Conectividad hidrológica y metacomunidades de ríos temporales: Un enfoque metodológico.

Roger Argelich Evangelio

Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales

Grupo de investigación: *Freshwater Ecology, Hydrology and Management*

Director/tutor: Dra. Núria Bonada Caparrós & Dr. Miguel Cañedo-Argüelles Iglesias

Septiembre 2021

Máster de Ecología y Gestión del medio natural

UNIVERSITAT DE BARCELONA

FEHM lab RESEARCH GROUP
Freshwater Ecology, Hydrology & Management

Conectividad hidrológica y metacomunidades de ríos temporales: Un enfoque metodológico

Autor: Roger Argelich Evangelio
Director/Tutor: Dra. Núria Bonada Caparrós & Dr. Miguel Cañedo-Argüelles Iglesias
Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales
Universidad de Barcelona
Fecha: 15 de septiembre de 2021
Máster en Ecología y Gestión del medio natural

Roger Argelich Evangelio

Dra. Núria Bonada Caparrós

Firmado digitalmente por CPISR-1 C NURIA BONADA CAPARROS
Fecha: 2021.09.15 16:13:47 +02'00'

Dr. Miguel Cañedo-Argüelles Iglesias

MIGUEL CAÑEDO-ARGÜELLES IGLESIAS

Digitally signed by MIGUEL CAÑEDO-ARGÜELLES IGLESIAS
Date: 2021.09.15 16:49:17 +02'00'

ABSTRACT

Flow intermittence in IRES (Intermittent Rivers and Ephemeral Streams) is a major driver of the dynamics of macroinvertebrate metacommunities inhabiting those waters, limiting the dispersal, colonization and resilience. Until now, metacommunity studies in temporary rivers have used the Euclidean and network distances to measure the hydrological connectivity between two sites, which assume that the connectivity is continuous temporally and do not consider the changing hydrological conditions (in space and time). In this thesis, hydrological data registered by HOBO devices installed in several temporary rivers was used to build three hydrological matrices, from which eight hydrological connectivity metrics were extracted. Those metrics were tested with the community dissimilarity inhabiting several localities of the rivers studied, using the total amount of taxa and the same taxa split into two dispersal categories (aquatic and aerial). The results showed that metrics significantly correlated with all three communities were associated with some of the tested hydrological connectivity metrics: Number of days of disconnection and maximum of consecutive days of disconnection between two sites. The metric which obtained the highest correlation was the mean of the hydrological resistance according to the dissimilarities of the aerial community. This last metric included the spatial filter weight between localities. All metrics, except for the number of drying periods, explained community dissimilarity for at least one of the communities, which increased with the loss of hydrological connectivity. The results of this study will enable a better characterization of metacommunities in temporary rivers and to improve the management and conservation of these ecosystems.

RESUMEN

La intermitencia del flujo de agua de los ríos temporales influye en las dinámicas de las metacomunidades de macroinvertebrados que habitan dichas aguas, afectando a su dispersión, colonización y resiliencia. Hasta el momento, en los estudios de metacomunidades de ríos temporales se ha introducido la conectividad hidrológica entre dos puntos de río en forma de distancia Euclídea o de *network distance*, las cuales asumen que la conectividad es permanente sin tener en cuenta las condiciones hidrológicas. En este caso se utilizaron los datos hidrológicos registrados por los dispositivos HOBO instalados en cada río, para construir tres matrices de las cuales se extrajeron un total de ocho métricas de conectividad hidrológica. Dichas métricas fueron testeadas con las disimilitudes de las comunidades que poblaban distintos puntos del río, usando la totalidad de los taxones como un conjunto y separándolos según su rasgo de dispersión principal, aérea o acuática. Los resultados obtenidos mostraron que las métricas con correlaciones significativas para las tres comunidades estaban asociadas a la desconexión hidrológica (ausencia de agua): Número de días de desconexión y máximo de días consecutivos de desconexión entre dos puntos. La métrica que mayor correlación obtuvo fue la media de la resistencia hidrológica en relación a las disimilitudes de la comunidad aérea, ésta incluía el peso de la distancia que separaba dos puntos. Todas ellas, excepto los períodos de sequía, respondieron correctamente a los patrones de disimilitud de alguna de las comunidades, las cuales incrementaban a mayor pérdida de conectividad hidrológica. Los resultados de este trabajo permitirán una mejor caracterización de las metacomunidades de los ríos temporales para una mejor conservación y gestión de estos ecosistemas y su biodiversidad.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN 1
2. METODOLOGIA 4
2.1. Área de estudio 4
2.2. Hidrología de los ríos de estudio 5
2.3. Matrices hidrológicas 6
2.4. Transformación de la matriz 7
2.4.1. Método presencia/ausencia de agua 7
2.4.2. Método de resistencia 8
2.5. Métricas hidrológicas 10
2.6. Análisis de la comunidad biológica 10
2.7. Análisis estadístico 11
3. RESULTADOS 13
3.1. Resultados de las métricas hidrológicas (Matriz 0-1) 15
3.2. Resultados de las métricas hidrológicas (Matriz Resistencia 1&2) 17
4. DISCUSIÓN 19
5. CONCLUSIÓN 23
6. BIBLIOGRAFÍA 24

1. INTRODUCCIÓN

Los cursos fluviales en los que, por diferentes factores como el clima, la geología, la morfología y/o el grado de antropización, no fluye el agua superficialmente en algún momento del año se denominan ríos intermitentes, temporales o efímeros (IRES: Intermittent Rivers and Ephemeral Streams; aquí llamados *ríos temporales*) (Datry et al., 2014a). Este tipo de ríos ya representan más del 50% de la red fluvial a escala mundial (Datry et al., 2014a) y se prevé que sean aún más frecuentes en diferentes regiones del planeta a consecuencia de los efectos del cambio global (Palmer et al., 2008, & Larned et al., 2010). Por ello, durante las últimas décadas su investigación ha cobrado mayor importancia, incluyendo estudios sobre su hidrología, geomorfología, ecología, servicios ecosistémicos, gestión y conservación (Magand et al., 2020). Los ríos temporales son sistemas ecológicos muy dinámicos (Datry et al., 2016), y constituyen un mosaico de ecosistemas lóticos, lénticos y terrestres en el espacio (secciones del río con diferentes condiciones hidrológicas) y tiempo (una misma sección con diferentes fases hidrológicas a lo largo de un ciclo) (Datry et al., 2014a). El cambio de las condiciones hidrológicas de un río temporal llevan asociadas una disponibilidad de hábitats y nichos cambiante, hecho que condiciona la biodiversidad de la comunidad presente en el mismo río a lo largo del año (Gallart et al., 2012).

Dichas condiciones los hacen unos ecosistemas usados frecuentemente como modelos para el estudio de fragmentación de hábitats y dinámicas de las metacomunidades (Sarremejane et al., 2017). Una metacomunidad es un conjunto de comunidades locales llamadas frecuentemente *patches*, que son zonas de hábitat estable, unidas por la dispersión de un elevado número de especies que interactúan entre ellas. El establecimiento de dichas especies está condicionado por los procesos de selección regionales y locales como los filtros de hábitat, competencia por el nicho, factores de dispersión de los organismos, estrategias vitales, tasas de colonización, extinción y reproducción (Cañedo-Argüelles et al., 2015, & Tonkin et al., 2017). La beta-diversidad (β-diversidad) es un término introducido por Whittaker (1972) comúnmente usado para poder entender las variaciones de la composición y propiedades de las comunidades entre diferentes patches de una metacomunidad (Anderson et al., 2011, & Altermatt et al., 2013). Describe la relación entre la diversidad local (α-diversidad) y la diversidad regional (γ-diversidad), es decir, la contribución de la comunidad de cada *patch* a la diversidad regional de cada metacomunidad, permite entender las variaciones espaciotemporales de la biodiversidad en ecosistemas dinámicos (Altermatt et al., 2011, Tonkin et al., 2017, Crabot et al., 2020).

Las comunidades más comúnmente utilizadas para analizar el estado de los ecosistemas fluviales son las de macroinvertebrados, invertebrados artrópodos y no artrópodos que pueblan los diferentes hábitats acuáticos y son usados como indicadores biológicos (Bonada et al., 2005). Estos organismos tienen estrategias de dispersión muy distintas, incluyendo organismos acuáticos en sentido estricto que se dispersan por la deriva hasta organismos voladores capaces de migrar a grandes distancias (Sarremejane et al., 2020). Ello, junto la gran variedad de rasgos biológicos y ecológicos, les convierte en los organismos ideales para testar la importancia de la conectividad fluvial sobre las metacomunidades. Por otro lado, son organismos altamente diversos, fáciles de muestrear e identificar y cubren gradientes hidrológicos y ambientales muy amplios (Bonada et al., 2007, Prat et al., 2008, Sarremejane et al., 2020).

El dinamismo en la intermitencia del flujo de agua en superficie impone unas condiciones abióticas espaciotemporales cambiantes, que determinarán en gran parte la composición de las metacomunidades de esas aguas (Wiggins et al., 1980, Datry et al., 2014a/b, Datry et al., 2017). Por esa razón, los ríos temporales contienen una estructura de la comunidad y una biodiversidad asociadas muy particulares, ya que están conformadas por taxones capaces de coexistir y persistir año tras año con la presión ambiental que supone el incremento o la reducción drástica del caudal de forma temporal (Wiggins et al., 1980, Bogan et al., 2013, Datry et al., 2017) y a dispersarse cuando las condiciones hidrológicas sean las adecuadas para cada taxón (Cañedo-Argüelles et al., 2015). Los episodios de *rewetting*, períodos en los que el río experimenta un incremento del caudal y de la conectividad hidrológica, generan un mayor número de hábitats y nichos disponibles, lo que aumenta la dispersión y colonización de los macroinvertebrados (principalmente de dispersores acuáticos) (Datry et al., 2016b, Crabot et al., 2020). Si bien durante la fase inicial de *rewetting* la dispersión es importante, cuando todo el río está conectado hidrológicamente, el filtro ambiental cobra importancia (Sarremejane et al., 2017). En períodos de sequía, la disminución del caudal ejerce un filtro ambiental muy intenso generando contracción de los hábitats y disminuyendo los nichos disponibles, aumenta la competencia inter e intraespecífica y además provoca una reducción de la dispersión de los invertebrados, tanto dispersores aéreos como dispersores acuáticos (Bogan et al., 2017, & Cañedo-Argüelles et al., 2020). La pérdida de conectividad hidrológica entre *patches* y la disminución de la cantidad de *patches* habitables con agua permanente provocan que la distancia devenga más relevante en la composición de las comunidades (Gasith & Resh, 1999, Sheldon et al., 2010, Cañedo-Argüelles et al., 2020).

