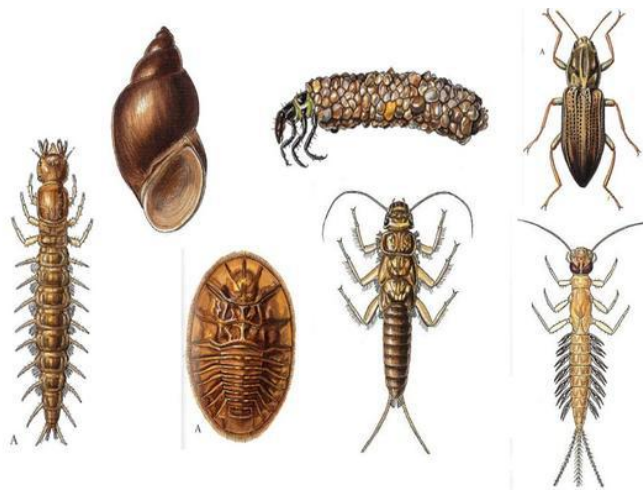


Drivers of the community functional diversity of freshwater macroinvertebrate across biogeographical regions and habitats

Gabone Iturrarte Urrutia

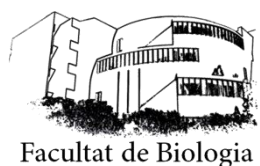
Secció D'ecologia, Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia y Ciències Ambientals



Director:

Cesc Múrria i Farnós

Secció D'ecologia, Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia y Ciències Ambientals



Máster de Biodiversidad

19/09/2018

Drivers of the community functional diversity of freshwater macroinvertebrate across biogeographical regions and habitats

Gabone Iturrarte Urrutia

Secció D'ecologia, Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia y Ciències AmbientalsMáster de Biodiversidad, 19/09/2018

Estudiante:
Gabone Iturrarte Urrutia

Director:
Cesc Múrria i Farnós
Secció D'ecologia, Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia y Ciències Ambientals

Abstract

Functional diversity (FD) has gained importance in the last few decades and every time is more commonly used in ecological studies. The success of this approach is explained because the FD is a better predictor of the processes of the ecosystem than the species diversity. One of the components of the FD is the functional space (FS), which is a representation of the spatial space, where each axis represents one or a combination of independent functional traits, that all species in a given ecosystem would fill. The position that a species fills in the FS depends on its morphological, biochemical, physiological, structural, phenological or behavioral traits. An ecosystem with a high number of species with a high ecological heterogeneity should fill a bigger FS than a depauperate ecosystem.

Across a large latitudinal gradient in Europe we found many types of rivers due to its high climate diversity and to the morphological and geological heterogeneity of its basins. In consequence, the local composition of species will differ along the axis of the river, between basins and across bioclimatic regions. Therefore we expect this high variability of local communities should imply a high variability of the FD and its response capacity. However, the FD of each community on a FS should be different if the FD is estimated using regional *species x trait* matrix or a global matrix considering all species recorded in different regions.

The aquatic macroinvertebrates are important living components of rivers and they possess a large database of their traits, but surprisingly a global FS for the aquatic macroinvertebrates of Europe has not been built yet. In this study, we built a global FS for 486 genera of European aquatic macroinvertebrates. A latitudinal gradient of communities across six European regions was used to test if this global FS is a better predictor of FD than a regional FS as it is commonly used in ecological studies until now.

Our results showed a decrease of FD as latitude increase, however this pattern was only detectable if a global FS was used. Hence, the global FS created here described a robust macroecological patterns and therefore is highly recommended to be used in further analyses of FD of European freshwater macroinvertebrates.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
MATERIAL Y MÉTODOS.....	5
<i>Rasgos funcionales de macroinvertebrados acuáticos.....</i>	<i>5</i>
<i>Comunidades de macroinvertebrados.....</i>	<i>7</i>
<i>Espacio funcional.....</i>	<i>7</i>
<i>Estimación de la densidad de taxones dentro del espacio funcional.....</i>	<i>8</i>
<i>Índices de diversidad funcional.....</i>	<i>8</i>
RESULTADOS.....	9
<i>Espacio funcional y densidad de taxones.....</i>	<i>9</i>
<i>Índices de FD.....</i>	<i>11</i>
DISCUSIÓN.....	14
<i>Espacio funcional y densidad de taxones.....</i>	<i>14</i>
<i>FS global vs. FS regional.....</i>	<i>15</i>
CONCLUSIONES.....	18
AGRADECIMIENTOS.....	18
BIBLIOGRAFÍA.....	19
ANEXO.....	23

INTRODUCCIÓN

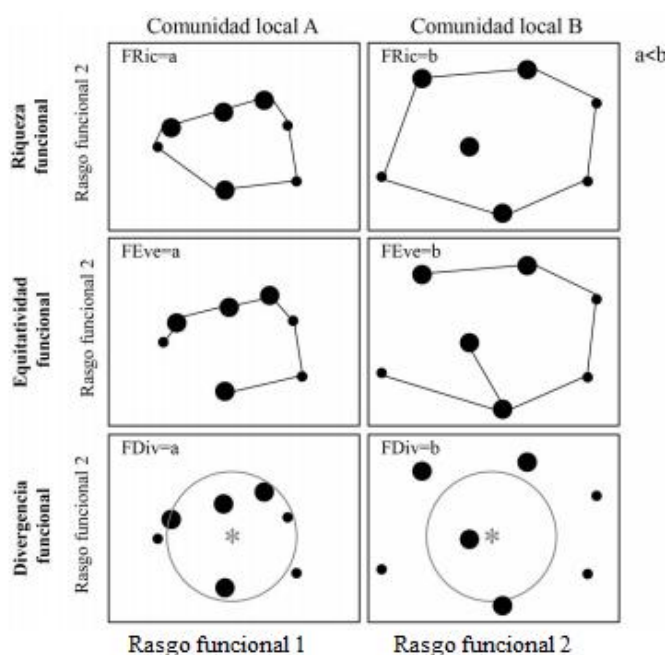
La diversidad funcional (FD) cobró auge a principios del 2000 y desde entonces son cada vez más los estudios en ecología que utilizan una aproximación basada en la FD (Petchey & Gaston, 2006). El concepto de diversidad funcional se puede definir de diferentes maneras. La más simple de las definiciones podría ser el número de grupos funcionales dentro de un ecosistema (Tilman et al., 1997), pero también se podría definir como la serie de funciones que los organismos realizan en las comunidades y en los ecosistemas (Petchey & Gaston, 2006). Parte del auge del uso de la FD se explicaría porque varios estudios han demostrado que la FD tiene un mayor impacto en los procesos de los ecosistemas que la diversidad de especies (Cadotte et al., 2011; Hooper et al., 2005), aunque ambos conceptos están relacionados (Tilman et al., 1997). De esta manera, se puede decir que la FD es uno de los mejores predictores de los procesos de los ecosistemas (Schmera et al., 2017).

La FD integra diferentes componentes o conceptos independientes (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008). Uno de estos es el espacio funcional (FS), que desde un punto de vista geométrico, se trata del espacio que ocuparían todas las especies a una escala determinada (e.g. local, regional, continental) si los representáramos en un espacio multidimensional, donde cada eje representa uno o varios rasgos funcionales independientes. De esta manera, el nicho funcional de una especie se define como la posición exacta que ocupa en el FS (Rosenfeld, 2002). Lo que hace que una especie cumpla una función ecológica concreta y que, por tanto, ocupe un nicho funcional concreto y una posición definida en el FS son sus rasgos funcionales (*traits*), es decir, las características o propiedades morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, estructurales, fenológicas o de comportamiento de cada especie (Violle et al., 2007). Estos rasgos están bien definidos y son medibles (McGill et al., 2006) y, en concreto, es una combinación determinada de rasgos funcionales la responsable de definir dónde vivirá o puede vivir una especie y su función en el ecosistema (Díaz et al., 2013).

Partiendo del hecho de que cada especie ocupa una posición en el FS, surge el concepto de riqueza funcional de una comunidad (FRic). La FRic se traduce como el hipervolumen que ocupan todas las especies de la comunidad en el espacio funcional (Villéger et al., 2008), es decir, el volumen mínimo que ocupan los rasgos funcionales de esas especies (Fig.1). Tilman et al. (1997) demostraron que no todas las especies tienen el mismo peso, puesto que la pérdida o la adición de una especie con cierta función podría acarrear un gran impacto en los procesos del ecosistema, mientras que otras especies casi no influirían en ella. Esto se debe a la redundancia funcional en una comunidad (FRed), ya que es posible que dos especies conserven una posición muy similar en el FS y, por tanto, estas dos especies realizarían funciones muy similares en la comunidad. De esta manera, si se pierde una especie redundante, los procesos del ecosistema apenas se verán afectados, ya que existen otras especies que pueden, de alguna manera, contrarrestar la falta de la especie extinguida (Rosenfeld, 2002). Por tanto, la redundancia funcional dota de mayor estabilidad y resiliencia a la comunidad, siendo clave para la funcionalidad del ecosistema (Laliberté et al., 2010). De este modo, cuanto mayor sea la diferencia entre los rasgos funcionales de las diferentes especies, habrá mayor complementariedad, mayor riqueza funcional, menor redundancia y, en consecuencia, mayor FD.

Asimismo, Mason et al. (2005) y Villéger et al. (2008) presentaron otros dos conceptos que forman parte de la FD, representadas en la Fig. 1. Por un lado, introducen el concepto de equidad funcional de una comunidad (FEve), que se define como la regularidad de la distribución de abundancias de las especies en el FS de la comunidad. Por otro lado, nos encontramos con la divergencia funcional de una comunidad (FDiv), la cual toma en cuenta la distribución de la frecuencia de especies dentro del FS. Mayor FEve significaría que los recursos disponibles se usan más eficazmente, mientras que una mayor FDiv se interpretaría como una gran diferenciación entre los nichos funcionales de la comunidad y, por tanto, menor competencia. A partir de esta definición conceptual, se ha ido ampliando el número de métricas que describen la equidad y la divergencia funcional (FEve y FDiv). La distancia funcional (FDis) sería un ejemplo, el cual mide de forma eficaz la dispersión o divergencia media en el FS a una escala concreta. Es decir, el índice FDis sería el equivalente a la FDiv.

