos vitales para permitir la dispersión de los individuos por el espacio antes de entrar en la época seca. La sincronización con la estacionalidad llega a ser un elemento tan importante que llega a excluir aquellos taxones de macroinvertebrados con ciclos bivoltinos y multivoltinos (Boulton, 2003).

El análisis de la comunidad del *rewetting* nos muestra una diversidad de taxones que apuesta claramente por la resiliencia. En primer lugar, el $96,9 \pm 3,5\%$ de los taxones presentan un ciclo vital univoltino de manera que se encuentran sincronizados con los ciclos anuales de sequía e inundación. Los taxones presentan unos tipos de dispersión tanto acuáticos como aéreos. Por un lado, se ha demostrado que los macroinvertebrados son sensibles a los cambios de variables fisicoquímicas que se producen con la pérdida la conectividad previa a la desecación del río, por este motivo, es posible que los individuos puedan desplazarse nadando hacia pozas u otros cuerpos de agua perennes situados aguas arriba o abajo del

tramo que se seca (Tronstad *et al.*, 2005). Por otro lado, también encontramos taxones con capacidad de dispersión aérea. Estos pueden sincronizar su ciclo para alcanzar el estadio adulto volador al inicio de la época seca i poder desplazarse hasta pozas perennes cercanas o, incluso, dispersarse hasta otros cursos. Un ejemplo teórico lo encontraríamos en *Mesophylax aspersus* (Trichoptera, Limnephilidae) que llegaría a adulto para escapar de la sequía del tramo y se desplazaría hasta cuevas que usaría como refugio hasta el retorno de la corriente en el río, momento en el que pondría su puesta (Salavert *et al.*, 2008). La capacidad de dispersión aérea estaría limitada solamente a ríos y refugios cercanos al tramo de origen de los individuos debido a que los rasgos de tamaño máximo del cuerpo y longitud alar de los individuos, que indican la capacidad de realizar vuelos más largos (Jenkins *et al.*, 2007; Arribas *et al.*, 2012), resultan presentar unos tamaños de cuerpo y ala austeros. Probablemente, la abundancia de Chironomidae fue la principal responsable de que la comunidad tuviese un rango corto de dispersión aérea y no fuesen capaces de cubrir distancias más largas como es el caso de Odonata debido a la mayor envergadura alar y tamaño corporal.

Por lo tanto, podemos concluir que: al contrario que en el resto de los estudios de *rewetting* experimental llevados a cabo alrededor del mundo donde observaron una respuesta de resistencia a la sequía uniforme por parte de los macroinvertebrados entre los sedimentos de los cauces, nosotros hemos encontrado que los macroinvertebrados acuáticos de nuestros ríos temporales mediterráneos no aprovechan sus rasgos de resistencia a la desecación y apostarían por pasar el periodo seco en pozas perennes. Asimismo, no existiría un banco de semillas de macroinvertebrados en el sedimento que contribuyese a la recuperación de la comunidad existente antes de la llegada de la época seca, sino que la comunidad establecida durante el *rewetting* en los antiguos tramos secos de nuestros ríos mediterráneos es resultado de una serie de procesos de dispersión en el espacio (resiliencia) desde refugios contra la sequía como pozas y otros ríos perennes próximos fruto de la sincronización de los ciclos vitales de los macroinvertebrados con la estacionalidad del clima mediterráneo.

Por último, cabe mencionar que el cambio global amenaza los ecosistemas fluviales. Por un lado, cada vez se ejerce una mayor presión sobre el agua ya sea mediante la extracción desde acuíferos, el cambio en los usos del suelo, el almacenamiento de agua, entre otros factores de origen humano (Uys & O'Keeffer, 1997; Larned *et al.*, 2010; Custodio *et al.*, 2016). Por otro lado, los modelos predicen que el cambio climático incrementará la frecuencia, intensidad y duración de las sequías sobre todo en la zona mediterránea (Giorgi & Lionello, 2008). Ambos elementos expuestos provocarán reducciones cada vez mayores del caudal de los ríos, hasta el punto que se predicen cambios en el régimen hidrológico de algunos ríos perennes a