Hasta el momento, en los estudios de dinámicas de metacomunidades de ríos temporales se ha introducido la conectividad hidrológica utilizado la distancia Euclídea o la distancia a través de la red fluvial (*network distance*) para determinar el efecto del peso del espacio sobre la conformación de las metacomunidades (Cañedo-Argüelles et al., 2015). Estas distancias asumen que los organismos se dispersan todo el año mediante el recorrido del cauce, que puede ser útil en ríos perennes. Sin embargo, las comunidades de macroinvertebrados de ríos temporales, por la fragmentación de hábitat resultante de la intermitencia de flujo de agua, no están continuamente conectadas a lo largo del curso fluvial y del tiempo como ocurre en ríos perennes. Debido a la ausencia de agua de los ríos temporales se altera el patrón de conectividad longitudinal, las relaciones *distance decay* (la similitud de la comunidad entre dos puntos disminuye a medida que la distancia que los separa aumenta) y el gradiente lineal de diversidad típicos de los ríos perennes (Bogan et al., 2013, & Cañedo-Argüelles et al., 2015). El grado de aislamiento de la comunidad local de un punto de río respecto de otra comunidad de otro punto afecta a las dinámicas de conectividad de la metacomunidad, modelando la biodiversidad presente (Altermatt & Fronhofer, 2017). Los tramos con mayor intermitencia pueden ser recolonizados con mayor facilidad si se encuentran refugios de agua permanente en la cuenca, según el porcentaje de taxones especialistas de la región y también depende de las condiciones hidrológicas locales y regionales (Bogan et al. 2013, Cañedo-Argüelles et al, 2015, Anton-Pardo, et al 2019). Por lo tanto, la intermitencia de flujo de agua será un gran condicionante de la dispersión de organismos entre *patches* de un río temporal, teniendo una influencia relativamente más importante que simplemente la distancia que separa dos localidades (Cañedo-Argüelles et al., 2015, & Crabot et al., 2020).

Este trabajo aporta un avance metodológico en el tratamiento de la conectividad hidrológica. Se calcula una nueva métrica que tiene en cuenta la conectividad fluvial en base a la presencia o ausencia de agua en el río. Los objetivos son, en primer lugar, **construir una matriz de conectividad hidrológica que permita extraer métricas que informen sobre la intermitencia de flujo de agua entre tramos de un mismo río**. En segundo lugar, se pretende **testar la relevancia de dichas métricas analizando su efecto sobre las metacomunidades de macroinvertebrados**.

2. METODOLOGÍA

2.1. Área de estudio

Los seis ríos temporales sobre los cuales se ha trabajado están localizados en el Parque Natural de Sant Llorenç del Munt i l'Obac (Figura 1) y pertenecen a las cuencas internas de Cataluña de los ríos Llobregat y Besòs. Geológicamente, el Parque Natural tiene una elevada permeabilidad, debido a que es una zona kárstica, conformada por conglomerados tanto silíceos como calcáreos. Es una zona de orografía irregular, propia de la sierra prelitoral catalana, contiene una vegetación dominada por el bosque mediterráneo, con *Pinus* y *Quercus* como géneros arborícolas principales (Lookingbill & Zavala, 2000). El área de estudio está influenciada por un clima típico mediterráneo subhúmedo, caracterizado por un régimen pluviométrico irregular marcado por la falta de precipitación estival e invernal, abundantes precipitaciones en primavera y sobretodo en otoño; aunque hay que tener en cuenta que en verano se pueden producir tormentas locales (Rieradevall et al., 1999). Estas condiciones propician la presencia de numerosos ríos temporales.

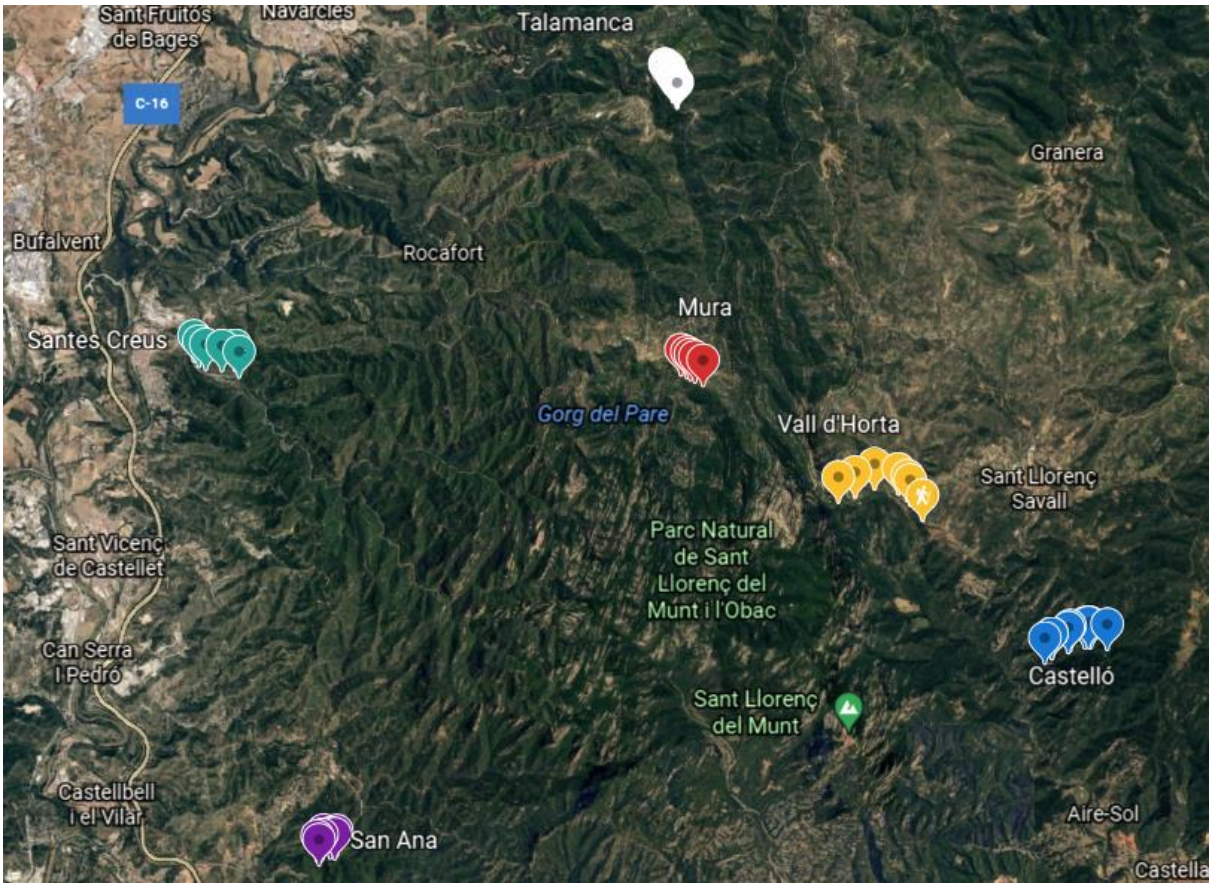

Figura 1. Río del Parque Natural de Sant Llorenç del Munt i l'Obac estudiados. Localización y número de HOBO con los que se ha trabajado en cada río: Castelló (15), Mura (14), San Ana (12), Santes Creus (11), Talamanca (13) y Vall d'Horta (10).

2.2. Hidrología de los ríos de estudio

Para poder determinar la presencia o ausencia de agua en un tramo de río, en 2018 se instalaron un total de 84 medidores de temperatura en continuo (HOBO® Pendant temp/light) en los ríos temporales de la zona de estudio. Cada HOBO se situó, a lo largo de cada curso fluvial, en un punto donde las condiciones hidromorfológicas cambiaban. Por ejemplo, si una sección de río estaba conformada por una poza aguas arriba y un rápido profundo aguas abajo se colocaban dos HOBO, uno en cada zona. Si aguas abajo seguía el rápido profundo no se colocaba otro dispositivo, además se instalaron HOBO en el exterior para tener una referencia del registro de temperatura del medio terrestre circundante. La capacidad de medir la temperatura en una zona terrestre o acuática los hace muy versátiles y útiles para estudiar ríos temporales. Estos dispositivos registraron la temperatura con una frecuencia de 1 dato a cada hora. El patrón de registro de temperatura determinó si ese dispositivo se encontraba cubierto por agua o descubierto. Los HOBO cubiertos por agua seguía una tendencia lineal ya que la amplitud térmica registrada era pequeña, por el efecto termorregulador del agua. Por otro lado, el registro de temperatura en el medio terrestre se podía aproximar a una función sinusoidal periódica a lo largo del año, con amplitudes térmicas diferentes según la estación (Valera, 2020, Jensen, 2019). Cuando un HOBO instalado en el río registraba un patrón diario de temperatura similar a los HOBO de referencia del medio terrestre se consideraba que ese tramo de río se encontraba seco (Gungle, 2006). Finalmente, se atribuyó un 1 cuando los datos eran semejantes al modelo lineal (tramo con agua) y un 0 cuando seguían el modelo con función sinusoidal (tramo seco) (Valera, 2020, Jensen, 2019).

De los 84 HOBO instalados solo se pudieron recuperar 71; el resto fueron arrastrados por una gran avenida. La pérdida de algunos HOBO y el error de registro de temperatura en días muy fríos supuso un problema para determinar en qué estado se encontraban algunos puntos del río. Para solventarlo, Pineda (2020) obtuvo información sobre el estado hidrológico de algunos puntos mediante modelos de regresión logística basados en la pendiente, altitud, geología, humedad, precipitación y temperatura, utilizando datos de días anteriores al fallo técnico. Los valores hidrológicos diarios de los HOBO de interés se seleccionaron de Predicted Flow Data (predicted flow data new matrix) (Material suplementario), que contiene los valores hidrológicos diarios (513 días) de cada HOBO instalado en formato 0-1 (presencia/ausencia de agua) (Pineda, 2020).

2.3. Matrices hidrológicas

Las comunidades de macroinvertebrados fueron muestreadas en cuatro o cinco puntos de cada río. Estas secciones muestreadas tenían instalados una serie de HOBO a su alrededor, por lo que los valores hidrológicos de éstos HOBO fueron asignados a cada punto de muestreo de macroinvertebrados correspondiente. A los tramos entre puntos de muestreo (PM) que tenían HOBO, llamados “nexos”, se les asignó los HOBO correspondientes. En la Tabla HOBO (Material suplementario) se muestran los códigos de los HOBO asignados a cada punto de muestreo o a cada nexo.

En el río San Ana, para los PM o nexos en los que no había datos hidrológicos de ningún HOBO, se utilizaron los valores registrados por los HOBO más próximos a los PM. Este procedimiento se realizó solamente para el cálculo de las métricas que no involucraban el uso de la distancia entre HOBO. En este trabajo se seleccionaron los datos hidrológicos entre las fechas que se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1: Fechas de inicio y final del período de estudio para cada uno de los ríos. Se obtiene un dato de presencia o ausencia de agua diario de cada uno de los HOBO instalados.