Fig. 1. Representación geométrica de los índices de la diversidad funcional realizada por Córdova-Tapia & Zambrano (2015). La comunidad B presenta valores más altos para cada uno de los índices. El FS está representado por dos rasgos funcionales. Los círculos negros representan a cada una de las especies y su tamaño es proporcional a su abundancia.



Para estudiar las respuestas a la perturbación humana o la distribución espacial de la biodiversidad a lo largo de gradientes biogeográficos, en la mayoría de estudios ecológicos los componentes de la FD se han usado a distintas escalas. Por una parte, a escala local las variaciones en las condiciones ambientales (por ejemplo, concentración de oxígeno o amonio) determinan qué organismos viven en esa comunidad en función de sus rasgos funcionales (tolerancia a la contaminación), pero también su presencia en dicha comunidad depende de la historia biogeográfica de la región y su capacidad para dispersarse y llegar a ella. Así, cuando comparamos valores de FD entre localidades dentro de la misma región, el componente biogeográfico es reducido ya que muchas de las especies están en ambas localidades, pero cuando comparamos localidades de regiones biogeográficas distintas, la diversidad de especies y sus rasgos funcionales dependen de la variabilidad ambiental regional y los procesos evolutivos a gran escala más que de los factores locales (por ejemplo, perturbación humana). Hasta el momento, se desconoce si los resultados obtenidos con una aproximación local (considerando una región biogeográfica) pueden tener un sesgo al estimar la FD a una escala pequeña y con un conjunto de especies variable, respecto a un espacio a escala global (considerando varias regiones biogeográficas) que integraría todas las especies de un continente. Sorprendentemente, hasta el momento no se han construido FS globales que podrían ser útiles a la hora de analizar la FD de una comunidad a cualquier escala local o regional. En este trabajo se pretende comparar la FD calculada con FS regionales y globales de los macroinvertebrados acuáticos europeos.

Los ríos y los macroinvertebrados que los habitan son ecosistemas especialmente propicios para testar diferentes hipótesis sobre la variación de la FD y FS entre diferentes comunidades dentro y entre regiones biogeográficas. Primero, estos hábitats están bien definidos y compartimentados, persistiendo a lo largo de la historia geológica y permitiendo procesos de especiación (Múrria et al. 2012). Segundo, están caracterizados por amplios gradientes ambientales naturales (altitud, geomorfología, hidroquímica) (Vannote et al. 1980). Tercero, albergan una gran diversidad biológica, como por ejemplo los macroinvertebrados, cuyo muestreo e identificación son relativamente sencillos (Bonada et al. 2006). Finalmente, hay un gran conocimiento de los rasgos de casi todos los géneros de macroinvertebrados europeos (Múrria et al., 2018). Estos, además, cuentan con una serie de características que los convierten en buenos candidatos para usarlos como bioindicadores: son fáciles de estudiar y, al ser muy sensibles a los cambios en las condiciones ambientales, muestran respuestas claras cuando se encuentran en condiciones adversas (Moreno et al., 2009).

Debido a la variedad climática y a la heterogeneidad morfológica y geológica de las cuencas de los ríos, el continente europeo cuenta con una gran diversidad de tipología de ríos, en lo que se refiere tanto a sus ecosistemas como a sus funcionamientos (Molnar et al., 2002). Todos estos factores, junto con la estructura riparia de la cuenca, su calidad y los usos del suelo, derivan en diferentes comunidades biológicas en diferentes cuencas y a lo largo del eje del río (Gregory et al., 1991; Vannote et al., 1980). Asimismo, las respuestas de estas diferentes comunidades a los cambios en el río serán diferentes y estarán controladas por la variabilidad temporal y espacial en los procesos y las características del canal (Molnar et al., 2002). Dicho de otra manera, la composición local de especies diferirá a lo largo del gradiente longitudinal del río, de una cuenca a otra y entre regiones bioclimáticas. Por tanto, la FD y su capacidad de respuesta también deberían de hacerlo.

Gracias a la disponibilidad de información sobre los rasgos funcionales de los macroinvertebrados acuáticos, se han llevado a cabo muchos estudios sobre la FD de estos organismos (Schmera et al., 2017), principalmente para las comunidades distribuidas por Europa y Norte América (Luiza-Andrade et al., 2017). No obstante, en Europa la mayoría de estos estudios se han realizado a una escala muy local (e.g. Frainer et al., 2014; Mondy et al., 2016) y se han limitado a analizar el espacio funcional regional de las comunidades en estudio, como ya se ha comentado.

Así pues, en este trabajo hemos analizado a escala continental la diversidad funcional de los macroinvertebrados acuáticos europeos, haciendo uso de la información disponible sobre los rasgos funcionales de estos organismos. Se ha construido un espacio funcional para 486 géneros presentes en Europa y se ha analizado cómo varía la FD de diferentes comunidades a lo largo de gradientes de latitud, para testar si los resultados obtenidos con una aproximación regional pueden estar sesgados. También se ha realizado una comparativa entre la metodología tradicional, que se basa en el cálculo de la FD a partir del FS regional, y la que se propone aquí, el cual se basa en el FS global. Se espera que el FS global aquí construido proporcione un marco más preciso para la estimación de las métricas funcionales utilizadas en el estudio de la ecología fluvial europea.

MATERIAL Y MÉTODOS

Rasgos funcionales de macroinvertebrados acuáticos

Se seleccionaron un total de 10 rasgos funcionales de dispersión, de historia de vida y tróficos (Tabla 1). Para todos estos rasgos se usó la codificación sugerida en Tachet et al. (2010) basada en la aproximación *fuzzy coding* (Chevenet et al., 1994). Los rasgos funcionales se obtuvieron de Tachet et al. (2010), Statzner et al. (2007) y Bonada & Dolédec (2011) y fueron previamente compilados en Múrria et al. (2018). Para el tipo de alimentación la información se obtuvo desde la plataforma The Taxa and Autecology Database for Freshwater Organisms (www.freshwaterecology.info), acorde a Moog (2002).

Se usó el método *fuzzy coding* para tratar los rasgos funcionales, de tal manera que cada rasgo se dividió en diferentes categorías y se definió la afinidad que cada taxón tiene para cada una de estas categorías. Las afinidades para cada categoría se trataron como frecuencias de distribución y se estandarizaron para que sumasen 1 para cada taxón y cada rasgo. Para los géneros que no había información sobre el tipo de alimentación acorde a Moog (2002), se calculó un valor usando la media de las afinidades de los demás géneros de la misma familia para cada una de las categorías de ese rasgo, o una aproximación a partir de la información sobre el tipo de alimentación acorde a Tachet et al. (2010). Los géneros que no disponían de información fueron descartados.

Tabla 1. Los 10 rasgos funcionales que se utilizaron para el estudio, con sus categorías.

	Rasgo funcional	Categorías
Rasgos de respuesta	Tamaño máximo	SIZE1: ≤ 0.25 cm; SIZE2: $> 0.25-0.5$ cm; SIZE3: $> 0.5-1$ cm; SIZE4: $>1-2$ cm; SIZE5: $>2-4$ cm; SIZE6: $>4-8$ cm; SIZE 7: > 8 cm
	Duración del ciclo de vida	NCREQ1: ≤ 1 año; NCRMO1: > 1 año
	Número potencial de ciclos reproductivos por año	SEMIVO: < 1 ; UNIVO: 1; PLURIVO: > 1
	Estadios acuáticos	EGG: huevo; LARVA: larva; NYMPH: ninfa; IMAGO: imago
	Reproducción	OVOV: ovoviviparidad; FREEGG: huevos aislados, libres; CEMEGG: huevos aislados, cementados; CEMCLU: puesta de varios huevos cementados; FRECLU: puesta de varios huevos libres; CLUVEG: puesta de varios huevos en la vegetación (endofíticos); ASEXU: reproducción asexual
	Diseminación	AQUPAS: acuática pasiva; AQUACT: acuática activa; AERPAS: aérea pasiva; AERACT: aérea activa
	Forma de resistencia	RFEGG: huevos, estatoblastos, gémulas; RFCOC: capullo; RFCELL: células contra la desecación; RFDIAP: diapausa o inactividad; RFNON: ninguna
	Respiración	TEG: tegumento; GILL: bránquia; PLAS: plastrón; SPIR: espiráculo (aéreo)
	Locomoción y relación con el sustrato	FLIER: volador; SURSWI: nadador en la superficie; SWIMM: nadador; CRAW: <i>crawler</i> ; BURR: excavadores (epibénticos); INTST: intersticial (endobéntico); TEMATT: temporalmente sujeto; PERATT: permanentemente sujeto
Rasgos de efecto	Tipo de alimentación	GRA: <i>grazers/scrapers</i> ; MIN: <i>miner</i> ; XYL: xilófago; SHR: <i>shredder</i> ; GAT: recolector/colector; AFF: filtrador activo; PFF: filtrador pasivo; PRED: predador; PAR: parásito; OTHER: otro tipo de alimentación

Los análisis estadísticos se realizaron dos veces: una con los rasgos de respuesta, es decir, todos los rasgos acorde a Tachet et al. (2010), con la excepción de los rasgos del tipo de alimentación (rasgos de efecto); y otra con los 10 rasgos

funcionales (rasgos de respuesta más rasgos de efecto). Los índices de FD solo se calcularon con los rasgos de respuesta, puesto que son mejores discriminadores de las diferencias entre organismos. Todos los análisis se desarrollaron en el programa R (R Core Team, 2017) y se usaron los paquetes *ade4* (Dray & Dufour, 2007), *vegan* (Oksanen et al., 2018), *adegraphics* (Siberchicot et al., 2017), *plyr* (Wickham, 2011), y *FD* (Laliberté & Legendre, 2010).