intermitentes (Uys & O'Keeffer, 1997; Döll & Schmied, 2012), y una impredecibilidad en cuanto a los eventos de desecación de los ríos temporales que causarán fuertes impactos sobre las comunidades de invertebrados en un futuro próximo (Trigal *et al.*, 2007; García-Roger *et al.*, 2011; Ficklin *et al.*, 2013). Por estos motivos, hacen falta aún más estudios que profundicen en las dinámicas poblacionales de los macroinvertebrados acuáticos de ríos temporales. Un mayor conocimiento del funcionamiento de sus comunidades a día de hoy permitirá una mejor gestión el día de mañana.

5. AGRADECIMIENTOS

Me gustaría dar las gracias por la ayuda recibida en este estudio por parte de Nuria Bonada en referencia al planteamiento del estudio, su guía y correcciones a la hora de redactar el proyecto. También agradecer a Miguel Cañedo-Argüelles su soporte a la hora de diseñar el experimento y extraer las muestras en el campo además de guiar y corregir el redactado. Por último, dar las gracias a doctores, doctorandos, técnicos de laboratorio y estudiantes como José María Fernández-Calero, David Pineda, Aida Viza, Xavier Herbera, Raúl Acosta con los que he pasado mañanas y tardes en el laboratorio de lupas identificando, ayudando y aprendiendo a identificar macroinvertebrados.

Esta tesis de Master ha sido apoyada por el proyecto MECODISPER (CTM2017-89295-P) financiado por el Ministerio de Economía, Industria y Competitividad (MINECO) de España – Agencia Estatal de Investigación (AEI) y cofundado por el Fondo Europeo de Desarrollo Regional (ERDF).

6. BIBLIOGRAFÍA

- Armitage, P. D., Pinder, L. C., & Cranston, P. S. (Eds.). (2012). *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges*. Springer Science & Business Media.
- Arribas, P., Velasco, J., Abellán, P., Sánchez – Fernández, D., Andújar, C., Calosi, P., ... & Bilton, D. T. (2012). Dispersal ability rather than ecological tolerance drives differences in range size between lentic and lotic water beetles (Coleoptera: Hydrophilidae). *Journal of Biogeography*, 39(5), 984-994.
- Bogan, M. T., Boersma, K. S., & Lytle, D. A. (2015). Resistance and resilience of invertebrate communities to seasonal and supraseasonal drought in arid-land headwater streams. *Freshwater Biology*, 60(12), 2547-2558.
- Bogan, M. T., Chester, E. T., Datry, T., Murphy, A. L., Robson, B. J., Ruhi, A., ... & Whitney, J. E. (2017). Resistance, resilience, and community recovery in intermittent rivers and ephemeral streams. In *Intermittent rivers and ephemeral streams* (pp. 349-376). Academic Press.
- Bonada, N., & Resh, V. H. (2013). Mediterranean-climate streams and rivers: geographically separated but ecologically comparable freshwater systems. *Hydrobiologia*, 719(1), 1-29.
- Bonada, N., Carlson, S. M., Datry, T., Finn, D. S., Leigh, C., Lytle, D. A., ... & Tedesco, P. A. (2017). Genetic, evolutionary, and biogeographical processes in intermittent rivers and ephemeral streams. In *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams* (pp. 405-431). Academic Press.
- Bonada, N., & Dolédec, S. (2018). Does the Tachet trait database report voltinism variability of aquatic insects between Mediterranean and Scandinavian regions?. *Aquatic Sciences*, 80(1), 7.
- Boulton, A. J., & Suter, P. J. (1986). Ecology of temporary streams-an Australian perspective. In 'Limnology in Australia'. (Eds P. De Deckker and WD Williams.) pp. 313-327.
- Boulton, A. J. (1989). Over-summering refuges of aquatic macroinvertebrates in two intermittent streams in central Victoria. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 113(1-2), 23-34.
- Boulton, A. J., & Lloyd, L. N. (1992). Flooding frequency and invertebrate emergence from dry floodplain sediments of the River Murray, Australia. *Regulated Rivers: Research & Management*, 7(2), 137-151.