	Ríos de estudio					
	Castelló	Vall d’Horta	Mura	Santes Creus	San Ana	Talamanca
Inicio	10/01/19	14/01/19	07/01/19	15/01/19	08/01/19	09/01/19
Final	20/05/19	27/05/19	21/05/19	27/05/19	23/05/19	22/05/19

Para poder empezar a analizar los datos se creó la **Matriz Inicial** (Material suplementario). Esta matriz contiene una hoja para cada río de estudio. Con los HOBO asignados (Tabla HOBO, Material suplementario) se calculó la presencia de agua diaria de cada punto de muestreo o nexo (Figura 2). Si un nexo o PM contenían más de un HOBO asociado, para calcular la presencia de agua diaria se realizó la media aritmética entre ellos. En caso que solamente tuvieran un HOBO asociado se mantuvo ese valor para cada nexo o punto de muestreo. En cada hoja de la Matriz Inicial (Material suplementario) se encuentran los valores de presencia de agua diarios de los PM separados por los valores de presencia de agua de los nexos (Figura 2). Seguidamente se propuso el primer método de cálculo de la conectividad hidrológica diaria entre PM:

-Para puntos consecutivos (ej. PM1-PM2, PM2-PM3, PM3-PM4) se realizó la media de la presencia de agua de los dos PM y del nexo que los separaba ((PM1+N1-2+PM2)/ 3).

-Para puntos no consecutivos (ej. PM1-PM3, PM1-PM4, PM2-PM4) se realizó la media de los valores de presencia de agua de todos los PM y nexos comprendidos entre ambos ((PM1+N1-2 +PM2+N2-3+PM3)/5).

Este procedimiento acabó generando una matriz con poco sentido ecológico. Se sobreestimaba la conectividad a mayor longitud, debido a que incrementaba la posibilidad de que algún punto contuviera agua. La conexión entre dos puntos de río consecutivos tendía a ser menor respecto de dos puntos que estaban separados por más distancia (ej. PM1-PM4, PM2-PM5), en los que en realidad había una mayor pérdida de agua superficial. Analizando la situación presentada por la matriz se encontraron irregularidades y se consideró que sería irreal ecológica e hidrológicamente. Por ejemplo, si partimos de un río con tres PM (alto, medio y bajo) y sólo se seca el tramo medio, observando la conectividad del tramo bajo con la cabecera, a un macroinvertebrado acuático le resultará imposible llegar al tramo bajo partiendo de la cabecera, ya que se crea una barrera por la pérdida de agua superficial.

Esta matriz dio un resultado no correlacionado con lo que suele ocurrir ya que imaginemos que los tramos alto y bajo contienen agua (1+1=2) y el tramo medio sin agua (0). El resultado de la conectividad es ⅔=0.66, por lo que da una cierta idea incorrecta de que el organismo se puede desplazar aguas abajo, cuando en realidad, queda recluido en el tramo bajo.
Podría ser una metodología de cálculo de conectividad hidrológica útil exclusivamente para macroinvertebrados con fases adultas aladas que les permiten desplazarse fácilmente a través de la red fluvial independientemente de la conectividad hidrológica, pero no fue utilizada.
Dicho esto, fue conveniente transformar la Matriz Inicial.

2.4. Transformación de la matriz

2.4.1. Método presencia/ausencia de agua

Partiendo de la presencia de agua de cada PM o nexo (Figura 2) se asignaron a todos los valores de presencia de agua que no eran 1 el valor de 0, la **Matriz 0-1** (Material suplementario). Mediante esta transformación se incrementó el efecto de la ausencia de agua en una sección determinada de un río. Por lo tanto, solo se asumió que los tramos estaban conectados hidrológicamente si por todos ellos fluía el agua. Daba una idea más clara del estado en que se encontraba el río a diario, qué PM estaban conectados al 100% y qué puntos no (Figura 2). Seguidamente se calculó la conectividad hidrológica diaria entre cada par de PM (Figura 2) y se extrajeron las primeras métricas hidrológicas (Figura 2, 2.5. Métricas hidrológicas).

2.4.2 Método resistencia

Para realizar el segundo método fue necesario calcular la distancia que separaba cada par de HOBO consecutivos partiendo del dispositivo que se encontraba más aguas arriba. Este cálculo se realizó con la función *distm,* asociada a la función *distGeo,* del paquete de R *geosphere*. Partiendo de los HOBO correspondientes a cada río (Figura 2), se insertaron los valores de distancia entre los HOBO consecutivos que se encontraban más próximos siguiendo el curso fluvial (**Matriz Resistencia 1&2**, Material suplementario). Se invirtieron los valores hidrológicos dados por los HOBO, por lo que, en este caso un HOBO cubierto por agua tenía el valor diario de 0 y uno seco tenía el valor de 1. De este modo, invirtiendo los valores, cuando una sección de río estaba completamente conectada el valor resultaría 0, si existía un punto de desconexión el valor de resistencia hidrológica devendría superior a 0.

La inversión se llevó a cabo porque, a partir de las matrices que se generaron, se realizó un cálculo para obtener, lo que nombramos, la resistencia hidrológica entre PM. Esta resistencia hidrológica hace referencia a la fórmula propuesta (Figura 2) para el cálculo de la conectividad hidrológica, en la que la intermitencia de agua condicionaba la importancia relativa del peso de la distancia existente entre los diferentes PM. La fórmula que se propuso se podría entender como el peso que representaban el espacio y las condiciones hidrológicas a la limitación de la dispersión de los organismos dentro de la metacomunidad que conformaba cada río. En este caso no se unificaron los datos de los HOBO para calcular un valor de hidrología diario total para cada PM o nexos, sino que se utilizaron los HOBO comprendidos entre PM como un continuo desde el HOBO situado más aguas arriba hasta el situado más aguas abajo.

La inserción de la distancia entre HOBO se realizó de dos formas distintas:

-Se insertó la distancia resultante (m) entre cada par de HOBO consecutivos sin modificar (**Matriz Resistencia 1**). En el caso que la distancia obtenida entre HOBO fuera 0, se sustituyó por 1 m (Matriz Resistencia 1, Material suplementario).

-Con la finalidad de ponderar los valores de distancia, se insertó la distancia entre cada par de HOBO consecutivos dividida por el sumatorio de distancias que separaban cada par de HOBO consecutivos en todo el río (**Matriz Resistencia 2**, Material suplementario).

-Ejemplo del cálculo diario de la resistencia hidrológica entre dos PM con tres HOBOs:

((Presencia de agua del HOBO superior*distancia del punto superior al HOBO nexo) + (Presencia de agua del HOBO nexo*distancia del nexo al HOBO inferior) * (Presencia de agua del HOBO inferior))/2 conexiones.

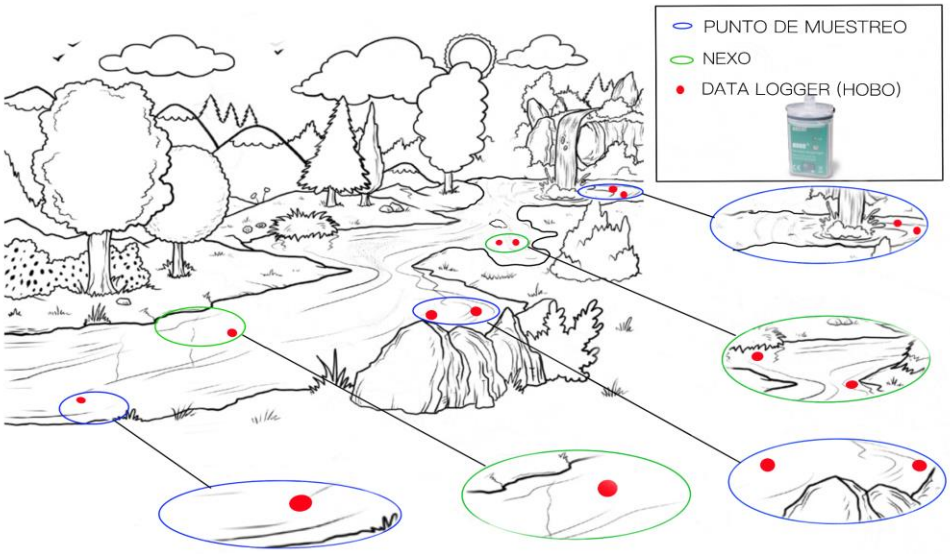

Figura 2: Representación de las metodologías de cálculo de conectividad hidrológica.

Matriz Inicial. Asignación de cada HOBO a un punto de muestreo (PM) o Nexo (N), cálculo de la presencia de agua diaria de cada uno de los PM o N y de la conectividad hidrológica diaria entre los PM.

Matriz 0-1. Todos los valores de presencia de agua que no sean 1 se sustituyen por 0. Se calcula la conectividad hidrológica diaria entre los PM, conectados si todos los HOBO están cubiertos por agua.

Matriz Resistencia 1&2. Se asignan los HOBO a cada PM y N intercalados por las distancias que los separa. Presentación de la fórmula del cálculo usado para obtener la resistencia hidrológica diaria entre dos PM y un ejemplo de ello.