Comunidades de macroinvertebrados

Los datos se obtuvieron de la base de datos del proyecto RICHABUN (2008-2010), contando así con 6 regiones diferentes a lo largo del gradiente latitudinal. De estas, 5 se encontraban en Europa y uno en el norte de África (Fig. 2), sumando un total de 62 puntos de muestreo. La matriz resultante era una matriz de rank abundancia.

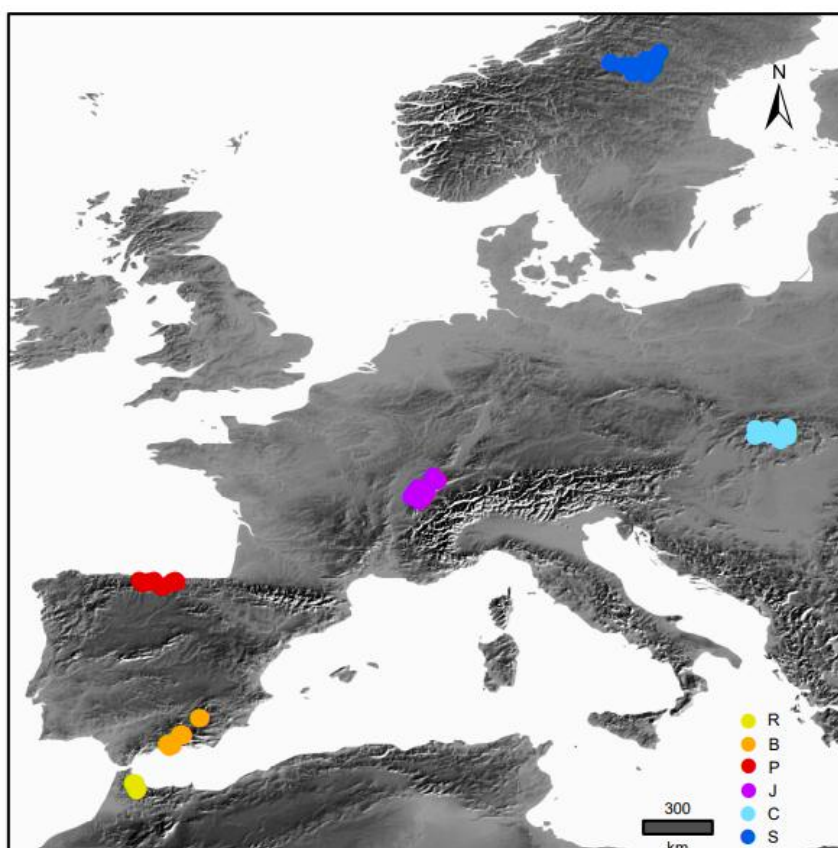


Fig. 2. Área de estudio con las 6 regiones estudiadas (R: Rif, B: Bético, P: Picos de Europa, J: Jura, C: Cárpatos, S: Suecia).

Espacio funcional

Para crear el FS, primero, se calculó la distancia de Gower (1971), construyendo así una matriz de similitud *taxón x taxón*, partiendo de una matriz de *taxón x rasgo*.

Después, se ordenaron los 10 rasgos funcionales en un espacio multidimensional a través de un Principal Coordinate Analyses (PCoA), lo cual se realizó con la función “dudi.pco” del paquete ade4 del programa R (Dray & Dufour, 2007). Este análisis es capaz de recoger en unos pocos ejes o dimensiones gran parte de la variabilidad contenida en la matriz de similitud original.

Para comparar las métricas obtenidas a las dos escalas (regional vs. continental), por un lado, se creó un FS global (Figuras 2c y 2d), teniendo en cuenta todos los géneros de los que se dispone de información de rasgos funcionales y, por otro lado, se construyó un FS para cada una de las 6 regiones de estudio (Fig. 4).

Estimación de la densidad de taxones dentro del espacio funcional

Para estimar la probabilidad de ocurrencia de diferentes combinaciones de rasgos en un espacio funcional bidimensional (Figuras 2a y 2b) se usó el método de estimación de la densidad de Kernel, a partir de los scripts de R que se generaron en Díaz et al. (2016). Se analizó el número de ejes a tener en cuenta y se construyeron espacios bidimensionales con todas las combinaciones posibles de los 4 primeros ejes (Figuras 6 y 7 del anexo). Estos 4 ejes explicaban el 41,5% de la varianza al construir los espacios con los rasgos de respuesta, y el 39,2% al construirlos con todos los rasgos.

Para poder visualizar la probabilidad de ocurrencia de una cierta combinación de rasgos, se construyeron figuras con gradiente de color y líneas de contorno, los cuales correspondían a los cuantiles de 0,50, 0,95 y 0,99 de probabilidad de ocurrencia, respectivamente. De esta manera se destacaron las regiones con mayor y menor probabilidad de ocurrencia. Asimismo, se añadieron flechas que representaban los rasgos funcionales que más peso tenían en los ejes. Estos análisis se desarrollaron en el programa R (R Core Team, 2017) y se usó el paquete ks (Doung, 2018).

Índices de diversidad funcional

Se calcularon la FRic, la FDis y la FEve para cada comunidad. El cálculo se hizo para el FS global y para cada una de las regiones (FS regionales). Para ello se usaron las funciones del paquete FD (Laliberté & Legendre, 2010), que fueron adaptadas a las necesidades del estudio según los scripts disponibles en Gutiérrez-Cánovas et al. (2015). Para el cálculo de estas métricas se usaron FS de 8 ejes, después de aplicar

el criterio de Maire et al. (2015) (el espacio funcional de 8D tiene un error medio de representación $< 0,01$, respecto a la matriz de similaridad de Gower

Para evaluar qué metodología tiene una mayor capacidad para explicar los patrones ecológicos y biogeográficos de los macroinvertebrados europeos, correlacionamos los índices calculados con ambas metodologías. Después, se correlacionaron con la latitud y se representaron en la Fig. 5.

RESULTADOS

Espacio funcional y densidad de taxones

El FS global y la posición de cada grupo varían al construirlo con los rasgos de respuesta (Figuras 2a y 2c) o al construirlo con todos los rasgos (Figuras 2b y 2d). Se observa por la coloración y la distribución de los puntos en las Figuras 2a y 2b, que los rasgos tróficos tienden a homogeneizar las diferencias entre especies. En las Figuras 2c y 2d se observa que los odonatos (I-ODO), tricópteros (I-TRI), efemerópteros (I-EPH) y plecópteros (I-PLE) ocupan un espacio diferenciado de los demás, al igual que los oligoquetos del orden Haplotaxida (O-HAP), mientras que la mayoría de grupos se concentran en el mismo espacio funcional.

En las Figuras 2a y 2b se observa que la duración del ciclo de vida es un rasgo muy importante, siendo sus dos categorías (mayor o menor de un año) totalmente opuestas. Asimismo, la respiración a través del espiráculo, el estadio adulto acuático, la puesta de huevos en masas cementadas y la dispersión aérea activa son categorías de diferentes rasgos de historia de vida que también resultan significativos a la hora de determinar el nicho ecológico de cada taxón. En cuanto a los rasgos tróficos, la categoría más determinante es el comportamiento depredador.

También se observan algunos espacios en blanco en el FS, dentro de los cuantiles de mayor probabilidad de ocurrencia (Figuras 2a y 2b y Figuras 6 y 7 del anexo). Esto implica que hay combinaciones de rasgos, características o *traits* que ningún taxón ha adquirido, es decir, hay combinaciones de rasgos imposibles. Como consecuencia, esto indica que los FS en realidad no están ocupados homogéneamente ni todo el espacio potencial está ocupado (ver como ejemplo Figura 4).