- Boulton, A. J. (2003). Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, 48(7), 1173-1185.
- Brendonck, L., & De Meester, L. (2003). Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia*, 491(1-3), 65-84.
- Cañedo-Argüelles, M., Bogan, M. T., Lytle, D. A., & Prat, N. (2016). Are Chironomidae (Diptera) good indicators of water scarcity? Dryland streams as a case study. *Ecological Indicators*, 71, 155-162.
- Chester, E. T., & Robson, B. J. (2011). Drought refuges, spatial scale and recolonisation by invertebrates in non - perennial streams. *Freshwater Biology*, 56(10), 2094-2104.
- Chevenet, F., Dolédec, S., & Chessel, D. (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater biology*, 31(3), 295-309.
- CHJ. (2016). *Memoria del Plan Hidrológico de la Demarcación Hidrográfica del Júcar*. Valencia. Confederación Hidrográfica del Júcar.
- CHJ, ACA, CSIC & UB. (2018). *Propuesta de una metodología para la evaluación del estado de los ríos temporales*. Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente.
- Cohen, D. (1966). Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of theoretical biology*, 12(1), 119-129.
- Custodio, E., del Carmen Cabrera, M., Poncela, R., Puga, L. O., Skupien, E., & del Villar, A. (2016). Groundwater intensive exploitation and mining in Gran Canaria and Tenerife, Canary Islands, Spain: Hydrogeological, environmental, economic and social aspects. *Science of the Total Environment*, 557, 425-437.
- Datry, T., Larned, S. T., & Scarsbrook, M. R. (2007). Responses of hyporheic invertebrate assemblages to large-scale variation in flow permanence and surface–subsurface exchange. *Freshwater Biology*, 52(8), 1452-1462.
- Datry, T., Corti, R., & Philippe, M. (2012). Spatial and temporal aquatic–terrestrial transitions in the temporary Albarine River, France: responses of invertebrates to experimental rewetting. *Freshwater Biology*, 57(4), 716-727.
- Datry, T., Larned, S. T., Fritz, K. M., Bogan, M. T., Wood, P. J., Meyer, E. I., & Santos, A. N. (2014). Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: Effects of flow intermittence. *Ecography*, 37(1), 94-104.

- Datry, T., Bonada, N., & Boulton, A. J. (Eds.). (2017). Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: Ecology and Management. Academic Press.
- Döll, P., & Schmied, H. M. (2012). How is the impact of climate change on river flow regimes related to the impact on mean annual runoff? A global-scale analysis. *Environmental Research Letters*, 7(1), 14-37.
- Dray, S., & Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, 22(4), 1-20.
- Ficklin, D. L., Stewart, I. T., & Maurer, E. P. (2013). Climate change impacts on streamflow and subbasin-scale hydrology in the Upper Colorado River Basin. *PloS one*, 8(8), e71297.
- Fritz, K. M., Johnson, B. R., & Walters, D. M. (2006). Field operations manual for assessing the hydrologic permanence and ecological condition of headwater streams. United States Environmental Protection Agency, Office of Research and Development.
- Frouz, J., Matena, J., & Ali, A. (2003). Survival strategies of chironomids (Diptera: Chironomidae) living in temporary habitats: a review. *European Journal of Entomology*, 100(4), 459-466.
- Gallart, F., Prat i Fornells, N., García-Roger, E. M., Latron, J., Rieradevall i Sant, M., Llorens, P., ... & Buffagni, A. (2012). A novel approach to analysing the regimes of temporary streams in relation to their controls on the composition and structure of aquatic biota. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2012, vol. 16, p. 3165-3182.
- Gallart, F., Cid, N., Latron, J., Llorens, P., Bonada, N., Jeuffroy, J., ... & Bardina, M. (2017). TREHS: An open-access software tool for investigating and evaluating temporary river regimes as a first step for their ecological status assessment. *Science of the Total Environment*, 607, 519-540.
- García-Roger, E. M., del Mar Sánchez-Montoya, M., Gómez, R., Suárez, M. L., Vidal-Abarca, M. R., Latron, J., ... & Prat, N. (2011). Do seasonal changes in habitat features influence aquatic macroinvertebrate assemblages in perennial versus temporary Mediterranean streams?. *Aquatic sciences*, 73(4), 567-579.
- Gasith, A., & Resh, V. H. (1999). Streams in Mediterranean climate regions: abiotic influences and biotic responses to predictable seasonal events. *Annual review of ecology and systematics*, 30(1), 51-81.
- Giorgi, F., & Lionello, P. (2008). Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and planetary change*, 63(2-3), 90-104.