MATRIZ INICIAL

PM1		N1-2		PM2		N2-3	PM 3
DL1	DL2	DL3	DL4	DL5	DL6	DL7	DL8
1	1	1	1	1	1	1	1
1	0	1	1	1	1	1	1
0	0	0	1	1	1	0	1
0	0	0	0	1	1	0	0
1	1	0	0	0	1	1	0
1	1	1	1	1	1	1	1

Presencia de agua				
PM1	N1-2	PM2	N2-3	PM3
1	1	1	1	1
0,5	1	1	1	1
0	0,5	1	0	1
0	0	1	0	0
1	0	0,5	1	0
1	1	1	1	1

PM1-PM2	PM1-PM3	PM2-PM3
(1+1+1)/3= 1	(1+1+1+1+1)/5=1	(1+1+1)/3=1
0.833	0.9	1
0.5	0.3	0.66
0.33	0.2	0.33
0.5	0.5	0.5
1	1	1

MATRIZ 0-1

Presencia/Ausencia de agua				
PM1	N1-2	PM2	N2-3	PM3
1	1	1	1	1
0	1	1	1	1
0	0	1	0	1
0	0	1	0	0
1	0	0	1	0
1	1	1	1	1

PM1-PM2	PM1-PM3	PM2-PM3
1+1+1= 1	1	1
0+1+0=0	0	1
0+0+1=0	0	0
0+0+1=0	0	0
1+0+0=0	0	0
1+1+1=1	1	1

MÉTRICAS	PM1-PM2	PM1-PM3	PM2-PM3
Número de días desconectado	4	4	3
Máximo de días desconectado	4	4	3
Máximo de días conectado	1	1	2
Períodos de sequía	1	1	1

MATRIZ RESISTENCIA 1/2

PM1				N1-2			PM2				N2-3		PM3	
DL1	dist 1-2	DL2	dist 2-3	DL3	dist 3-4	DL4	dist 4-5	DL5	dist 5-6	DL6	dist 6-7	DL7	dist 7-8	DL8
0	d12	0	d23	0	d34	0	d45	0	d56	0	d67	0	d78	0
0	d12	1	d23	0	d34	0	d45	0	d56	0	d67	0	d78	0
1	d12	1	d23	1	d34	0	d45	0	d56	0	d67	1	d78	0
1	d12	1	d23	1	d34	1	d45	0	d56	0	d67	1	d78	1
0	d12	0	d23	1	d34	1	d45	1	d56	0	d67	0	d78	1
0	d12	0	d23	0	d34	0	d45	0	d56	0	d67	0	d78	0

Fórmula de la resistencia hidrológica diaria

$$\frac{((H_1 * d12) + (H_2 * d23) + \ldots (H_{n-1} * d(n-1)n * H_n)}{\text{n conexiones}}$$

PM1-PM2
0/5
d23/5
(d12+d23+d34)/5
(d12+d23+d34+d45)/5
(d34+d45)/5
0/5

MÉTRICAS

Media, Moda — R. Hidrológica

Media, Moda — R. Hidrológica P

2.5. Métricas hidrológicas

A partir de la conectividad hidrológica diaria resultante entre cada par de tramos de muestreo del método presencia/ausencia de agua de la matriz (Matriz 0-1) (valores de conectividad posibles 0 o 1), se extrajeron cuatro métricas hidrológicas, las cuales no estaban influenciadas por la distancia que separaba los HOBO. Estas resultaban en un valor único para cada par de PM que resumían las condiciones hidrológicas que sufrieron cada par de PM. La primera métrica fue contabilizar el número de días que había habido desconexión entre cada par de PM, usando las funciones *count* y *summarise* del paquete básico de R. La segunda métrica fue la duración máxima de días consecutivos que cada par de PM estuvieron desconectados. La tercera fue contabilizar la duración máxima de días consecutivos que cada par de PM permanecieron conectados. La cuarta métrica contabilizó el número de períodos de sequía que habían sufrido cada par de PM; las tres últimas métricas fueron calculadas mediante el uso de la función *rle (Run Length Encoding)* de R.

Cuanto al método resistencia (Matrices Resistencia 1&2) la conectividad hidrológica entre PM se consideró igualmente y además se añadió el efecto de la distancia que separa los HOBO consecutivos, obteniendo la "resistencia hidrológica". A partir de los valores de resistencia hidrológica diaria entre los PM, con inserción de la distancia entre HOBO consecutivos en m, se extrajeron la media y la moda de la resistencia (Matriz Resistencia 1, Material suplementario). De la resistencia hidrológica que incorpora la distancia entre HOBO ponderada también se extrajeron la media y moda de los valores diarios (Matriz Resistencia 2, Material suplementario) y se nombró "resistencia hidrológica P". Estas métricas se propusieron para resumir las condiciones de conectividad hidrológica, según los efectos de las condiciones hidrológicas y del peso del espacio entre los PM durante el período de estudio

.

2.6. Análisis de la comunidad biológica

Las comunidades de macroinvertebrados se muestrearon en cuatro ocasiones durante cada año en los puntos de los ríos que se seleccionaron. En cada jornada en la que se recolectaban los macroinvertebrados se descargaban los datos de registros de temperatura de los HOBO. Cada punto de muestreo conforma una sección de río de unos 100 m. Los macroinvertebrados fueron recolectados con una red colectora con una malla de 250 µm, se muestrearon todos los microhábitats presentes en rápidos, tablas y pozas para obtener una muestra representativa de todos los taxones presentes en ese punto del río. Las muestras se preservaron en etanol 96%, para posteriormente ser contabilizadas e identificadas a nivel de género, familia o subfamilia. En este caso se utilizaron los datos de abundancias de los taxones recolectados en el último día de

nuestro período de estudio representando las comunidades de finales de invierno y primavera (Tabla 1) proporcionados por el grupo FEHM-lab (Matriz Primavera, Material Suplementario). Se analizó la disimilitud de las comunidades de macroinvertebrados entre PM dentro de un mismo río mediante el cálculo de la distancia Bray-Curtis, usando la función *vegdist* del paquete *vegan* de R. Esta distancia es muy útil para estudiar comunidades ya que está condicionada por el número de taxones que comparten dos comunidades y en qué proporciones se encuentren esos taxones.

Primeramente se calcularon las disimilitudes de la matriz total de la comunidad entre PM de cada río (Total, Material suplementario). Seguidamente se separaron los macroinvertebrados según el tipo de dispersión principal de cada taxón (Acuáticos/Aéreos, Material suplementario). Se utilizó como referencia la base de datos DISPERSE (Sarremejane, et al., 2020) que contenía la información de nueve rasgos de dispersión para 480 géneros de macroinvertebrados. Estos rasgos se resumían en cuatro categorías: acuático pasivo, acuático activo, aéreo pasivo y aéreo activo. Cada una de las categorías podía tomar un valor entre 0 y 3 ambos incluidos. En el caso que el taxón fuera, por ejemplo, un gran dispersor aéreo y un mal dispersor acuático la categoría de dispersor aéreo activo contendría un valor elevado (2 o 3) y la de dispersor acuático activo un valor bajo (0-1). Para este trabajo, se simplificaron las categorías de dispersión, reduciéndose a dos tipos, dispersión acuática y dispersión aérea. El criterio de discriminación de taxones se realizó tomando el valor más alto (0-3) obtenido por cada taxón según las cuatro categorías de dispersión presentadas anteriormente. Si la categoría con mayor número era acuática, al género se le otorga una dispersión acuática. En caso que hubiera empate de puntuaciones entre dispersión acuática y aérea en un género, se categorizaron como dispersión aérea. Por lo tanto se separaron los organismos exclusivamente acuáticos y aquellos que tenían una dispersión principalmente a través de la deriva de las larvas, del resto (con dispersión mayoritariamente aérea). Esa distinción fue necesaria para poder testear las métricas hidrológicas con la comunidad total y con esa misma comunidad, pero con los taxones separados en función de su tipo de dispersión principal (Acuáticos/Aéreos, Material suplementario). Por lo tanto, también se calculó la disimilitud de las comunidades para organismos de dispersión acuática y para organismos de dispersión aérea.

2.7. Análisis estadístico

Para poder analizar la matriz de abundancias de macroinvertebrados y obtener la disimilaridad de la composición de la comunidad entre PM (distancia Bray-Curtis) se transformaron los datos (log+1), porque había abundancias con órdenes de magnitud disimilares entre géneros y

abundancias de 0 (Total/Aéreos/Acuáticos, Material suplementario). Se unificaron los resultados de las métricas y de las distancias Bray-Curtis obtenidos para cada par de PM en la matriz Métricas y BC (Material suplementario). Para analizar la relación de las métricas hidrológicas con las comunidades biológicas se utilizaron modelos lineales mixtos, mediante la función *lme* del paquete *nlme* de *R*. La ventaja del uso de este tipo de modelos es que se puede tratar con todos los datos aunque existan factores que los agrupen, no requieren de datos independientes y en caso que el tamaño de la muestra sea pequeño pueden operar correctamente. Los datos de la comunidad biológica que provengan de puntos del mismo río serán más similares que entre puntos de otros ríos, están más correlacionados entre ellos, ya que teóricamente conforman una misma metacomunidad. La existencia de una mayor correlación entre grupos de datos indica que los datos no son independientes; aunque es posible que los datos de cada río, individualmente, respondan de una forma similar a las métricas hidrológicas. En este caso no interesó separar los resultados entre ríos, sino ver qué métrica tenía un mayor poder explicativo sobre las disimilitudes de las comunidades en general. Por esa razón se introdujo cada métrica como un *fixed effect*, es decir, una variable que afectaba o influía a la variable respuesta (disimilitud entre comunidades). Por otro lado, se estableció el río al que pertenecía cada punto de muestreo como *random factor o random effect*; una variable categórica que agrupaba y categorizaba nuestros datos, hecho que permitía controlar la correlación entre nuestros datos. Cada modelo lineal mixto asociado a una métrica hidrológica se validó con un test ANOVA dos factores, con un intervalo de confianza del 95%, respecto de un modelo nulo. De ello, se extrajeron los valores de estimación del modelo que provienen del *fixed effect*, el error estándar de estos valores y los p-valores de cada relación comunidad ~ métrica hidrológica. También se calcularon los valores de las correlaciones entre la métrica hidrológica y las disimilitudes entre comunidades; R^2_c (condicional) y las R^2_m (marginal) mediante la función *r.squaredGLMM* del paquete estadístico *MuMIn* de *R.* R^2_c se refiere a la variancia explicada por el modelo sumando *fixed effect* (explicado por cada métrica) y *random effect* (explicado por el efecto de cada río). R^2_m está asociado solamente a la influencia que tienen los *fixed effects* en el ajuste del modelo, por lo que en este caso se consideró conveniente tomar ese valor como referencia del ajuste de las métricas que fueron testeadas.

Además, se analizó la existencia de correlación entre las diferentes métricas hidrológicas obtenidas mediante la función *cor* del paquete de *R* básico. Para este estudio, no se pretendía excluir las métricas que estuvieran correlacionadas entre ellas, ya que estaban explicando las mismas condiciones ambientales de conectividad hidrológica entre los diferentes puntos del río y era previsible que existiera correlación entre ellas. Lo que se pretendía era que cada métrica fuera testeada para determinar, cuál de ellas tenía un mayor poder explicativo sobre las

comunidades de macroinvertebrados. Cada métrica se incorporó en los modelos como la única variable explicativa de la disimilitud de la comunidad por lo que la correlación entre ellas no influyó en los resultados. Si se usaran dos de las métricas hidrológicas como variables explicativas de la disimilitud de las comunidades sería necesario evitar la correlación entre ellas, por lo que sería necesario elegir una métrica extraída de la Matriz 0-1 y una de las Matrices de Resistencia hidrológica. Aun así, los resultados de algunas métricas se podrían comportar de forma similar por lo que habría que observarlas más detenidamente para ver si se puede afirmar que son la misma métrica, especialmente para las métricas obtenidas del método resistencia en las que solamente el valor de distancia puede ser en m o ponderada (2.4.2. Método resistencia)

3. RESULTADOS

El número de taxones (género/familia/orden) totales encontrados entre los 6 ríos fue de 137 (Total, Material suplementario). Noventa de ellos se clasificaron a la comunidad de organismos con dispersión aérea (Aéreos, Material suplementario) y 47 a la comunidad de organismos con dispersión acuática (Acuáticos, Material suplementario). Los taxones aéreos más abundantes fueron las subfamilias Tanytarsinii y Chironominii, y el género *Habrophlebia*. De los taxones acuáticos, los más abundantes fueron las familias Orthocladiinae y Pentaneurinii.