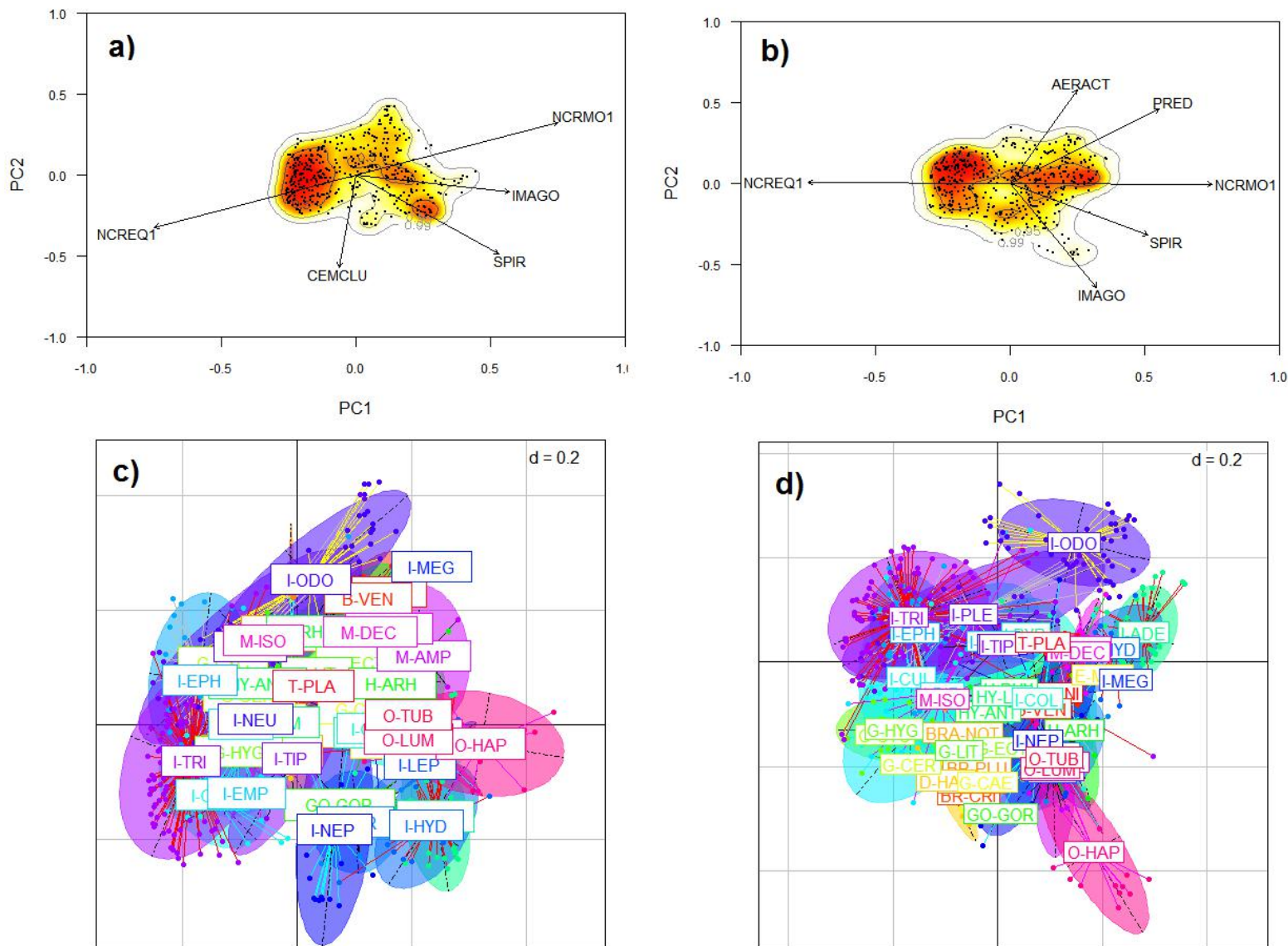


Fig. 3. a) Espectro funcional global de los macroinvertebrados acuáticos europeos para los dos primeros ejes, construido con los rasgos de respuesta y teniendo en cuenta las densidades de taxones; b) espectro funcional global de macroinvertebrados acuáticos europeos para los dos primeros ejes, construido con todos los rasgos y teniendo en cuenta las densidades de taxones; c) FS global construido a partir de los rasgos de respuesta; y d) FS global construido a partir de todos los rasgos. En las figuras a) y b) cada punto en negro representa un género y el gradiente de color y los cuantiles indican la probabilidad de ocurrencia. En las figuras c) y d) los géneros se han agrupado por órdenes (ver Tabla 3 del anexo).

Una vez definido el FS, se observa que en todas las comunidades existen espacios funcionales que no se utilizan respecto al espacio funcional global (Fig. 4). Este espacio funcional no ocupado, además, aumenta poco a poco a lo largo del gradiente

latitudinal estudiado hasta que el FS utilizado en Suecia es visiblemente menor que el ocupado por las comunidades del Rif. Esta observación se corrobora con el desplazamiento del centroide del FS que en el Rif está prácticamente solapado con el global, mientras que a partir de Jura y Cárpatos está desplazado a la derecha, hasta llegar al máximo en Suecia. Todas las regiones tienen un gran solapamiento en la zona del FS que incluye a más taxones (lateral izquierdo), mientras que la zona derecha del FS ocupada por los oligoquetos (O-HAP, O-TUB, O-LUM) tiende a estar menos usado del sur al norte de Europa.

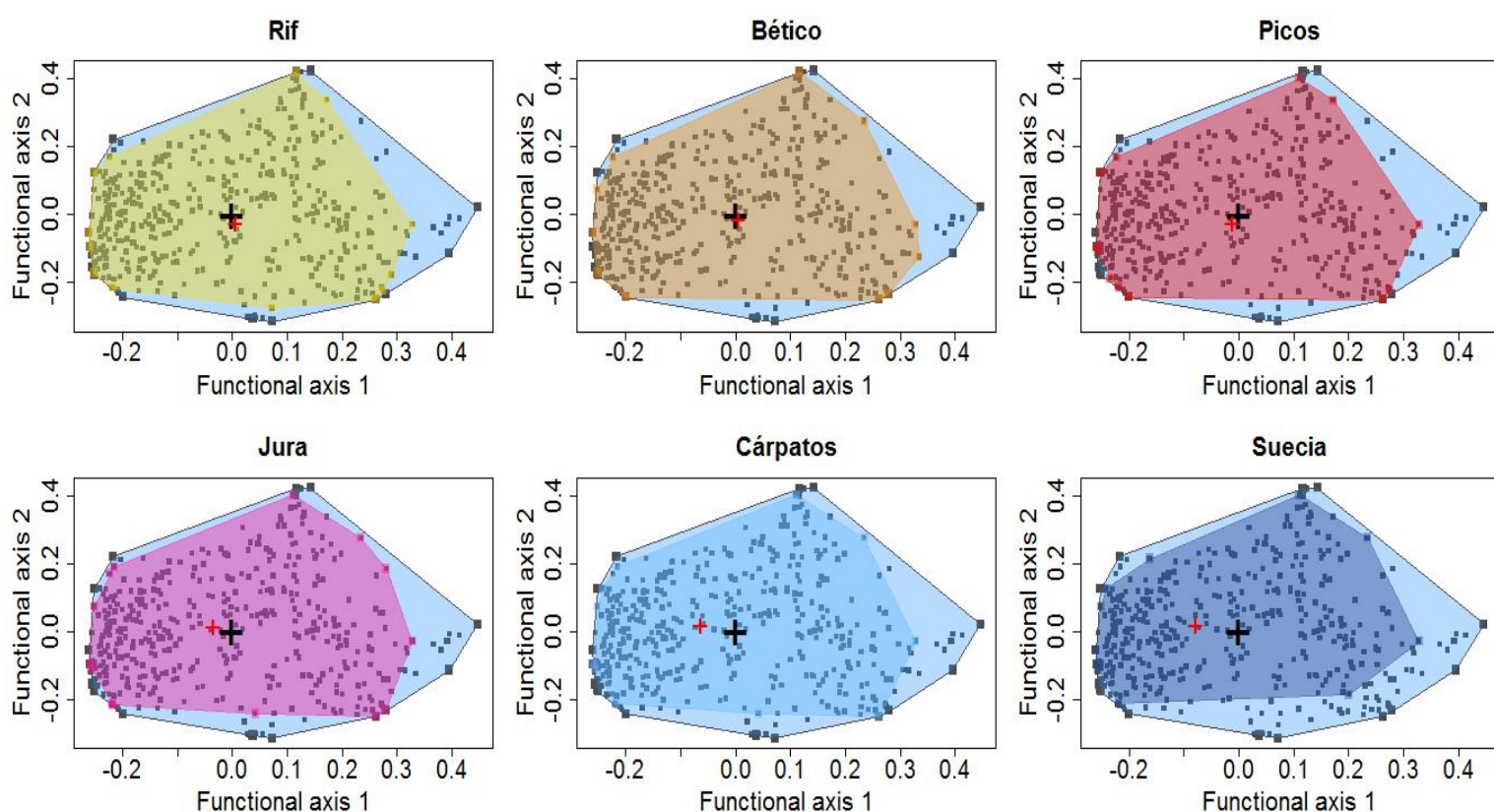


Fig. 4. FS ocupado en cada una de las regiones respecto al FS global (azul), para los dos primeros ejes. Las cruces marcan el centroide del FS: en negro el centroide del FS global y en rojo el centroide del FS de cada región.

Índices de FD

La FRic calculada con el FS global disminuye a medida que la latitud aumenta ($r^2 = 0,38$; Fig. 5a, Tabla 2). Además, la variabilidad de los valores de FRic dentro de cada región también disminuye con la latitud. Al cambiar de región bioclimática se observa una reducción notable: de 0,824 en Bético, a 0,692 en Picos. Esta reducción es aún

más señalada al comparar las comunidades más lejanas (Rif y Suecia), ya que la FRic de Suecia es casi la mitad de la FRic de Rif si lo calculamos con el FS global. Al comparar estos valores con los obtenidos con un FS regional (Fig. 5b), en general, todos los valores de FRic son mucho más altos para cada región y la relación con la latitud de menor importancia ($r^2 = 0,13$; Fig. 5b).

Los índices FDis y FEve y, por tanto, la homogeneización y la distancia media al centroide de la comunidad, sin embargo, muestran un patrón unimodal a lo largo del gradiente latitudinal, con un mínimo marcado en latitudes medias, tanto para el FS global ($r^2 = 0,45$ y $r^2 = 0,53$, respectivamente; Fig. 5c y 5e), como regional ($r^2 = 0,28$ y $r^2 = 0,41$, respectivamente; Fig. 5d y 5f). Así, las regiones centroeuropeas tienen valores de FDis y FEve menores que las regiones ubicadas en menores o mayores latitudes (Tabla 2 y Tabla 4 del anexo). La FDis más alta se ha observado en Jura cuando se ha calculado con el FS global (0,241), aunque en las latitudes más bajas y más altas también se han obtenido valores altos ($FDis_{Bét} = 0,236$; $FDis_{Sue} = 0,230$). Al calcular la FDis con el FS de cada región, en cambio, los valores más altos se obtienen en Suecia (entre 0,303 y 0,345). Las FEve más altas se han obtenido tanto en Rif como en Suecia en ambos casos ($FEve_{Rif} = 0,775$ y $FEve_{Sue} = 0,782$ con el FS global; $FEve_{Rif} = 0,764-0,838$ y $FEve_{Sue} = 0,783-0,846$ con los FS regionales).

Tabla 2. Resumen de los índices de FD para cada comunidad, calculados a partir del FS global construido con los rasgos de respuesta (izquierda, Glo.) y a partir de los FS regionales construidos con los rasgos de respuesta (derecha, Reg.).