- Gleick, P. H. (1993). Water in crisis: *A Guide to the World's Fresh Water Resources*. Pacific Institute for Studies in Dev., Environment & Security. Stockholm Env. Institute, Oxford Univ. Press. 473p, 9.
- Jackson, J. K., & Sweeney, B. W. (1995). Egg and larval development times for 35 species of tropical stream insects from Costa Rica. Journal of the North American Benthological Society, 14(1), 115-130.
- Jenkins, K. M., Boulton, A. J., & Gawne, B. (2002). Colonisation pathways of microinvertebrates following flooding in a dryland Australian river. Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen, 28(3), 1444-1447.
- Jenkins, D. G., Brescacin, C. R., Duxbury, C. V., Elliott, J. A., Evans, J. A., Grablow, K. R., ... & Pepe, D. (2007). Does size matter for dispersal distance?. Global Ecology and Biogeography, 16(4), 415-425.
- Jones, R. E. (1975). Dehydration in an Australian rockpool chironomid larva, (*Paraborniella tonnoiri*). Journal of Entomology Series A, General Entomology, 49(2), 111-119.
- Larned, S. T., Datry, T., & Robinson, C. T. (2007). Invertebrate and microbial responses to inundation in an ephemeral river reach in New Zealand: effects of preceding dry periods. Aquatic Sciences, 69(4), 554-567.
- Larned, S. T., Datry, T., Arscott, D. B., & Tockner, K. (2010). Emerging concepts in temporary-river ecology. Freshwater Biology, 55(4), 717-738.
- Lytle, D. A. (2001). Disturbance regimes and life-history evolution. The American Naturalist, 157(5), 525-536.
- Lytle, D. A., & Poff, N. L. (2004). Adaptation to natural flow regimes. Trends in ecology & evolution, 19(2), 94-100.
- McNamara, J. M., & Houston, A. I. (2008). Optimal annual routines: behaviour in the context of physiology and ecology. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 363(1490), 301-319.
- Menéndez, R., González-Megías, A., Collingham, Y., Fox, R., Roy, D. B., Ohlemüller, R., & Thomas, C. D. (2007). Direct and indirect effects of climate and habitat factors on butterfly diversity. Ecology, 88(3), 605-611.

- Meyer, A., Meyer, E. I., & Meyer, C. (2003). Lotic communities of two small temporary karstic stream systems (East Westphalia, Germany) along a longitudinal gradient of hydrological intermittency. *Limnologica*, 33(4), 271-279.
- Moller Pillot, H. K. M. (2009). Chironomidae Larvae: Biology and Ecology of the Chironomini: Vol. 2: Chironomini. KNNV, Zeist, The Netherlands.
- Nadeau, T. L., & Rains, M. C. (2007). Hydrological connectivity between headwater streams and downstream waters: how science can inform policy 1. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 43(1), 118-133.
- Paltridge, R. M., Dostine, P. L., Humphrey, C. L., & Boulton, A. J. (1997). Macroinvertebrate recolonization after re-wetting of a tropical seasonally-flowing stream (Magela Creek, Northern Territory, Australia). *Marine and Freshwater Research*, 48(7), 633-645.
- Peckarsky, B. L. (1983). Biotic interactions or abiotic limitations. A model of lotic community structure. *Dynamics of Lotic Systems*, Ann Arbor Science, Ann Arbor MI. 1983. 303-323.
- Rieradevall, M., Bonada, N., & Prat, N. (1999). Community structure and water quality in the Mediterranean streams of a natural park (St. Llorenç del Munt, NE Spain). *Limnetica*, 17(4).
- Robson, B. J., Chester, E. T., & Austin, C. M. (2011). Why life history information matters: drought refuges and macroinvertebrate persistence in non-perennial streams subject to a drier climate. *Marine and Freshwater Research*, 62(7), 801-810.
- Robson, B. J., Chester, E. T., Mitchell, B. D., & Matthews, T. G. (2013). Disturbance and the role of refuges in mediterranean climate streams. *Hydrobiologia*, 719(1), 77-91.
- Salavert, V., Zamora-Muñoz, C., Ruiz-Rodríguez, M., Fernández-Cortés, A., & Soler, J. J. (2008). Climatic conditions, diapause and migration in a troglophilic caddisfly. *Freshwater Biology*, 53(8), 1606-1617.
- Sarremejane, R., Puey, N. C., Datry, T., Stubbington, R., Alp, M., Cañedo-Arguelles, M., Cordero-Rivera, A., Csabai, Z., Gutiérrez-Cánovas, C., Heino, J., Forcellini, M., Millán, A., Paillex, A., Pařil, P., Polášek, M., De Figueiroa, J. M. T., Usseglio-Polatera, P., Zamora-Muñoz, C. & Bonada, N. (2020). DISPERSE: A trait database to assess the dispersal potential of aquatic macroinvertebrates. *BioRxiv*.