Los resultados del análisis de correlación entre las métricas hidrológicas mostraron que todas aquellas métricas extraídas de la misma matriz estaban correlacionadas entre ellas, excepto la métrica períodos de sequía. No existió correlación entre métricas extraídas de la Matriz 0-1 y las métricas de las Matrices Resistencia (Tabla 3).

Tabla 3: Correlaciones entre las diferentes métricas hidrológicas. Número de días de desconexión (NDD), máximo de días consecutivos de desconexión (MDD), máximo de días consecutivos de conexión (MDC), períodos de sequía (PS), media y moda de la resistencia hidrológica con la distancia en m (MeRH/MoRH) y ponderada (MeRHP/MoRHP).

	NDD	MDD	MDC	PS	MeRH	MoRH	MeRHP
NDD	1						
MDD	-0.828	1					
MDC	-0.905	-0.692	1				
PS	0.456	0.013	-0.607	1			
MeRH	0.578	0.414	-0.569	0.372	1		
MoRH	0.521	0.428	-0.457	0.272	0.903	1	
MeRHP	0.580	0.369	-0.566	0.469	0.951	0.880	1
MoRHP	0.470	0.418	-0.404	0.241	0.874	0.985	0.877

Tabla 4: Resultados obtenidos de testar los modelos de las disimilitudes de las comunidades total, acuática y aérea en función de las ocho métricas hidrológicas propuestas (ANOVA). Los valores de estimación de cada métrica pueden contener *(p-valor<0.05) o ** (p-valor<0.005). Se destacan las tres métricas con coeficientes de correlación (R^2_m) más elevadas; rojo (1), naranja (2) y amarillo (3).

Métricas hidrológicas	Max/ Min	Comunidad total			Comunidad acuática			Comunidad aérea		
		Estimación de los efectos fijos			Estimación de los efectos fijos			Estimación de los efectos fijos		
		Valor	Error estándar	R^2_m	Valor	Error estándar	R^2_m	Valor	Error estándar	R^2_m
Número de días desconectado	125/0	0.0015*	0.0005	0.2007	0.0016*	0.0005	0.2538	0.0016*	0.0005	0.2161
Máximo de días consecutivos desconectado	82/0	0.0022**	0.0006	0.1973	0.0028**	0.0005	0.3973	0.0026**	0.0006	0.2742
Máximo de días consecutivos conectado	136/2	-0.0015*	0.0004	0.1998	-0.0014*	0.0004	0.2038	-0.0015	0.0005	0.1890
Períodos de sequía	15/0	0.0038	0.0037	0.0153	0.0009	0.0040	0.0010	0.0008	0.0042	0.0005
Media Resistencia hidrológica	93.195/ 0	0.0026*	0.0009	0.1967	0.0020	0.0010	0.1267	0.0045**	0.0008	0.4354
Moda Resistencia hidrológica	125.03/ 0	0.0014	0.0007	0.1162	0.0014	0.0007	0.1297	0.0020*	0.0007	0.2124
Media Resistencia hidrológica P	0.1031/ 0	1.9874*	0.9045	0.1295	1.3625	0.9538	0.0634	2.0502*	1.000	0.1217
Moda Resistencia hidrológica P	0.1384/ 0	1.1274	0.6483	0.0915	1.1912	0.6401	0.1123	1.5573*	0.6879	0.1552

3.1. Resultados de las métricas hidrológicas (Matriz 0-1)

- Número de días desconectado: El valor obtenido más elevado fue entre los PM SC1-SC4, 125 días en los que no fluyó el agua por toda la sección de río comprendida entre ambos (Métricas y BC, Material suplementario). Las disimilitudes entre las comunidades acuáticas fueron las que mejor se ajustaron a esta métrica (R^2_m =0.2538) (Tabla 4, Figura 3). Hay presencia de correlaciones significativas con las disimilitudes de las otras dos comunidades, especialmente entre la comunidad total, siendo la métrica con el mayor poder explicativo sobre ésta (R^2_m = 0.2007) (Tabla 4, Figura 3).

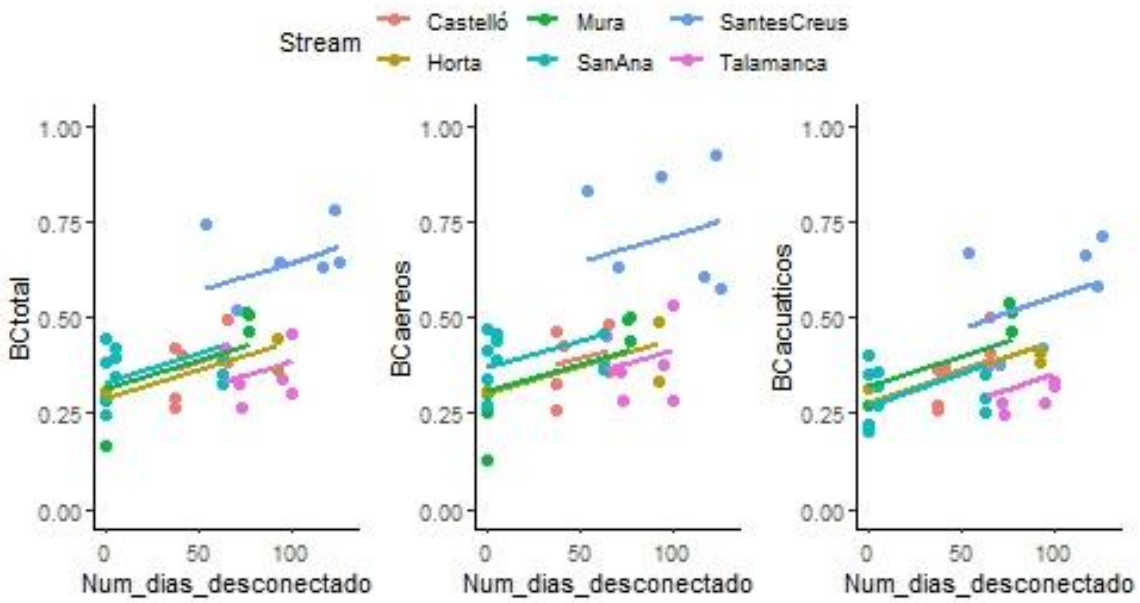

Figura 3: Representaciones gráficas de las disimilitudes de las tres comunidades (BC total/ BC aéreos/ BC acuáticos) en función del número de días que dos PM han estado desconectados.

- Máximo de días consecutivos desconectado: Los pares de PM que sufrieron los períodos de desconexión más largos fueron SC1-SC3, SC1-SC4 y SC2-SC4, en total 82 días desconectados (Métricas y BC, Material suplementario). Esta métrica también explicó mejor la varianza en las disimilitudes en la comunidad acuática, obteniendo el mayor poder explicativo sobre ésta (R^2_m = 0.3973) (Tabla 4, Figura 4). Existió también correlación significativa con las disimilitudes de ambas comunidades restantes, especialmente con la comunidad aérea (R^2_m = 0.2742) (Tabla 4, Figura 4).

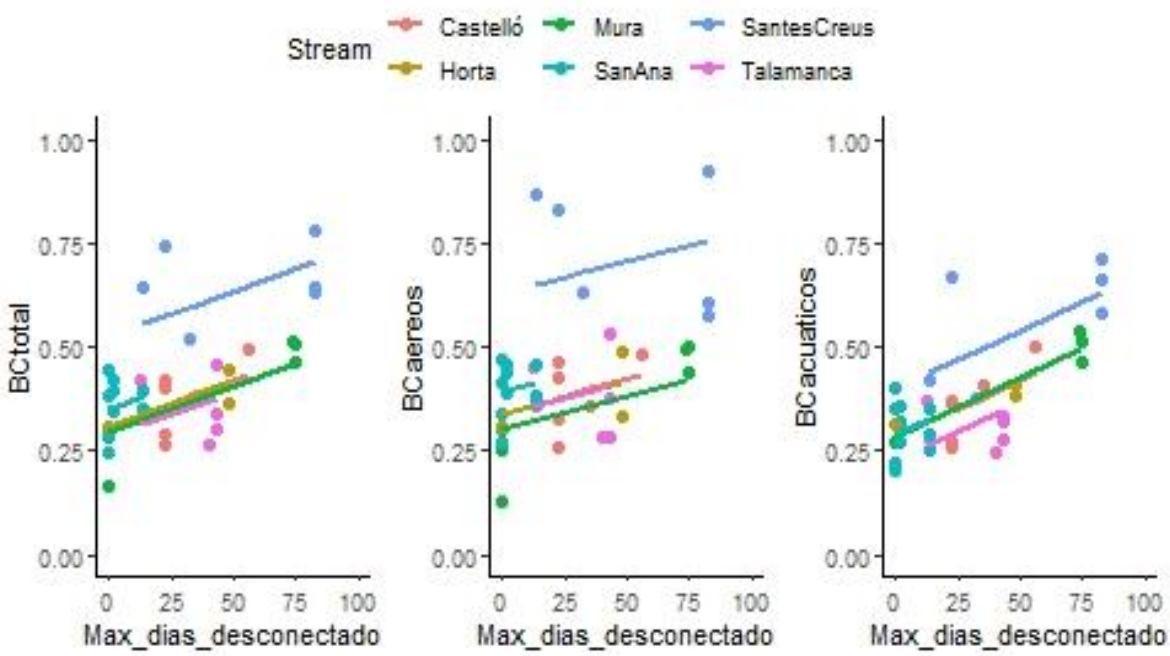

Figura 4: Representaciones gráficas de las disimilitudes de las tres comunidades (BC total/ BC aéreos/ BC acuáticos) en función del número de días consecutivos que dos PM han estado desconectados.