	Rif		Bético		Picos		Jura		Cárpatos		Suecia	
	Glo.	Reg.	Glo.	Reg.	Glo.	Reg.	Glo.	Reg.	Glo.	Reg.	Glo.	Reg.
FRic	0,82	0,07	0,82	0,06	0,69	0,05	0,65	0,01	0,57	0,03	0,45	0,03
FDis	0,22	0,33	0,24	0,32	0,22	0,32	0,24	0,30	0,23	0,30	0,23	0,32
FEve	0,77	0,81	0,77	0,80	0,75	0,78	0,76	0,78	0,77	0,78	0,78	0,82

Las correlaciones entre los índices calculados a partir del FS global y los calculados con los FS regionales indican que las aproximaciones para los tres índices son altas ($r_{FRic} = 0,84$; $r_{FDis} = 0,79$; $r_{FEve} = 0,95$). No obstante, cuando correlacionarlos las métricas calculadas a partir de las dos aproximaciones con la latitud, se ve que aquellas métricas calculadas con el FS global ofrecen una respuesta más precisa a los patrones latitudinales. Por ejemplo, la FRic se reduce con la latitud, pero este índice calculado con el FS regional se aleja más que cuando se calcula con el FS

global (Figuras 5a y 5b). Lo mismo sucede para la distancia al centroide y para la homogeneización (FDis y FEve, respectivamente; Figuras 5c-f), puesto que son unimodales, pero en ambos casos pierde robusteza al usar el FS regional comparado con el global.

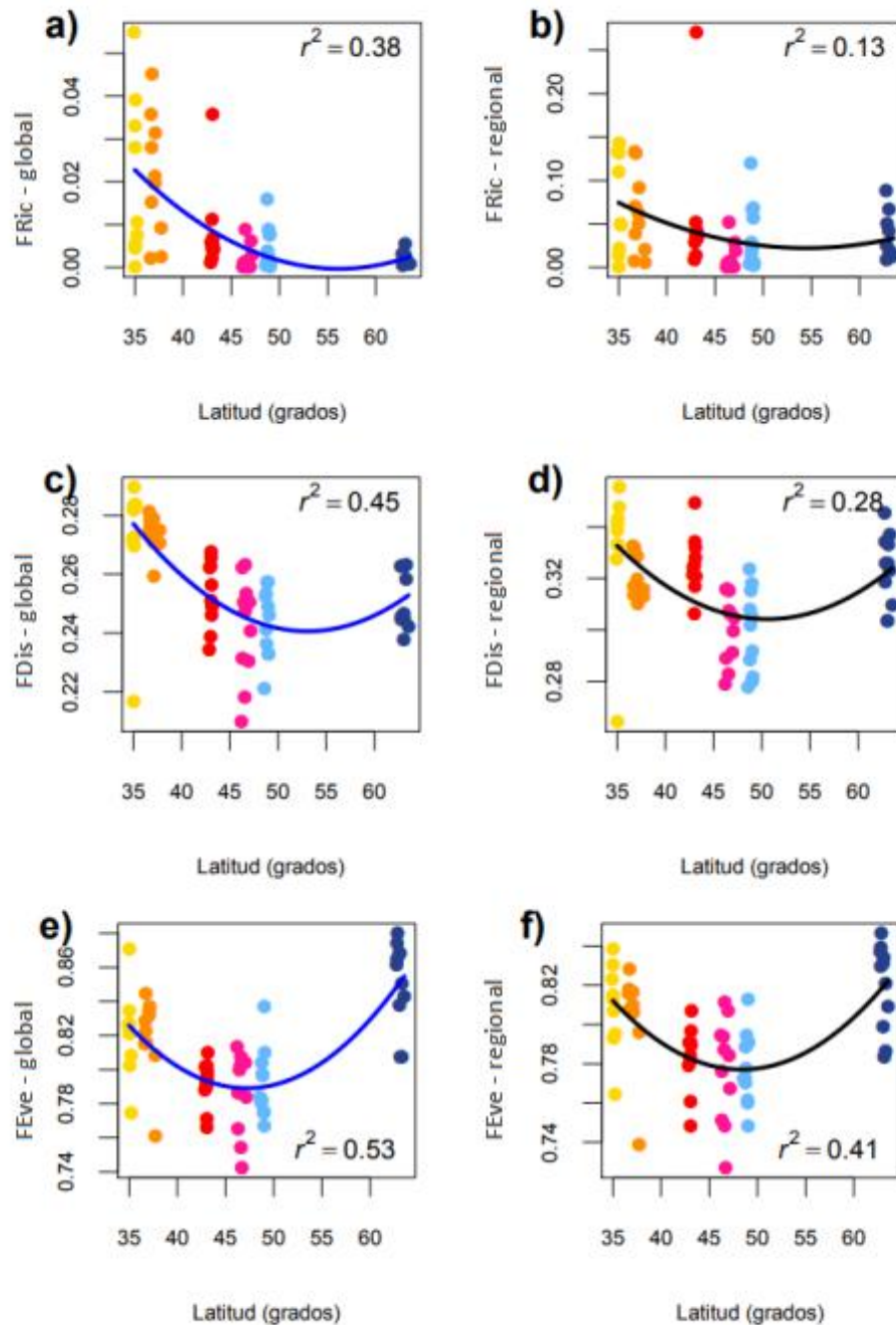


Fig. 5. Correlaciones de FRic, FDis y FEve globales y regionales de cada comunidad con la latitud. Amarillo: Rif, naranja: Bético, rojo: Picos de Europa, rosa: Jura, azul claro: Cárpatos, azul oscuro: Suecia.

DISCUSIÓN

Espacio funcional y densidad de taxones

Nuestros resultados muestran que los rasgos de respuesta discriminan mejor las diferencias funcionales entre los invertebrados europeos que sus rasgos tróficos. Entre los rasgos funcionales que tradicionalmente se han considerado importantes aspectos de la biología de una especie, encontramos el tipo de alimentación y el tamaño corporal (Cummins, 1973; Calder, 1984). Sin embargo, es el conjunto de los rasgos de respuesta lo que realmente discrimina la función de las especies, tal y como muestran nuestros resultados. Es decir, el tipo de alimentación determina la funcionalidad específica, pero debido al alto solapamiento entre taxones, no es un buen discriminador. En cambio, el tamaño corporal y el resto de rasgos de respuesta cobran relevancia al combinarlo con los demás rasgos de historia de vida (Verberk et al., 2008) que son los que finalmente modulan las funciones. Así, algunas combinaciones podrían ser predictores de la estrategia biológica y de la posición ecológica que ocupa una especie. Por ejemplo, un desarrollo rápido y un tamaño corporal grande, requerirían la ingestión de alimentos ricos en energía, lo que a la vez determinaría la estrategia trófica de la especie. Por tanto, sería la historia de vida la que define el tipo de alimentación y, finalmente, la función de la especie en el ecosistema. En consecuencia, los rasgos de historia de vida más significativos al determinar el FS como la duración del ciclo de vida, la reproducción o la respiración servirían como herramienta para poder explicar las diferencias en agrupaciones de especies (Verberk et al., 2008).

En el FS global se observa un solapamiento de géneros en regiones concretas de este espacio que claramente indica que diferentes funciones se pueden cumplir a través de distintas estrategias y, por tanto, gracias a diferentes combinaciones de rasgos funcionales (Koehl, 1996). Por ejemplo, la protección de los huevos se puede conseguir a través de puestas endofíticas (e.g. el odonato *Aeshna cyanea*), a través de una matriz gelatinosa (e.g. algunos tricópteros) o por ovoviviparidad (e.g. el baétido *Cloeon dipterum*). De esta forma, especies con diferente historia evolutiva y diferentes estrategias, pueden llegar a ejecutar funciones semejantes (Verberk et al., 2008). Esto explicaría la cantidad de especies redundantes que encontramos en el FS que hemos creado.

Asimismo, los “espacios en blanco” en el FS que se aprecian en las Figuras 3a y 3b y las Figuras 6 y 7 del anexo significan que no hay especies que hayan adquirido ciertas combinaciones de rasgos y que, por tanto, existen nichos funcionales vacíos. Díaz et al. (2016) también observaron que existen amplios espacios funcionales no ocupados en el FS global que construyeron para las plantas de todo el mundo. Estas son combinaciones de rasgos que en la práctica no existen, lo que sugiere la posibilidad de que, en realidad, sean combinaciones imposibles para la vida y que por eso no existan dichas especies. Esta conjetura abre las puertas a nuevos análisis que no se han podido abordar en este trabajo. Además, la existencia de espacios funcionales vacíos nos hace pensar que la estima de la FD basada en el *convex hull* de la comunidad sobre el FS podría sobrestimar la FD total. Esto sucede porque al estimar la FD se muestra un espacio ecológico sobre el FS totalmente utilizado cuando, en realidad, solo un porcentaje de este espacio es el que se utiliza (Blonder et al., 2014). De hecho, como nos indican las estimas de FDis y FEve, el espacio ocupado no se utiliza homogéneamente. Por esta razón, es importante calcular los distintos componentes de la FD para tener información más precisa de cómo los organismos se distribuyen en un FS, puesto que solo así se conseguirá cuantificar el FS ocupado en cada región y entender la historia evolutiva del grupo estudiado.

FS global vs. FS regional

En cuanto a los índices de FD, se ha observado que la riqueza funcional (FRic) disminuye a medida que la latitud aumenta. Muchos estudios han demostrado que la riqueza de especies de diferentes organismos también disminuye con la latitud (Colwell & Hurtt, 1994; Cushman et. al., 1993; Stevens, 2004), aunque esta disminución sea solo marginalmente significativa en el gradiente estudiado (Múrria et al., 2017). Esto explicaría la disminución de la FRic y, por tanto, de la diversidad funcional. Además, el filtrado de las especies (la ausencia de taxones sin unas características biológicas particulares), podría ser la causa de que existan más espacios funcionales que no se utilizan en comunidades de altas latitudes (por ejemplo, Suecia, donde la tolerancia a las bajas temperaturas es una característica bajo selección). Es decir, esta reducción en el número de taxones podría explicar tanto la reducción del FS ocupado en altas latitudes, como la cantidad del FS sin utilizar.