- Schatz, H., & Behan-Pelletier, V. (2007). Global diversity of oribatids (Oribatida: Acari: Arachnida). In Freshwater Animal Diversity Assessment (pp. 323-328). Springer, Dordrecht.
- Serra, S. R., Graça, M. A., Dolédec, S., & Feio, M. J. (2017). Chironomidae traits and life history strategies as indicators of anthropogenic disturbance. *Environmental Monitoring and Assessment*, 189(7), 326.
- Smith, H., & Wood, P. J. (2002). Flow permanence and macroinvertebrate community variability in limestone spring systems. *Hydrobiologia*, 487(1), 45-58.
- Smith, H., Wood, P. J., & Gunn, J. (2003). The influence of habitat structure and flow permanence on invertebrate communities in karst spring systems. *Hydrobiologia*, 510(1-3), 53-66.
- Stanley, E. H., Buschman, D. L., Boulton, A. J., Grimm, N. B., & Fisher, S. G. (1994). Invertebrate resistance and resilience to intermittency in a desert stream. *American Midland Naturalist*, 288-300.
- Steward, A. L., Marshall, J. C., Sheldon, F., Harch, B., Choy, S., Bunn, S. E., & Tockner, K. (2011). Terrestrial invertebrates of dry river beds are not simply subsets of riparian assemblages. *Aquatic Sciences*, 73(4), 551.
- Storey, R. G., & Quinn, J. M. (2013). Survival of aquatic invertebrates in dry bed sediments of intermittent streams: temperature tolerances and implications for riparian management. *Freshwater Science*, 32(1), 250-266.
- Stubbington, R., Greenwood, A. M., Wood, P. J., Armitage, P. D., Gunn, J., & Robertson, A. L. (2009). The response of perennial and temporary headwater stream invertebrate communities to hydrological extremes. *Hydrobiologia*, 630(1), 299-312.
- Stubbington, R., & Datry, T. (2013). The macroinvertebrate seedbank promotes community persistence in temporary rivers across climate zones. *Freshwater Biology*, 58(6), 1202-1220.
- Stubbington, R., England, J., Wood, P. J., & Sefton, C. E. (2017). Temporary streams in temperate zones: recognizing, monitoring and restoring transitional aquatic - terrestrial ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 4(4), e1223.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., & Usseglio-Polatera, P. (2010). *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie* (Vol. 15). Paris: CNRS editions.