- Máximo de días consecutivos conectado: Los PM que estuvieron más días consecutivos conectados hidrológicamente fueron 136 días entre SA1-SA2, SA2-SA3, SA3-SA4, SA4-SA5. Además, H1-H2 (134) y la sección de río comprendida entre MU2-MU4 (135) no se

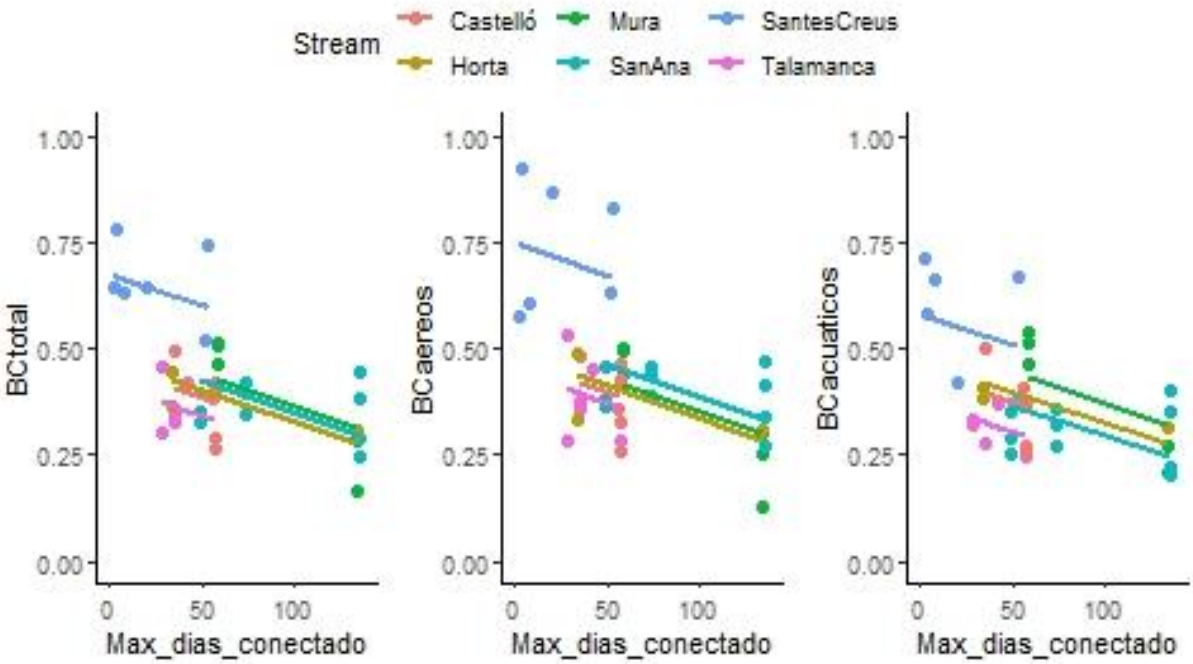

Figura 5: Representaciones gráficas de las disimilitudes de las tres comunidades (BC total/ BC aéreos/ BC acuáticos) en función del número de días consecutivos que dos PM han estado conectados.

secó ningún día durante el período de estudio (Métricas y BC, Material suplementario). Las disimilitudes entre las comunidades acuáticas fueron aquellas que mejor se ajustaron a esta métrica (R^2_m = 0.2038), además también existió correlación significativa entre las disimilitudes de las comunidades totales (R^2_m = 0.1998) (Tabla 4, Figura 5). Fue la única métrica con una correlación negativa, a medida que aumentaba el número de días conectados la disimilitud de las comunidades disminuía.

- Períodos de sequía: El número más elevado de períodos de sequía entre dos PM fue de 15 entre SC2-SC3 (Métricas y BC, Material suplementario). Esta métrica no fue significativa para explicar la varianza en los datos de ninguna de las comunidades (Tabla 4). Probablemente sea una variable muy estocástica, ya que durante este período los ríos se secan y vuelven a tener agua varias veces antes de secarse por completo.

3.2. Resultados de las métricas hidrológicas (Matriz Resistencia 1&2)

- Medias Resistencias hidrológicas (P): Las medias de resistencia hidrológica más elevadas fueron las de los PM SC2-SC3 (93.185/0.1031). Estas dos métricas están correlacionadas significativamente con las disimilitudes de las comunidades totales y aéreas (Tabla 4, Figura 6). En particular la correlación entre la Media de resistencia hidrológica (distancia en m) y la disimilitud entre las comunidades aéreas es la que obtiene el mayor valor del estudio (R^2_m= 0.4354) (Tabla 4, Figura 6). Las tendencias mostradas en la Figura 6 y la correlación entre ambas métricas (Tabla 3) apuntan a que da igual cuál de las dos métricas utilizar, ya que al final, los datos eran los mismos, excepto las distancias que estaban ponderadas; divididas por el sumatorio de distancias que separan cada par de HOBO.

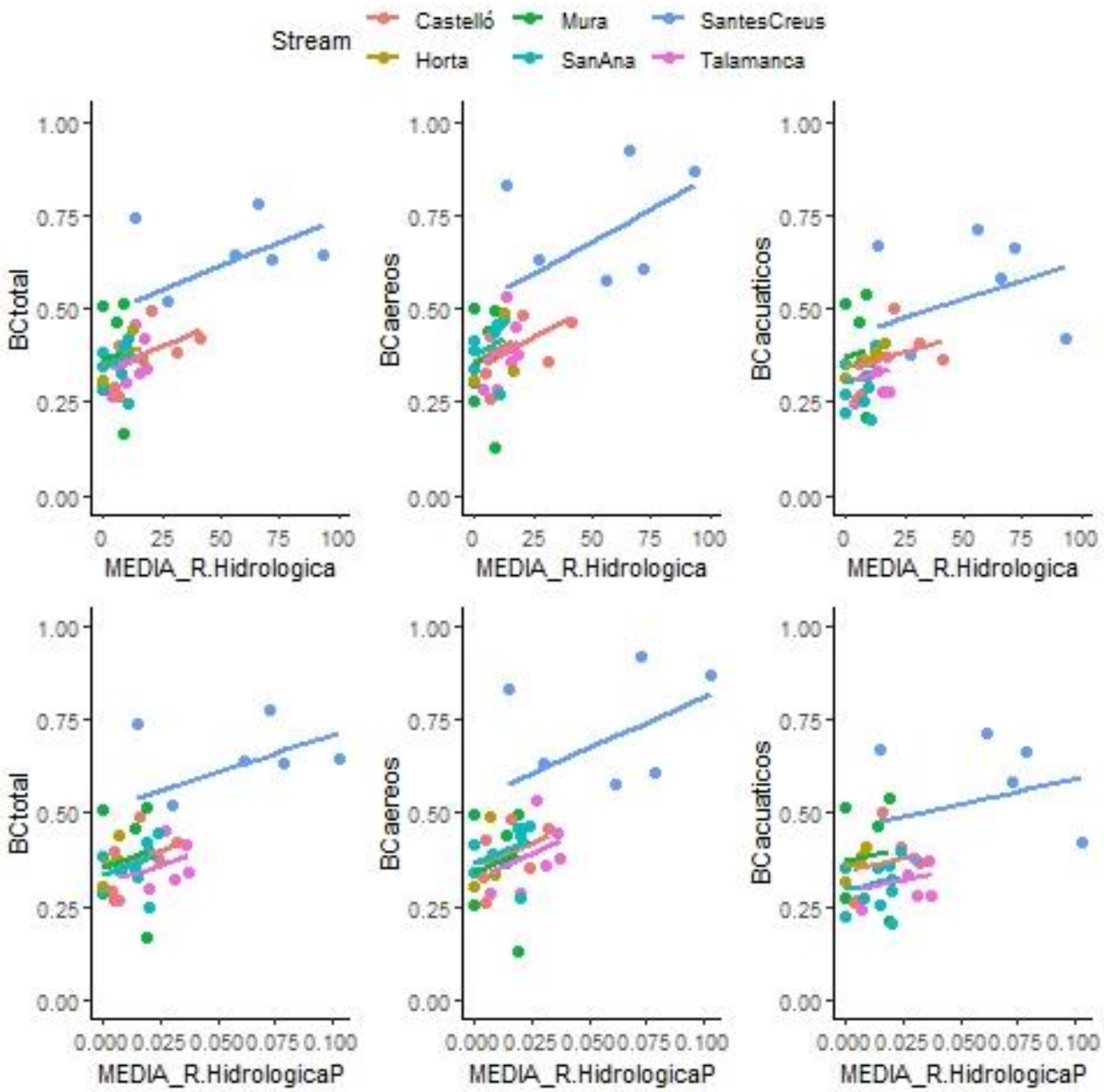

Figura 6: Representaciones gráficas de las disimilitudes de las tres comunidades (BC total/ BC aéreos/ BC acuáticos) en función de la media de resistencia hidrológica (P), que resume las condiciones hidrológicas y espaciales entre dos PM.

- Moda Resistencias hidrológicas (P): El par de PM que obtuvieron el valor de la moda de resistencia hidrológica mayor también fueron SC2-SC3 (125.03/ 0.1384) (Métricas y BC, Material suplementario). La única comunidad con una correlación significativa con estas métricas fue la aérea (R^2_m = 0.2124) (Tabla 4, Figura 7).