La reducción de la FRic no es constante en latitud, sino que se aprecia un declive notable en la FRic cuando se cambia de región bioclimática. Es de esperar que la riqueza de especies disminuya al pasar de comunidades mediterráneas a

comunidades templadas, ya que los ríos mediterráneos se consideran puntos calientes de biodiversidad (Bonada et al., 2007). La elevada diversidad en cuencas mediterráneas podría ser consecuencia de eventos geológicos y biogeográficos como el indican Ribera & Vogler (2004). Previamente a su trabajo, otros estudios demostraron que en épocas de glaciación durante el Pleistoceno, los organismos se refugiaron en regiones mediterráneas como la Península Ibérica, Italia y la Península Balcánica (Hewitt, 1999, 2004; Petit et al., 2003; Taberlet et al., 1998), desde donde emigraron hacia el norte después de la glaciación. Ribera & Vogler (2004) demostraron además que las glaciaciones causaron mayor especiación en las regiones del sur, mientras que en las regiones del norte se dieron pérdidas taxonómicas. Las especies que especieron en regiones mediterráneas, por tanto, se adaptaron a unos hábitats con inviernos suaves, veranos cálidos y una marcada estacionalidad de las precipitaciones, por lo que difieren de zonas de clima templado y polar en gran parte por sus condiciones ambientales (Bonada et al., 2007; Grove & Rackham, 2002; Hortal et al., 2011). La geología y la historia biogeográfica, a su vez, son claros discriminantes de comunidades de macroinvertebrados en estudios a gran escala (Verdonschot & Nijboer, 2004) y junto con las características climáticas causan una gran variabilidad en las comunidades de macroinvertebrados (Poff & Ward, 1990). Finalmente, la variación de las condiciones ambientales (no climáticas) actuales a lo largo del gradiente es también clave para entender la composición actual de las comunidades (Múrria et al., 2017).

A diferencia de FRic, los índices FDis y FEve se mantienen en los mismo niveles en comunidades de mayor y menor latitud, mientras que se ha detectado un descenso notable en latitudes intermedias. Así pues, aunque las diferencias sean mínimas, los valores de distancia al centroide (FDis) y homogeneidad (FEve) siguen un patrón unimodal. Este resultado sugiere que las regiones con mayor FDis tienen menor competencia entre los taxones porque hay una mayor diferenciación de rasgos funcionales entre los nichos funcionales de las especies y, por lo tanto, una menor redundancia. En paralelo, los valores más elevados de FEve sugieren que tanto en Rif como en Suecia los recursos se utilizan de una manera más eficaz (Manson et al., 2005), lo cual se podría explicar a través de los patrones de distribución de los recursos y la diversidad de especies que presentó Valentine (1971). En regiones donde el recurso es inestable, las especies se ven obligadas a adaptarse a una alta variabilidad de fuentes de alimento. Esto es evidente en regiones de latitudes elevadas como Suecia, por la congelación del río en invierno, como en bajas latitudes como Rif, por la sequía del verano. Asimismo, estas regiones cuentan con recursos

más escasos que en las latitudes intermedias del centro de Europa. Por tanto, poder aprovechar cualquier recurso al máximo (i.e. ser generalistas y utilizar los recursos eficazmente) es la estrategia más favorable para sobrevivir en dichas regiones. El caso de la congelación de los ríos en Suecia, a la vez, afecta negativamente a la diversidad de especies, lo que corrobora el valor bajo de FRic que hemos obtenido en esta región. En cambio, en regiones mediterráneas encontramos también una mayor disponibilidad de recursos debido a las altas temperaturas que aumentan la producción primaria y secundaria (Bonada et al., 2007), lo que contribuye a que se conviertan en regiones con mayor biodiversidad. Esto implica una gran competencia a la hora de explotar los recursos y, por tanto, los organismos no tienen más remedio que utilizarlos lo más eficientemente posible y minimizar el solapamiento. Esta eficacia para utilizar los recursos es, finalmente, lo que hace aumentar la FDis y la FEve de la región.

Teniendo en cuenta todos nuestros resultados, se concluye que al calcular la FRic de una comunidad con el FS regional, se podría sobrestimar su valor real, sobre todo en regiones con una variabilidad de traits pequeña en comparación con la variación a escalas mayores (conteniente). Por lo tanto, calcular la FRic para toda Europa usando el FS que sugerimos en este trabajo facilitará que estos valores sean comparables y que no haya dependencia estadística del esfuerzo de muestreo y de la historia biogeográfica de cada región. Esto sucede porque al usar el FS regional se pierde una parte del FS que ocupan los taxones que no se encuentran en esta región y por lo tanto no se consideran los procesos ecológicos y evolutivos que han causado las diferencias. Esta diferencia es mayor en el caso de las comunidades del norte y, en consecuencia, esta sobrestimación ha sido aún más considerable para la FRic de estas comunidades. Esto se podría explicar gracias al filtrado de especies (*species sorting*) que sufrieron los taxones del norte de Europa debido a las condiciones ambientales más severas como el frío (*habitat filtering*; Svenning, 2003). Svenning (2003) pudo observar que solo las especies de plantas mejor adaptadas al frío pudieron sobrevivir a la glaciación y, por tanto, podría haber ocurrido lo mismo con los macroinvertebrados acuáticos, como se observa con una mayor riqueza de tricópteros en zonas del centro y del norte de Europa (García-Reventós, en revisión). De esta manera, solo los taxones bien adaptados pudieron recolonizar el norte de Europa (e.g., tolerancia al frío), constituyendo una pequeña fracción del FS global. Así pues, al calcular la FRic de comunidades del norte de Europa con el FS regional, se consigue un valor muy superior al que se espera obtener al calcularlo con el FS global. Finalmente, calcular la FRic para toda Europa usando el FS que sugerimos en

este trabajo facilitará que estos valores sean comparables y que no haya dependencia estadística del esfuerzo de muestreo y de la historia biogeográfica de cada región.

CONCLUSIONES

En este estudio se ha demostrado que calcular el espacio funcional (FS) a partir de una matriz de composición de especies regional produce un sesgo al considerar los cambios en las métricas funcionales en una escala distinta a la del FS global. Por tanto, usar el FS global que se ha creado para los 486 géneros de macroinvertebrados acuáticos de ríos europeos en vez de los FS regionales sería muy útil y, de hecho, lo más acertado en estudios de ecología, ya que permite mayor capacidad de comparación con otros estudios, así como mejor representación del FS.

Por otra parte, se concluye que el parámetro más sensible a la variación entre regiones es la riqueza funcional (FRic) y esto se debe a la historia biogeográfica de cada región, así como a la variabilidad de las condiciones ambientales actuales, que en conjunto determinan la cantidad de especies que habitan en una región y su variabilidad funcional. En cambio, otros parámetros como la dispersión (FDis) o la equidad funcional (FEve) no son tan sensibles porque no dependen solo de la composición y de la riqueza de especies, sino también de otros aspectos como, por ejemplo, la disponibilidad de recursos y la competencia entre especies.

AGRADECIMIENTOS

Estoy agradecida a mi director Cesc Múrria y a nuestro colaborador Cayetano Gutiérrez-Cánovas por la ayuda recibida para llevar a cabo los análisis y por orientarme en este estudio. También a Núria Bonada por compartir datos de *traits* y comunidades y sus comentarios sobre el proyecto. Finalmente, a los responsables del proyecto Richabun Núria Bonada y Carmen Zamora y sus colaboradores por dejarnos los datos de comunidades que se han usado en este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Bonada, Núria; Dolédec, S. (2011). Do mediterranean genera not included in Tachet, 30(1), 1–13. Retrieved from papers2://publication/uuid/1171EE45-4B56-4141-B3F1-63B3719A6A1E
- Bonada, N., Dolédec, S., & Statzner, B. (2007). Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: Implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, 13(8), 1658–1671. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01375.x>
- Bonada, N., Prat, N., Resh, V. H., & Statzner, B. (2006). DEVELOPMENTS IN AQUATIC INSECT BIOMONITORING: A Comparative Analysis of Recent Approaches. *Annual Review of Entomology*, 51(1), 495–523. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151124>
- Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C., & Enquist, B. J. (2014). The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography*, 23(5), 595–609.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Calder W.A. (1984). Size, Function and Life History. Harvard University Press, Cambridge.
- Chevenet, François; Dolédec, Sylvain; Chessel, D. (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31(3), 295–309. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01742.x>
- Colwell, R. K., & Hurtt, G. C. (1994). Nonbiological Gradients in Species Richness and a Spurious Rapoport Effect. *The American Naturalist*, 144(4), 570–595. <https://doi.org/10.1086/285695>
- Córdova-Tapia, F., & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Revista Ecosistemas*, 24(3), 78–87. <https://doi.org/10.7818/RE.2014.24-3.00>
- Cummins, K. W. (2002). Trophic relations of aquatic insects. *Water Resources*, 18(220), 183–206. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.18.010173.001151>
- Cushman, J. H., Lawton, J. H., & Manly, B. F. J. (1993). Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. *Oecologia*, 95(1), 30–37. <https://doi.org/10.1007/BF00649503>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H. C., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M., ... Pearse, W. D. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 3(9), 2958–2975. <https://doi.org/10.1002/ece3.601>
- Dray, S., Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1–20.
- Duong, T. (2018). ks: Kernel Smoothing. R package version 1.11.3. <https://CRAN.R-project.org/package=ks>
- Frainer, A., McKie, B. G., & Malmqvist, B. (2014). When does diversity matter? Species