- Tonkin, J. D., Bogan, M. T., Bonada, N., Rios - Touma, B., & Lytle, D. A. (2017). Seasonality and predictability shape temporal species diversity. *Ecology*, 98(5), 1201-1216.
- Trigal, C., García-Criado, F., & Aláez, C. F. (2007). Macroinvertebrate communities of mediterranean ponds (North Iberian Plateau): importance of natural and human-induced variability. *Freshwater Biology*, 52(10), 2042-2055.
- Tronstad, L. M., Tronstad, B. P., & Benke, A. C. (2005). Invertebrate seedbanks: rehydration of soil from an unregulated river floodplain in the south-eastern US. *Freshwater Biology*, 50(4), 646-655.
- Uys, M. C., & O'keeffe, J. H. (1997). Simple words and fuzzy zones: early directions for temporary river research in South Africa. *Environmental Management*, 21(4), 517-531.
- Vieira-Lanero, R. (2000). Las larvas de los tricópteros de Galicia (Insecta: Trichoptera). Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela.
- Vinogradova, E. B. (2007). Diapause in aquatic insects, with emphasis on mosquitoes. In *Diapause in Aquatic Invertebrates Theory and Human Use* (pp. 83-113). Springer, Dordrecht.
- Wickson, S., Chester, E. T., & Robson, B. J. (2012). Aestivation provides flexible mechanisms for survival of stream drying in a larval trichopteran (Leptoceridae). *Marine and Freshwater Research*, 63(9), 821-826.
- Williams, D. D., & Hynes, H. B. N. (1976). The recolonization mechanisms of stream benthos. *Oikos*, 265-272.
- Williams, D. D., & Hynes, H. N. (1977). The ecology of temporary streams II. General remarks on temporary streams. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 62(1), 53-61.
- Williams, D. D. (1996). Environmental constraints in temporary fresh waters and their consequences for the insect fauna. *Journal of the North American Benthological Society*, 15(4), 634-650.
- Wishart, M. J. (2000). The terrestrial invertebrate fauna of a temporary stream in southern Africa. *African Zoology*, 35(2), 193-200.

7. MATERIAL SUPLEMENTARIO

Anexo I: Corriente de los ríos registrada en los diferentes puntos de muestreo durante las salidas de campo.

Río muestreado	Punto	Fecha	Corriente (l/s)	Río muestreado	Punto	Fecha	Corriente (l/s)
Santa Creu	SC1	ene-19	0,16	Talamanca	T1	ene-19	17,781
Santa Creu	SC1	may-19	0	Talamanca	T1	may-19	0,597
Santa Creu	SC1	jul-19	0	Talamanca	T1	jul-19	0,428
Santa Creu	SC1	nov-19	0	Talamanca	T1	nov-19	1,162
Santa Creu	SC2	ene-19	1,32	Talamanca	T2	ene-19	7,86
Santa Creu	SC2	may-19	0	Talamanca	T2	may-19	0,13
Santa Creu	SC2	jul-19	0	Talamanca	T2	jul-19	0
Santa Creu	SC2	nov-19	0	Talamanca	T2	nov-19	0
Santa Creu	SC3	ene-19	0,738	Talamanca	T3	ene-19	10,905
Santa Creu	SC3	may-19	0	Talamanca	T3	may-19	0,358
Santa Creu	SC3	jul-19	0	Talamanca	T3	jul-19	0
Santa Creu	SC3	nov-19	0	Talamanca	T3	nov-19	0,156
Santa Creu	SC4	ene-19	0,651	Talamanca	T4	ene-19	7,076
Santa Creu	SC4	may-19	0	Talamanca	T4	may-19	0,2305
Santa Creu	SC4	jul-19	0	Talamanca	T4	jul-19	0
Santa Creu	SC4	nov-19	0	Talamanca	T4	nov-19	0,0126
Rellinars	R1	ene-19	2,567	Gaià	G1	ene-19	1,528
Rellinars	R1	may-19	0	Gaià	G1	may-19	0
Rellinars	R1	jul-19	0	Gaià	G1	jul-19	0
Rellinars	R1	nov-19	0	Gaià	G1	nov-19	0
Rellinars	R2	ene-19	2,537				
Rellinars	R2	may-19	0				
Rellinars	R2	jul-19	0				
Rellinars	R2	nov-19	0				
Rellinars	R3	ene-19	2,166				
Rellinars	R3	may-19	0				
Rellinars	R3	jul-19	0				
Rellinars	R3	nov-19	0				
Rellinars	R4	ene-19	2,725				
Rellinars	R4	may-19	0				
Rellinars	R4	jul-19	0				
Rellinars	R4	nov-19	0,297				

Anexo II: Lista de taxones de macroinvertebrados identificados en la riera de Santa Creu en noviembre una vez iniciado la época de *rewetting*.

Punto de muestreo	Fecha	Orden	Familia	Subfamilia/Tribu	Género	Total
SC1	20/11/2019	Ephemeroptera	Baetidae		Baetis	2
SC1	20/11/2019	Ephemeroptera	Caenidae		Caenis	4
SC1	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Tanytarsinii		4
SC1	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Tanypodinae		3
SC1	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Chironominii		43
SC1	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Orthocladiinae		5
SC2	20/11/2019	Ephemeroptera	Baetidae		Baetis	3
SC2	20/11/2019	Ephemeroptera	Baetidae		Cloeon	2
SC2	20/11/2019	Ephemeroptera	Caenidae		Caenis	20
SC2	20/11/2019	Plecoptera	Nemouridae		Nemoura	2
SC2	20/11/2019	Tricópteros	Limnephilidae		Limnephilus	3
SC2	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Tanytarsinii		11
SC2	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Chironominii		1
SC2	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Orthocladiinae		10
SC2	20/11/2019	Diptera	Simuliidae			2
SC3	20/11/2019	Heteroptera	Notonectidae		Notonecta	1
SC3	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Tanytarsinii		7
SC3	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Tanypodinae		3
SC3	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Chironominii		35
SC3	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Orthocladiinae		6
SC3	20/11/2019	Diptera	Simuliidae			1
SC3	20/11/2019	Diptera	Syrphidae			45
SC4	20/11/2019	Ephemeroptera	Baetidae		Baetis	7
SC4	20/11/2019	Ephemeroptera	Caenidae		Caenis	6
SC4	20/11/2019	Coleópteros	Gyrinidae		Gyrinus	2
SC4	20/11/2019	Tricópteros	Limnephilidae		Limnephilus	2
SC4	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Tanytarsinii		75
SC4	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Tanypodinae		5
SC4	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Chironominii		10
SC4	20/11/2019	Diptera	Chironomidae	Orthocladiinae		35
SC4	20/11/2019	Diptera	Simuliidae			2
SC4	20/11/2019	Diptera	Stratiomyidae			1
SC4	20/11/2019	Diptera	Ceratopogonidae			3

Anexo III: Matriz que relaciona el listado de taxones identificados en el muestreo del *rewetting* con la afinidad que presentan hacia las diferentes categorías de rasgos biológicos relacionados con la resistencia y resiliencia. Dividido en parte A) y B).

Parte A)	A. Tamaño máximo del cuerpo (mm)							B. Longitud de alas en hembras (mm)							C. Ciclo vital	D. Esperanza de vida del adulto				E. Número de generaciones				
	< 2,5	2,5-5	5-10	10-20	20-40	40-80	> 80	< 5	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40	40-50	50-60	≤ 1 año	> 1 año	< 1 semana	1 semana - 1 mes	1 mes - 1 año	> 1 año	< 1	1	> 1
Taxon	a1	a2	a3	a4	a5	a6	a7	b1	b2	b3	b4	b5	b6	b7	b8	c1	c2	d1	d2	d3	d4	e1	e2	e3
<i>Baetis</i>	0	0	3	1	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	2	3
<i>Cloeon</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	3	0	0	2	0	0	0	1	3
<i>Caenis</i>	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Nemoura</i>	0	1	3	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	2	2	0	0	3	0	2	2	0
<i>Notonecta</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	3	2	0	0	3	0	0	3	0
<i>Gyrinus</i>	0	2	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	3	0	0	3	0
<i>Limnephilus</i>	0	0	0	3	2	0	0	0	1	3	1	0	0	0	0	3	0	0	1	3	0	0	3	0
<i>Tanytarsinii</i>	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	3
<i>Tanypodinae</i>	0	1	3	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Chironominii</i>	0	0	1	3	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Orthocladiinae</i>	0	1	3	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Simuliidae</i>	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	3	1	0	0	2	3
<i>Syrphidae</i>	0	0	0	3	1	0	0	1	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	3	1
<i>Stratiomyidae</i>	0	0	2	2	1	1	0	2	3	0	0	0	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	3	0
<i>Ceratopogonidae</i>	0	0	1	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	1	0	0	2	2

Anexo III:
Parte B)

	F. Fecundidad por vida				G. Dispersión				H. Frecuencia en deriva			I. Forma de resistencia					J. Respiración				
	< 100 huevos	100-1000 huevos	1000-3000 huevos	> 3000 huevos	Acuática pasiva	Acuática activa	Aérea pasiva	Aérea activa	Rara	Ocasional	Frecuente	Huevos, Estatoblastos	Cocoons	Células contra desecación	Diapausa	Ninguna	Tegumento	Branquias	Plastrón	Estigmas	Vesículas hidrostáticas
Taxon	f1	f2	f3	f4	g1	g2	g3	g4	h1	h2	h3	i1	i2	i3	i4	i5	j1	j2	j3	j4	j5
<i>Baetis</i>	0	1	3	1	3	2	1	3	0	1	3	2	0	0	0	2	1	2	0	0	0
<i>Cloeon</i>	0	1	2	1	1	2	1	2	3	0	0	0	0	0	0	3	1	2	0	0	0
<i>Caenis</i>	0	2	1	0	2	1	1	1	3	1	0	2	0	0	1	2	1	3	0	0	0
<i>Nemoura</i>	0	2	3	0	2	2	0	2	1	3	1	0	0	0	1	3	3	0	0	0	0
<i>Notonecta</i>	2	3	1	0	0	2	0	3	3	0	0	1	0	0	3	0	1	0	1	3	0
<i>Gyrinus</i>	3	0	0	0	0	2	0	3	3	0	0	0	0	0	0	3	1	3	0	3	0
<i>Limnephilus</i>	0	3	0	0	0	1	0	2	3	0	0	2	0	0	0	2	2	2	0	0	0
<i>Tanytarsinii</i>	3	0	0	0	1	1	3	1	2	3	1	0	0	0	1	3	3	1	0	0	0
<i>Tanypodinae</i>	0	3	0	0	2	1	1	1	2	3	1	0	0	0	0	3	3	1	0	0	0
<i>Chironominii</i>	1	1	3	0	2	1	3	1	2	3	1	0	0	0	1	3	3	1	0	0	0
<i>Orthocladiinae</i>	2	3	0	0	2	1	1	1	2	3	1	0	0	0	0	3	3	1	0	0	0
<i>Simuliidae</i>	0	3	0	0	2	2	3	1	0	2	3	1	0	0	1	0	3	1	0	3	0
<i>Syrphidae</i>	1	3	0	0	0	1	1	3	3	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	3	0
<i>Stratiomyidae</i>	0	3	0	0	1	1	1	3	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0
<i>Ceratopogonidae</i>	1	3	0	0	3	1	0	2	3	0	0	1	0	0	0	3	0	3	0	0	0

Anexo IV: Matriz que indica las abundancias relativas de cada taxon respecto a cada punto de Santa Creu muestreado.

Punto de muestreo	SC1	SC2	SC3	SC4
<i>Baetis</i>	0,0328	0,0556	0	0,0473
<i>Cloeon</i>	0	0,0370	0	0
<i>Caenis</i>	0,0656	0,3704	0	0,0405
<i>Nemoura</i>	0	0,0370	0	0
<i>Notonecta</i>	0	0	0,0102	0
<i>Gyrinus</i>	0	0	0	0,0135
<i>Limnephilus</i>	0	0,0556	0	0,0135
<i>Tanytarsinii</i>	0,0656	0,2037	0,0714	0,5068
<i>Tanypodinae</i>	0,0492	0	0,0306	0,0338
<i>Chironominii</i>	0,7049	0,0185	0,3571	0,0676
<i>Orthocladiinae</i>	0,0820	0,1852	0,0612	0,2365
<i>Simuliidae</i>	0	0,0370	0,0102	0,0135
<i>Syrphidae</i>	0	0	0,4592	0
<i>Stratiomyidae</i>	0	0	0	0,0068
<i>Ceratopogonidae</i>	0	0	0	0,0203