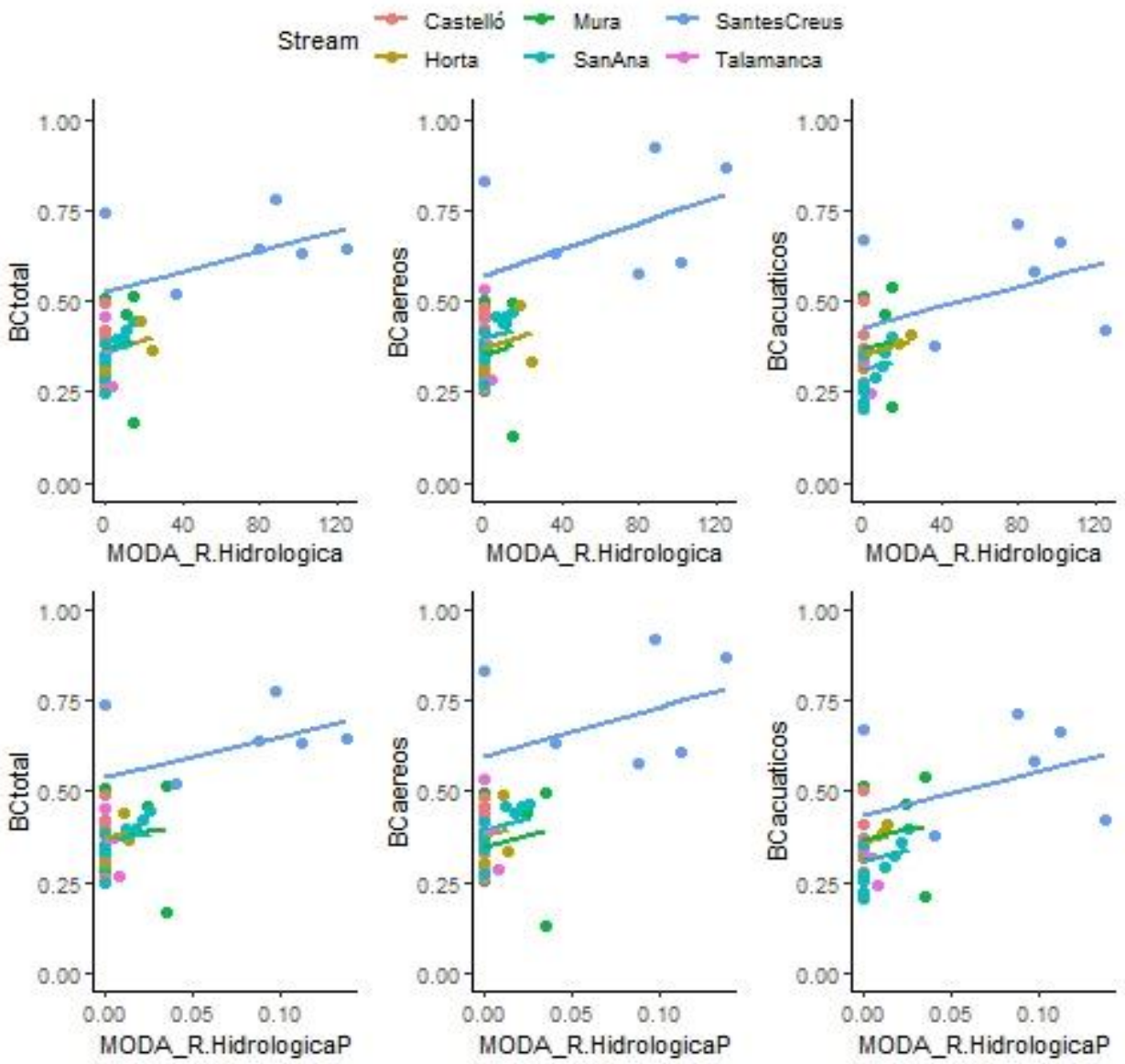

Figura 7: Representaciones gráficas de las disimilitudes de las tres comunidades (BC total/ BC aéreos/ BC acuáticos) en función de la moda de resistencia hidrológica (P), que resume las condiciones hidrológicas y espaciales entre dos

4. DISCUSIÓN

Primero se destaca que se cumplieron exitosamente con los objetivos propuestos. Por un lado se construyeron, a partir de la ubicación de los HOBO y de los datos de presencia/ausencia de agua registrados, dos tipologías de matrices hidrológicas de las cuales se extrajeron métricas que informan sobre la conectividad hidrológica existente entre diferentes puntos del río durante un período de tiempo determinado. Por otro lado, éstas métricas, fueron testeadas con las

disimilitudes entre las comunidades de macroinvertebrados de los diferentes PM obteniendo, para algunas de ellas, correlaciones con un poder explicativo nada despreciable. Por lo que se considera que las metodologías de tratamiento de los datos y las métricas hidrológicas extraídas representan un avance en el estudio de la conectividad hidrológica y las metacomunidades de los ríos temporales. Así, los resultados obtenidos en este trabajo reafirman estudios anteriores, los cuales indican que las condiciones de conectividad hidrológica de un río temporal son un factor ambiental relevante que influye en las dinámicas de las metacomunidades de macroinvertebrados en su totalidad (Cañedo-Argüelles et al., 2015, Schriever et al., 2015, Datry et al., 2017, Anton-Pardo et al., 2019). Gran parte de las métricas hidrológicas obtenidas consiguen explicar correctamente los patrones de β-diversidad en ríos temporales en función de la intermitencia de flujo de agua; homogeneización espacial de las comunidades en presencia de conectividad hidrológica persistente y un aumento de las disimilitudes entre comunidades a medida que se pierde dicha conectividad (Bogan et al., 2013, Datry et al., 2014b, Datry et al., 2017), indicando que la dispersión de organismos entre ellos es muy reducida.

La variación de la duración de los períodos de ausencia o presencia de agua, que en nuestro caso se contabiliza mediante las métricas máximo de días consecutivos de conexión y máximo de días consecutivos de desconexión; generan un filtrado de taxones según sus estrategias vitales y tipo de dispersión (Datry et al., 2014 a/b, Sarremejane et al., 2018, Cañedo-Argüelles et al., 2020). La estabilidad en la conectividad hidrológica entre puntos del río facilita la dispersión y resiliencia de las comunidades gracias al efecto rescate. La falta de conectividad también afecta a las rutas de dispersión y al efecto relativo de la distancia entre dos puntos (Cañedo-Argüelles et al., 2015, Datry et al., 2017, Tonkin et al., 2018). Este trabajo incorpora el peso del espacio en las métricas de conectividad media y moda de las resistencias hidrológicas (P). La distancia espacial deviene más importante en condiciones de ausencia de agua aumentando la fragmentación a distancia creciente entre dos localidades, como en la metodología propuesta. Esto es debido a que las distancias que deberán recorrer los macroinvertebrados para poder encontrar una zona del río con hábitat disponible incrementan (Sheldon et al., 2010, Cañedo-Argüelles et al., 2015, Tonkin et al., 2018) y algunos taxones son incapaces de recorrer distancias demasiado grandes, sobre todo los macroinvertebrados estrictamente acuáticos incapaces de dispersarse cuando un tramo de río está seco. La fluctuación temporal de la importancia relativa de la hidrología y espacio entre dos localidades condiciona la estabilidad de las comunidades (Sarremejane et al, 2018, Anton-Pardo et al, 2019) por lo que la media de resistencia hidrológica deviene una métrica que puede incluir el efecto relativo de la hidrología y del espacio sobre la

conectividad fluvial. Aunque nuestros resultados muestran que, la importancia de la hidrología es mayor que la del espacio entre puntos del río.

Los macroinvertebrados dispersores acuáticos muestran una dispersión que está fuertemente limitada por la falta de conectividad hidrológica entre dos puntos del río (Hughes et al., 2007, & Datry et al., 2016a/b), siendo las métricas extraídas de la metodología presencia/ausencia las más relevantes; respectivamente: Máximo de días consecutivos de desconexión, número de días de desconexión y máximo de días consecutivos de conexión. Su reducida capacidad de dispersión provoca que la falta de conectividad hidrológica cree una barrera a la migración de estos organismos quedando recluidos a zonas de pozas permanentes, conformando metacomunidades con estructuras espaciales pequeñas (Bogan et al, 2013, Cañedo-Argüelles et al., 2015, Cañedo-Argüelles et al., 2020). Los resultados obtenidos de las disimilitudes de la comunidad acuática muestran que el peso del espacio introducido por las métricas media y moda de la resistencia hidrológica (P) no ejerce un papel relevante en su dispersión, sino que estas disimilitudes están explicadas mayormente por las condiciones hidrológicas (Cañedo-Argüelles et al, 2020).

Según estudios anteriores, los macroinvertebrados con dispersión aérea pueden desplazarse a pesar de la pérdida de conectividad hidrológica entre puntos del río. Esto es posible debido a la posibilidad de desplazarse tanto longitudinalmente como lateralmente hacia otras cuencas (no solamente dispersión longitudinal como los invertebrados acuáticos) (Bogan et al, 2013, Warfe et al, 2013, Sarremejane et al., 2017). Por lo que las comunidades de este tipo de dispersores tenderían a estar homogeneizadas, ya que todos ellos pueden desplazarse por muchos puntos del río. Indicando que las condiciones hidrológicas y espaciales son menos influyentes en el ensamblaje de la comunidad respecto del efecto que representa la competencia biológica (Datry et al., 2017, Sarremejane et al., 2017). Sin embargo los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan con los descubrimientos recientes de Cañedo-Argüelles et al (2020), en los que se encuentra una relación significativa entre la disimilitud de las comunidades aéreas y la pérdida de conectividad hidrológica entre dos localidades; provocando un detrimento en la capacidad de dispersión de los organismos que como resultado generan metacomunidades aisladas no homogéneas. En realidad no todos los taxones con dispersión aérea son unos grandes dispersores (Sarremejane et al, 2020) y, apoyados por Cañedo-Argüelles et al (2020), los resultados obtenidos en este trabajo, indican que el espacio que separa dos puntos, condicionado por el efecto de la conectividad hidrológica son relevantes en la dispersión y las

dinámicas de las metacomunidades aéreas, siendo la media de resistencia hidrológica (distancias en m) la métrica con el valor de correlación más elevado obtenido en el estudio (Tabla 4). De las métricas hidrológicas sin incorporar el peso del espacio, el máximo de días consecutivos que dos puntos están desconectados y el número de días desconectados también están relacionadas con las disimilitudes de la comunidad aérea, indicando que la ausencia de conectividad hidrológica dificulta la dispersión de los taxones que conforman dicha comunidad.

Tabla 5: Ventajas (verde) e inconvenientes (rojo) de las metodologías de tratamiento de los datos hidrológicos. Matriz Inicial (no utilizada para el análisis), Matriz 0-1 y Matriz Resistencia 1&2.

<table>
<tr><th>Matriz Inicial</th><th>Matriz 0-1</th><th>Matriz resistencia 1&2</th></tr>
<tr><td rowspan="3">Se unifican los datos hidrológicos de cada PM en 1 solo valor de presencia de agua. El área de muestreo es entre todos los HOBO del PM. No se muestrea solamente la zona donde se encuentra el HOBO más aguas arriba o más aguas abajo de cada PM.
Cada PM o nexo resumen la presencia de agua</td><td>Simplicidad de la transformación de la Matriz Inicial.</td><td>Se incorpora el peso del espacio, relevante en la dispersión de los organismos. Da una idea de la lejanía que separa los PM.</td></tr>
<tr><td>Informa de cuánto tiempo los PM están conectados por completo.</td><td>Permite obtener 4 métricas que resumen la dificultad de los organismos a dispersarse entre los diferentes PM.</td></tr>
<tr><td>Se extraen 4 métricas descriptivas de las condiciones hidrológicas del período de estudio entre los PM de cada río.</td><td>Se realizan menos operaciones para calcular la resistencia hidrológica entre PM que la conectividad entre PM de la Matriz Inicial</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Falso incremento de la conectividad hidrológica entre puntos alejados respecto de puntos más cercanos, ya que a mayor cantidad de HOBO entre PM mayor probabilidad de encontrar algún punto que no esté seco.

Realmente ocurre lo contrario, hay mayor pérdida de agua superficial entre PM alejados.</td><td rowspan="2">Elevada penalización de la falta puntual de agua en alguna sección del río. Directamente se asigna como desconexión total entre ambos PM, pero en realidad los taxones podrían dispersarse por una gran parte del cauce comprendido entre PM.</td><td>La distancia geográfica usada no informa tan bien de la distancia real que separa dos HOBO como la network distance</td></tr>
<tr><td>El valor hidrológico del último HOBO que se inserta en el cálculo de la resistencia hidrológica diaria condiciona el valor $d_{(n-1)n}$ que se añade a la suma del numerador.</td></tr>
</table>

Cada metodología tiene sus ventajas e inconvenientes. Por un lado, el mayor inconveniente de la metodología presencia/ausencia fue la penalización excesiva de la ausencia puntual de agua, cuando en realidad gran parte de la sección del río podía estar conectada y que los organismos

se dispersaran libremente (Tabla 5). Aun así, con los resultados obtenidos basta que una sección esté desconectada para que las comunidades sean diferentes. Por otro lado, los principales inconvenientes del método resistencia fueron dos. El primero fue que no se utilizó la *network distance* para el cálculo de distancias entre HOBO, cosa que podría contribuir a un mayor poder explicativo entre las disimilitudes de la comunidad acuática. El segundo fue que se debería modificar la incorporación del valor hidrológico del último HOBO, para que no condicionara tanto el último valor de la resistencia hidrológica a insertar en la fórmula (Tabla 5).