- functional diversity and ecosystem functioning across habitats and seasons in a field experiment. *Journal of Animal Ecology*, 83(2), 460–469. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12142>
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties, 27(4), 857–871.
- Gregory, S. V., Swanson, F. J., McKee, W. A., & Cummins, K. W. (1991). An Ecosystem Perspective of Riparian Zones. *BioScience*, 41(8), 540–551. <https://doi.org/10.2307/1311607>
- Grove, A. T., Rackham, O. (2002). The nature of Mediterranean Europe: an ecological history. *Land Degrad. Develop*, 83, 79–80. <https://doi.org/10.1111/1467-8306.93020141>
- Gutiérrez-Cánovas, C., Sanchez-Fernández, D., Velasco, J., Millan, A., & Bonada, N. (2015). Similarity in the difference: changes in community functional features along natural and anthropogenic stress gradients. *Ecology*, 96(9), 2458–2466. <https://doi.org/10.1890/14-1447.1>
- Hewitt, G.M. (1999) Post-glacial re-colonization of Europa biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68, 87-112
- Hewitt, G. M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1442), 183–195. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1388>
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S. *et al.* (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3-35.
- Hortal, J., Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M., Rodríguez, M. A., Baselga, A., Nogueira-Bravo, D., . . . Lobo, J. M. (2011). Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. *Ecology Letters*, 14, 741–748.
- Koehl, M. A. R. (1996). When does morphology matter? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 501–542. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.501>
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Laliberté, E., Wells, J. A., Declerck, F., Metcalfe, D. J., Catterall, C. P., Queiroz, C., . . . Mayfield, M. M. (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13(1), 76–86. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01403.x>
- Luiza-Andrade, A., Montag, L. F. de A., & Juen, L. (2017). Functional diversity in studies of aquatic macroinvertebrates community. *Scientometrics*, 111(3), 1643–1656. <https://doi.org/10.1007/s11192-017-2315-0>
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., & Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 728–740. <https://doi.org/10.1111/geb.12299>
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>

- Molnar, P., Burlando, P., & Ruf, W. (2002). Integrated catchment assessment of riverine landscape dynamics. *Aquatic Sciences*, 64(2), 129–140. <https://doi.org/10.1007/s00027-002-8061-1>
- Mondy, C. P., Muñoz, I., & Dolédec, S. (2016). Life-history strategies constrain invertebrate community tolerance to multiple stressors: A case study in the Ebro basin. *Science of the Total Environment*, 572, 196–206. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.07.227>
- Moog, O. (2002). Fauna Aquatica Austriaca. A Comprehensive Species Inventory of Austrian Aquatic Organisms with Ecological Notes. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Vienna.
- Moreno, P., França, J. S., Ferreira, W. R., Paz, A. D., Monteiro, I. M., & Callisto, M. (2009). Use of the BEAST model for biomonitoring water quality in a neotropical basin. *Hydrobiologia*, 630(1), 231–242. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9796-7>
- Múrria, C.; Bonada, N.; Arnedo, M.A.; Zamora-Muñoz, C.; Vogler, A.P.; Prat, N.(2012). Phylogenetic and ecological structure of Mediterranean caddisfly communities at various spatio-temporal scales.. *Journal of Biogeography* . ISSN: 0305-0270 , 39 , 9, pp. 1621 - 1632
- Múrria, C., Bonada, N., Vellend, M., Zamora-Muñoz, C., Alba-Tercedor, J., Sainz-Cantero, C. E., ... & Derka, T. (2017). Local environment rather than past climate determines community composition of mountain stream macroinvertebrates across Europe. *Molecular ecology*, 26(21), 6085-6099.
- Múrria, C., Dolédec, S., Papadopoulou, A., Vogler, A. P., & Bonada, N. (2018). Ecological constraints from incumbent clades drive trait evolution across the tree-of-life of freshwater macroinvertebrates. *Ecography*, 41(7), 1049–1063. <https://doi.org/10.1111/ecog.02886>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2018). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Petit, R. J., Aguinalde, I., De Beaulieu, J. L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., ... Vendramin, G. G. (2003). Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, 300(5625), 1563–1565. <https://doi.org/10.1126/science.1083264>
- Poff, N. L., Ward, J. V. (1990) Physical habitat template of lotic systems: recovery in the context of historical pattern of spatiotemporal heterogeneity. *Environmental Management*, 14, 629–645.
- Proyecto RICHABUN: Patrones de abundancia y riqueza de insectos acuáticos en un amplio gradiente latitudinal: de las comunidades a las poblaciones (2008-2010). Universidad de Granada, Universidad de Vigo, Universidad de Barcelona, Natural History Museum of London.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ribera, I., & Vogler, A. P. (2004). Speciation of Iberian diving beetles in Pleistocene refugia (Coleoptera, Dytiscidae). *Molecular Ecology*, 13(1), 179–193. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02035.x>
- Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1), 156–162. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980116.x>

- Schmera, D., Heino, J., Podani, J., Erős, T., & Dolédec, S. (2017). Functional diversity: a review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. *Hydrobiologia*, *787*(1), 27–44. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2974-5>
- Siberchicot, A., Julien-Lafferrière, A., Dufour, A. B., Thioulouse, J., Dray, S. (2017). adegraphics: An S4 Lattice-Based Package for the Representation of Multivariate Data. *The R Journal*, *9*(2), 198-212.
- Statzner, B., Bonada, N., & Dolédec, S. (2007). Conservation of taxonomic and biological trait diversity of European stream macroinvertebrate communities: A case for a collective public database. *Biodiversity and Conservation*, *16*(12), 3609–3632. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9150-1>
- Stevens, R. D. (2004). Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: Familial perspectives on the diversity of New World bat communities. *Journal of Biogeography*, *31*(4), 665–674. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01042.x>
- Svenning, J. C. (2003). Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters*, *6*, 646–653.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A. G., & Cosson, J. F. (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, *7*(4), 453–464. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x>
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., Usseglio-Polatera, P. (2010). Invertébrés d'eau douce. *Systématique, biologie, écologie*. CNRS Editions.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, *277*(5330), 1300–1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
- Valentine, J. W. (1971). Resource supply and species diversity patterns. *Lethaia*, *4*, 51–61. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1971.tb01278.x>
- Vannote, R. L., Minshall, K. W., Cummins, J. R., et al. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences*, *37*(1), 130–137.
- Verberk, W. C. E. P., Sipel, H., & Esselink, H. (2008). Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, *53*(9), 1722–1738. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02035.x>
- Verdonschot, P. F. M., & Nijboer, R. C. (2004). Testing the European stream typology of the Water Framework Directive for macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, *516*(1–3), 35–54. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000025257.30311.b7>
- Villéger, S., Manson, N. W. H., Mouillot, D. (2008). New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology Published by: Ecological Society of America content in a trusted digital archive. *America*, *89*(8), 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wickham, H. (2011). The-Split-Apply-Combine strategy for data analysis. *Journal of Statistical Software*, *40*(1), 1-29. <http://www.jstatsoft.org/v40/i01/>

ANEXO

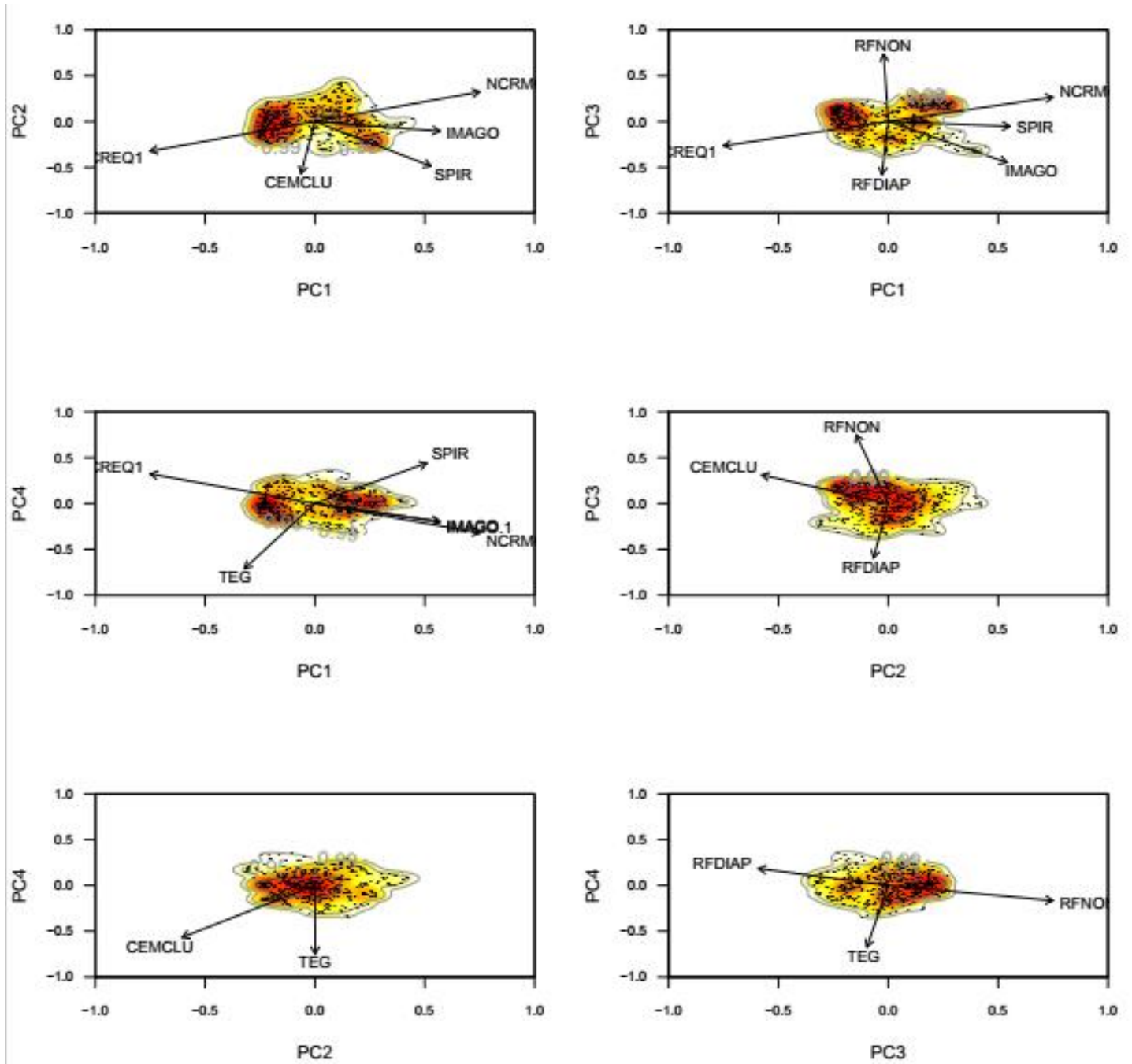


Fig. 6. Espectro funcional global de los macroinvertebrados acuáticos europeos calculado con los rasgos de respuesta y teniendo en cuenta las densidades de taxones; se ha representado en espacios bidimensionales con todas las combinaciones posibles de los primeros 4 ejes.

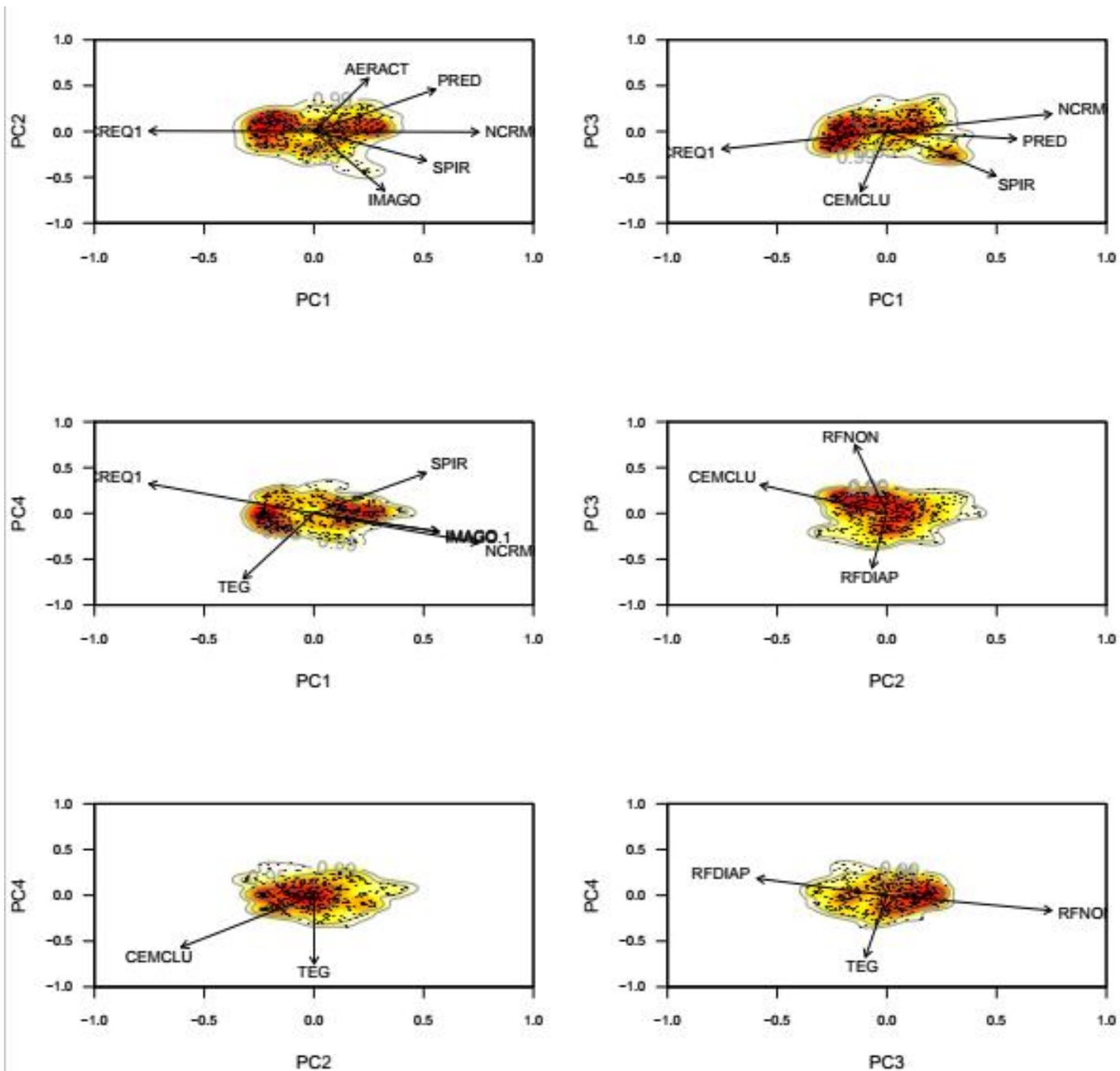


Fig. 7. Espectro funcional global de los macroinvertebrados acuáticos europeos calculado con todos los rasgos funcionales y teniendo en cuenta las densidades de taxones; se ha representado en espacios bidimensionales con todas las combinaciones posibles de los primeros 4 ejes.

Tabla 3. Las clases y los órdenes de los macroinvertebrados acuáticos europeos estudiados con sus respectivos códigos.

Código	Filum/Clase	Orden/Superfamilia
BRA-NOT	Brachiopoda	Notostraca
BR-CRI	Bryozoa	Cristatellidae
BR-CTE	Bryozoa	Ctenostomatida
BR-PLU	Bryozoa	Plumatellida
B-UNI	Bivalvia	Unionoidea
B-VEN	Bivalvia	Veneroidea
D-HAP	Demospongiae	Haplosclerida
E-MON	Enopla	Monostilifera
G-CER	Gastropoda	Cerithoidea
G-CYC	Gastropoda	Cycloneritimorpha
G-ECT	Gastropoda	Ectobranchia
G-HYG	Gastropoda	Hygrophila
G-LIT	Gastropoda	Littorinimorpha
GO-GOR	Gordioidea	Gordea
H-ARH	Hirudinea	Arhynchobdellida
H-RHY	Hirudinea	Rhynchobdellida
HY-ANT	Hydrozoa	Anthoathcata
I-ADE	Insecta	Adephaga
I-BYR	Insecta	Byrrhoidea
I-COL	Insecta	Coleoptera
I-CUL	Insecta	Culicoidea
I-DIP	Insecta	Diptera
I-EMP	Insecta	Empidoidea
I-EPH	Insecta	Ephemeroptera
I-GER	Insecta	Gerroidea
I-HYD	Insecta	Hydrophiloidea
I-LEP	Insecta	Lepidoptera
I-MEG	Insecta	Megaloptera
I-NEP	Insecta	Nepomorpha
I-NEU	Insecta	Neuroptera
I-ODO	Insecta	Odonata
I-PLE	Insecta	Plecoptera
I-TIP	Insecta	Tipuloidea
I-TRI	Insecta	Trichoptera
M-AMP	Malacostraca	Amphipoda
M-AST	Malacostraca	Astacidea
M-DEC	Malacostraca	Decapoda
M-ISO	Malacostraca	Isopoda
O-CRA	Oligochaeta	Crassiclitellata
O-HAP	Oligochaeta	Haplotaxida
O-LUM	Oligochaeta	Lumbriculida
O-TUB	Oligochaeta	Tubificata
T-PLA	Tricladida	Planaroidea

Tabla 4. Resumen de los índices de FD para cada punto de muestreo, calculados a partir de los FS regionales construidos con los rasgos de respuesta. R: Rif, B: Bético, P: Picos de Europa, J: Jura, C: Cárpatos, S: Suecia.

Punto de muestreo	FRic	FDis	FEve
R02	0.133	0.327	0.822
R04	0.143	0.343	0.793
R05	0.050	0.355	0.795
R06	0.048	0.347	0.764
R07	0.110	0.338	0.814
R08	0.132	0.341	0.830
R09	0.022	0.333	0.807
R10	0.014	0.333	0.812
R11	3.05e ⁻⁶	0.264	0.838
B01	0.061	0.319	0.810
B02	0.092	0.310	0.806
B04	0.131	0.331	0.807
B05	0.133	0.331	0.817
B06	0.007	0.332	0.816
B07	0.069	0.313	0.807
B08	0.038	0.316	0.828
B09	0.005	0.315	0.738
B10	0.020	0.312	0.795
B11	0.049	0.328	0.816
P01	0.270	0.349	0.748
P02	0.013	0.306	0.784
P03	0.034	0.321	0.807
P04	0.034	0.334	0.760
P05	0.036	0.328	0.789
P06	0.041	0.332	0.796
P07	0.036	0.317	0.790
P08	0.052	0.325	0.781
P09	0.028	0.324	0.791
P10	0.008	0.321	0.779
J01	0.006	0.307	0.748
J02	3.08e ⁻⁴	0.306	0.726
J03	0.028	0.299	0.784
J04	0.018	0.304	0.767
J05	4.16e ⁻⁵	0.291	0.806
J06	0.006	0.315	0.811
J07	1.41e ⁻⁴	0.283	0.786
J08	0.052	0.316	0.794
J09	0.002	0.315	0.776
J10	0.006	0.288	0.751
J11	2.79e ⁻⁴	0.279	0.794
C01	0.005	0.280	0.748
C02	0.003	0.281	0.790
C03	0.003	0.278	0.772
C04	0.119	0.323	0.772

C05	0.013	0.288	0.770
C06	0.028	0.308	0.788
C07	0.001	0.291	0.813
C08	0.066	0.315	0.794
C09	0.068	0.318	0.761
C10	0.056	0.305	0.759
C11	0.019	0.302	0.777
S01	0.018	0.333	0.783
S02	0.015	0.322	0.786
S03	0.088	0.345	0.837
S04	0.025	0.318	0.839
S05	0.009	0.334	0.829
S06	0.014	0.325	0.834
S07	0.042	0.303	0.830
S08	0.051	0.326	0.846
S09	0.066	0.303	0.799
S10	0.012	0.337	0.821
S11	0.014	0.309	0.809