Un punto a remarcar es que los puntos de muestreo estaban muy cercanos de unos a otros. En un río permanente eso seguramente llevaría a tener comunidades muy similares, sin embargo se obtienen distancias de disimilitud Bray-Curtis cercanas a 1 en algunos casos, que indica un reemplazo prácticamente total de la comunidad, hecho que pone en manifiesto la importancia de la hidrología.

5. CONCLUSIÓN

Las métricas de conectividad hidrológica que mejor permiten explicar los cambios para las tres comunidades estudiadas son las que se obtienen del método de tratamiento de los datos presencia/ausencia (Matriz 0-1), en especial aquellas métricas que informan sobre la pérdida de conectividad (Máximo de días consecutivos de desconexión y número de días de desconexión). La métrica de conectividad extraída del método resistencia (Matrices Resistencia 1&2) más relevante es la media de la resistencia hidrológica, siendo la mejor métrica para responder a los cambios en la β-diversidad de macroinvertebrados aéreos.

Hay que tener en cuenta que para este estudio solamente se introduce una variable explicativa (métrica hidrológica) en cada ocasión para responder a los cambios en la β-diversidad, hecho que tiende a generar coeficientes de correlación relativamente bajos, aunque relevantes ya que dichas métricas responden correctamente a las tendencias de cambios en las comunidades observados. La incorporación de otras variables ambientales explicativas como por ejemplo la geología de cada río, la diversidad de hábitats en cada punto, proporción de rápidos y pozas, o bien la cercanía de puntos de agua perennes a cada punto del río, podrían incrementar el poder explicativo de cada modelo. Aun así, los resultados de este trabajo permitirán una mejor caracterización de las metacomunidades de los ríos temporales para una mejor conservación y gestión de estos ecosistemas y su biodiversidad.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Altermatt, F., Schreiber, S., Holyoak, M., (2011). Interactive effects of disturbance and dispersal directionality on species richness and composition in metacommunities. Ecology 92, 859–870.
- Altermatt, F., Seymour, M., Martinez, N., (2013). River network properties shape α-diversity and community similarity of aquatic insect communities across major drainage basins. J. Biogeogr. 12, 2249–2260.
- Altermatt, F., & Fronhofer, E. A. (2018). Dispersal in dendritic networks: Ecological consequences on the spatial distribution of population densities. *Freshwater Biology*, *63*(1), 22-32.
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., & Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters*, *14*(1), 19-28.
- Anton-Pardo, M., Ortega, J. C., Melo, A. S., & Bini, L. M. (2019). Global meta-analysis reveals that invertebrate diversity is higher in permanent than in temporary lentic water bodies. *Freshwater Biology*, *64*(12), 2234-2246.
- Bogan, M. T., Boersma, K. S., & Lytle, D. A. (2013). Flow intermittency alters longitudinal patterns of invertebrate diversity and assemblage composition in an arid- land stream network. Freshwater Biology, 58(5), 1016-1028.
- 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., Prat, N., Resh, V. H., & Statzner, B. (2005). DEVELOPMENTS IN AQUATIC INSECT BIOMONITORING: A Comparative Analysis of Recent Approaches. Annual Review of Entomology, 51(1), 495–523.
- Bonada, N., Carlson, S. M., Datry, T., Finn, D. S., Leigh, C., Lytle, D. A., Monaghan, M.T. & Tedesco, P. A. (2017). Genetic, evolutionary, and biogeographical processes in intermittent rivers and ephemeral streams. In T. Datry, N. Bonada, & A. J. Boulton (Eds.), *Intermittent rivers and ephemeral streams: Ecology and management* (pp. 405-431). Waltham, MA: Elsevier.
- Cañedo-Argüelles, M., Boersma, K. S., Bogan, M. T., Olden, J. D., Phillipsen, I., Schriever, T. A., & Lytle, D. A. (2015). Dispersal strength determines meta-community structure in a dendritic riverine network. *Journal of Biogeography*, *42*(4), 778-790.
- Cañedo-Argüelles, M., Gutiérrez-Cánovas, C., Acosta, R., Castro-López, D., Cid, N., Fortuño, P., ... & Bonada, N. (2020). As time goes by: 20 years of changes in the aquatic macroinvertebrate metacommunity of Mediterranean river networks. *Journal of Biogeography*, *47*(9), 1861-1874.
- Crabot, J., Heino, J., Launay, B., & Datry, T. (2020). Drying determines the temporal dynamics of stream invertebrate structural and functional beta diversity. *Ecography*, *43*(4), 620-635.
- Datry T., Larned S.T. & Tockner K. (2014a) Intermittent rivers: a challenge for freshwater ecology. BioScience, 64, 229–235.

- Datry T., Larned S.T., Fritz K.M., Bogan M.T., Wood P.J., Meyer E.I. et al. (2014b) Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: effects of flow intermittence. Ecography, 37, 94–104.
- Datry, T., Bonada, N., & Heino, J. (2016a). Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, *125*(2), 149-159.
- Datry, T., Pella, H., Leigh, C., Bonada, N., & Hugueny, B. (2016b). A landscape approach to advance intermittent river ecology. *Freshwater Biology*, *61*(8), 1200-1213.
- Datry, T., Corti, R., Heino, J., Hugueny, B., Rolls, R. J., & Ruhí, A. (2017). Habitat fragmentation and metapopulation, metacommunity, and metaecosystem dynamics in intermittent rivers and ephemeral streams. In *Intermittent rivers and ephemeral streams* (pp. 377-403). Academic Press.
- Gallart, F., Prat, N., García-Roger, E. M., Latron, J., Rieradevall, M., Llorens, P., ... & Froebrich, J. (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*, *16*(9), 3165-3182.
- 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.
- Gungle, B., 2006. Timing and duration of flow in ephemeral streams of the Sierra Vista subwatershed of the upper San Pedro Basin, Cochise County, southeastern Arizona. Scientific Investigations Report 2005–5190. US Geological Survey.
- Hughes, J. M. (2007). Constraints on recovery: using molecular methods to study connectivity of aquatic biota in rivers and streams. *Freshwater Biology*, *52*(4), 616-631.
- Jensen, C. K., McGuire, K. J., McLaughlin, D. L., & Scott, D. T. (2019). Quantifying spatiotemporal variation in headwater stream length using flow intermittency sensors. *Environmental Monitoring and Assessment*, *191*(4), 191-226.
- Larned, S. T., Datry, T., Arscott, D. B., & Tockner, K. (2010). Emerging concepts in temporary river ecology. Freshwater Biology, 55(4), 717–738.
- Lookingbill, T. R., & Zavala, M. A. (2000). Spatial pattern of Quercus ilex and Quercus pubescens recruitment in Pinus halepensis dominated woodlands. *Journal of Vegetation Science*, *11*(4), 607-612.
- Magand, C.; Alves, M.H.; Calleja, E.; Datry, T.; Dörflinger, G.; England, J.; Gallart, F.; Gómez, R.; Jorda-Capdevila, D.; Marti, E.; et al. (2020) Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: What Water Managers Need to Know; Technical Report—Cost ACTION CA; European Cooperation in Science and Technology: Brussels, Belgium.
- Palmer, M. A., Reidy Liermann, C. A., Nilsson, C., Flörke, M., Alcamo, J., Lake, P. S., & Bond, N. (2008). Climate change and the world's river basins: anticipating management options. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *6*(2), 81-89.

- Pineda, D. 2020. Back to the future: Macroinvertebrate communities recovery in intermittent rivers after the dry season. Final Master's project. Department of Evolutionary Biology, Ecology and Environmental Sciences. University of Barcelona
- Prat, N., Puértolas, L., Rieradevall, M. (2008). Els Espais fluvials. Manual de diagnosi ambiental. Diputació de Barcelona. Àrea d'Espais Naturals. ISBN: 97884-9803-289-5. Dipòsit legal: BI-2366-2008. 117 pp.
- 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), 45-46.
- Sarremejane, R., Cañedo- Argüelles, M., Prat, N., Mykrä, H., Muotka, T., & Bonada, N. (2017). Do metacommunities vary through time? Intermittent rivers as model systems. *Journal of Biogeography*, *44*(12), 2752-2763.
- Sarremejane, R., Mykrä, H., Huttunen, K.-L., Mustonen, K.-R., Marttila, H., Paavola, R., Muotka, T. (2018). Climate-driven hydrological variability determines inter-annual changes in stream invertebrate community assembly. Oikos, 127(11), 1586–1595.
- Sarremejane, R., Puey, N. C., Datry, T., Stubbington, R., Alp, M., Canedo-Arguelles, M., & Heino, J. (2020). DISPERSE: A trait database to assess the dispersal potential of aquatic macroinvertebrates.
- Schriever, T. A., Bogan, M. T., Boersma, K. S., Cañedo-Argüelles, M., Jaeger, K. L., Olden, J. D., & Lytle, D. A. (2015). Hydrology shapes taxonomic and functional structure of desert stream invertebrate communities. *Freshwater Science*, *34*(2), 399-409.
- Sheldon, F., Bunn, S. E., Hughes, J. M., Arthington, A. H., Balcombe, S. R., & Fellows, C. S. (2010). Ecological roles and threats to aquatic refugia in arid landscapes: dryland river waterholes. *Marine and Freshwater Research*, *61*(8), 885-895.
- 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.
- Tonkin, J. D., Altermatt, F., Finn, D. S., Heino, J., Olden, J. D., Pauls, S. U., & Lytle, D. A. (2018). The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology*, 63(1), 141– 163.
- Valera, J. 2020. Anàlisi de la permanència de l'aigua a rius intermitents mitjançant sensors de temperatura. Treball de Final de Grau. Department of Evolutionary Biology, Ecology and Environmental Sciences. University of Barcelona.
- Warfe, D. M., Pettit, N. E., Magierowski, R. H., Pusey, B. J., Davies, P. M., Douglas, M. M., & Bunn, S. E. (2013). Hydrological connectivity structures concordant plant and animal assemblages according to niche rather than dispersal processes. *Freshwater Biology*, *58*(2), 292-305.
- Whittaker, R. H. (1972). *Evolution and Measurement of Species Diversity. Taxon, 21(2/3), 213.*
- Wiggins, G. B., GB, W., RJ, M., & IM, S. (1980). Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools.