

Ecologia de comunitats d'invertebrats
aquàtics de la Península Ibèrica, amb
especial rellevància als Ostracoda

Andreu Escrivà i Garcia
Tesi Doctoral
2015



VNIVERSITAT
DE VALÈNCIA

Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva
Universitat de València
Programa de Doctorat en Biodiversitat

Ecologia de comunitats d'invertebrats
aquàtics de la Península Ibèrica, amb
especial rellevància als Ostracoda.

Doctorand
Andreu Escrivà i Garcia

Directors
Francesc Mesquita Joanes
Javier Armengol Díaz

Tesi doctoral presentada per Andreu Escrivà i Garcia per a optar al títol de Doctor en Biodiversitat

Firmat: **Andreu Escrivà i Garcia**

Tesi doctoral dirigida pels doctors

Francesc Mesquita Joanes, professor titular del Departament de Microbiologia i Ecologia i investigador de l'Insitut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva de la Universitat de València

Javier Armegol Díaz, professor titular del Departament de Microbiologia i Ecologia i investigador de l'Insitut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva de la Universitat de València

Firmat: Francesc Mesquita Joanes

Firmat: Javier Armengol Díaz

Al meu iaio, a qui li vaig explicar que me n'anava amb un salabre a Japó a agafar uns bitxets que cabien en un ull d'agulla, i ell, en comptes d'espantar-se i preguntar-me si de veres calia anar tan lluny, com hauria fet la meua àvia, em contà que de jove capturava gambetes amb calcetins a Sanet i Negrals. “¿I se poden menjar ixes clotxinetes que pescaràs?”

Als meus pares, per aguantar-me i no defallir mai en les seues ganes d'espantar-me i tindre (per fi!) aquesta tesi a les mans.

A Paco, per haver estat sempre, fins i tot quan jo no estava.

“As scientists we can only write middle words. I have noticed that some of my colleagues in the arts seem concerned that their work may eventually be forgotten after they die. I do not think many scientists experience this concern. Whereas most artistic work involves individual creation, our work is ultimately communal. Moreover, scientific knowledge is fundamentally cumulative, in a way that most art is not. As a scientific community, we are constructing a fabric of knowledge, with individual scientists contributing their own threads and weave. We expect our contributions to be modified and superseded, and even possibly rejected, in the future. Our pride and sense of purpose usually does not come from individual creations but from the privilege of contributing to the extraordinary collaborative human endeavor known as the natural sciences.”

Mark A. Davis

“In fact, one of the obvious consequences of the renewed interest in long-distance dispersal is that many scientists are trying to discover such tendencies, retrieving patterns from the seemingly random. However, this doesn't change the fact that individual instances of successful dispersal and establishment are fundamentally unpredictable.”

Alan de Queiroz

“La natura es pot apreciar sense entendre-la. Però saber per què les coses són com són, conèixer què hi ha darrere dels éssers que conviuen al nostre voltant pot ser fascinant. Limitar-nos a una contemplació estètica no deu ser tan enriquidor com anar al fons. La comprensió és el camí cap a l'estima més profunda.”

Xavier Duran

Agraïments

El camí que cal transitar per a realitzar una tesi doctoral és llarg i ple d'obstacles, els quals són només superables gràcies a la gent que tens al costat. La tesi, a més, no és un experiment de laboratori on la recerca està aïllada del món real: l'exercici de la ciència conviu amb les retallades de pressupost i projectes, i també amb les sempre canviants circumstàncies personals. És per això que prenen encara més importància aquelles persones que no han deixat que defallisques en el trajecte, tots aquells companys que t'han ajudat, ni que siga amb un consell amb una cervesa a la mà.

L'interès per la natura em ve de sempre, però la capacitat d'observació i les ganes d'entendre el món les vaig acréixer i modular a les classes de Paco Raga i Pedro Miguel, a l'Escola la Gavina (habitada tota ella per mestres meravellosos) i l'IES Abastos, respectivament. A la universitat vull recordar i agrair als professors i professores que ens parlaven d'articles científics, que ens estimulaven a aprendre més enllà del manual clàssic, a buscar bibliografia i llegir el que després coneixeríem com a *papers* a l'argot científic. Francesca Segura, Luis Recatalá, Juan Sánchez i el CIDE (Centro de Investigaciones sobre Desertificación) m'obriren les portes a la recerca científica, quan encara era estudiant de Ciències Ambientals. Potser no vaig continuar en els camps als quals em vaig iniciar, però sens dubte foren fonamentals a l'hora d'avesar-me en això de la investigació.

Aquesta tesi que teniu a les mans no hauria estat de cap manera possible, però, sense l'interès, l'esforç, els consells, les correccions, el patiment i les ganes que li han posat durant molts anys els meus directors, Javier Armengol i Francesc Mesquita. Em van acollir als seus grups d'investigació d'un dia per a l'altre, i hauré tingut èxit si mai se n'han penedit d'aquella decisió. Jo, ho puc ben dir: no me n'he penedit mai d'aquell matí de tardor de 2006 al qual vaig decidir que havia de provar sort amb els rius i bassals.

Tinc la ferma percepció que vaig tindre l'enorme sort de caure en un lloc molt especial. Durant estos anys m'han encoratjat a tindre idees pròpies, a buscar nous camins, a trobar aquell camp que més m'interessara, però sempre amb la confiança que dona saber que et reconduiran si te'n vas cap a un carreró sense

eixida. He gaudit de llibertat científica i personal, així com d'ajuda constant, i del privilegi –pel que implica de poder molestar-lo en qualsevol moment- de compartir despatx amb Paco, a qui sempre he trobat quan l'he necessitat, i qui sabia guiar-me en els matins als quals esborrava més text que no en redactava, i motivar-me a les vesprades a les quals només veia que una costera inacabable. Els meus directors han renunciat no poques vegades al seu temps per tal de donar-me un colp de mà o acompanyar-me en un mostreig, i han estat extraordinàriament pacients quan algun imprevist ha retardat un experiment o l'entrega d'un manuscrit. M'han facilitat la tasca sense deixar d'estimular-me en cap moment, fins i tot en aquelles èpoques a les quals la tesi doctoral és un cumulonimbus que no saps si descarregarà o es desfarà sense que l'aigua toque terra. Durant estos anys he après, gràcies a ells, a ser millor investigador, però també millor persona i company de treball, i potser els articles envelliran, però eixe aprenentatge es quedarà amb mi. I també, per què no dir-ho, m'ho he passat fabulosament bé tenint-los de companys, tutors i amics. Ens hem ríent, he gaudit del fred a primera hora del matí, de jornades maratonianes de mostreig enmig d'una llacuna perduda a Castella-la-Manxa o Terol, hem patit set i l'hem apaivagat mentre menjàvem com pertoca després d'un dia al camp, utilitzant l'índex IASPR (Iberian Average Score Per Restaurant) desenvolupat per Javi, un indicador molt útil per a trobar el lloc de carretera adequat prop de masses d'aigua, segons l'aspecte exterior, la localització, l'oferta de companatge i pollastre rostit i el nombre de camions a l'aparcament.

Durant estos anys han sigut també molts els companys amb els quals he compartit calcetins mullats, tubs de formol, guants de làtex i hores davant la lupa estereoscòpica. Vull agrair de forma especial, per la seua valuosa i desinteressada ajuda al laboratori o al camp (sota un calor abrasador o un fred que se't clavava al moll de l'ós), l'assistència de Carla Olmo, Olivier Schmit, Maria Antón, Laia Zamora i Josep Antoni Aguilar. També a tots aquells amb qui he compartit l'aventura de la recerca, encara que fóra per un breu espai de temps: Javi Marco, Yasmin Gómez, Cristina Alacreu, Andreu Castillo o Luís Valls.

Una tesi a la qual part de la recerca es fa fora de la pròpia universitat és sempre un repte, pel fet d'adaptar-se a un nou departament i haver d'aprendre, el més ràpidament possible, com funcionen les coses allà. Les troballes científiques i l'esplèndid record que m'emporte de Japó són gràcies en gran part a la magnífica acollida, guia i supervisió de Robin J. Smith, qui em va acompanyar els primers dies

al museu del Llac Biwa fins que el vaig percebre com un espai de mi mateix. En un país al qual la nostra estatura compartida era un problema, la bicicleta que em deixà per al meu esbarjo personal i per a la recol·lecció de mostres fou una autèntica benedicció. Després vàrem compartir jornades de mostreig maratonianes, cerveses i també sopars on vaig descobrir l'hospitalitat japonesa de la seua parella, Kay, i el seu fill, Kosei. De Robin vaig aprendre molt, a més, en el plànol científic, i el temps que passí allà fou més que profitós a tots els nivells. Mark Grygier s'interessà a sovint pel progrés de la meua recerca, suggerint-me possibles vies per on conduir-la, i em va posar en contacte amb grups de ciència ciutadana a Kusatsu, el que fou una experiència única, a banda del valor de les mostres recol·lectades. De la meua estada a Japó recorde també amb gratitud la disposició i l'acollida a Kanazawa de Takahiro Kamiya, qui m'ensenyà qüestions d'ecologia, geografia, japonès útil i també d'àpats, que al país nipó són tot un camp d'estudi. Tinc un record excel·lent de tots i cadascun dels companys amb els qui vaig compartir espai a Kanazawa i Kusatsu, tot i que no sempre paraules, per aquelles coses de la barrera idiomàtica. Vaig poder conversar, i vaig gaudir-ne, amb Kazuhiro Sugahara, Yasushi Kusuoka i Taisuke Ohtsuka. El meu agraïment també als qui, fora del meu centre de treball, em feren més agradosa l'estada i molt més entretingut el descobriment de Kyoto: Corey, Tianna, Kanae, Futami, Hari i, molt especialment, i gràcies a una d'aquelles coincidències que pareixen extretes d'una pel·lícula, a Isabel.

A Sheffield, tot i que vaig quedar-m'hi menys temps, he d'agrair l'acolliment i consell dels meus companys de laboratori al Department of Animal and Plant Science, la comprensió i guia del meu supervisor, Roger Butlin, així com la infinita paciència d'Andy Krupa.

Amb una tesi que abraça tants grups taxonòmics i àrees de mostreig és quasi inevitable preguntar als qui més en saben. Estic en deute amb Antonio Sanz, per la seua companyia i bonhomia (tot i els dilluns post-futbol), i per haver estat el nostre guia a Vinaròs. Allà també ens ajudaren i descobriren localitats de mostreig, en un o altre moment, Sebastià Sanz, Manuel Serra, Ferran Royo, Vicente Sancho i la gent d'APNAL. Adrián Ponz m'acompanyà, un dia de ponent d'estiu, a mostrejar els inconeguts arrossars d'Alcañiz. Sense l'ajuda, els consells i el suport de Juan Rueda tot hauria estat, sens dubte, més difícil, i és que treballar colze a colze amb gent que en sap tant només pot millorar el resultat de la recerca. Pablo Vera em

facilità enormement el trànsit per les zones més desconegudes de l'Albufera, així com la recol·lecció de material. José Antonio Gil-Delgado va acompanyar-me en distintes ocasions, fent-me més fàcil i més entretingut el mostreig (i també la sobretaula), i li agraïsc també l'interès constant al llarg dels anys en el progrés d'aquesta tesi doctoral. Juan Monrós ha sigut una presència continuada aquestos anys, i sempre ha estat disposat a solucionar-me dubtes o tirar-me una mà a nivell científic o burocràtic. A Antonio Camacho li agraïsc profundament la seua ajuda i la col·laboració a l'inici de la tesi, que em resultaren essencials per a poder encetar la recerca i gaudir de la beca predoctoral.

Els treballs ací presentats no haurien estat possibles tampoc sense la gent que acceptà col·laborar amb mi, fins i tot sense haver-nos conegut prèviament. En aquest sentit, i a més d'alguna de les persones esmentades adés que també signen amb mi alguns treballs, sóc deutor de l'esforç i la participació als manuscrits i la recerca de José Poquet, Ivana Karanovic i Evgeny Shornikov. I tot i que no apareguen a l'autoria, també agraïsc les aportacions de Mr. Zhao, S. Mischke, P. Frenzel, Carmen Rojo, Peng Ping, Finn Viehberg, Sukonthip Savatentalinton, David Horne, Koen Martens, el personal de la Confederació Hidrogràfica del Xúquer i el Servei de Microscopia Electrònica de la Universitat de València. Així mateix, són innombrables els tràmits burocràtics de tot tipus que he hagut de realitzar en distints organismes, tant a Japó, com al Regne Unit o Espanya: gràcies a totes aquelles persones que em facilitaren la faena i m'indicaren com accelerar el curs de la paperassa.

El finançament dels treballs ha sigut divers, i tinc l'obligació de manifestar el meu agraïment amb l'Ajuntament de Vinaròs, per concedir-me la II Beca d'Investigació; a la Diputació de Teruel, per finançar l'estudi sobre Bezas i Rubiales; al Ministeri de Ciència i Innovació (ECOINVADER, CGL2008-01296/BOS); i per últim a la Universitat de València, perquè he gaudit durant quatre anys de la beca predoctoral V Segles.

Però fer ciència no és només tancar-se al laboratori i calçar-se les botes de camp: és també *contar* ciència. Crec fermament en el paper que tenim els implicats a la recerca en la divulgació científica, més enllà dels articles especialitzats que, no ens enganyem, arriben a un públic extremadament reduït. La societat mereix saber en què s'inverteixen els seus diners; no només al camp de la investigació, òbviament, però és ací on tenim la possibilitat de bastir ponts i explicar-nos millor.

Els ho agraiïsc profundament a aquells qui s'han interessat en un moment o altre pel meu treball –i és que també som treballadors, els científics. Recorde converses amb gent que quasi no coneixia i amb la qual m'he trobat explicant, en una terrassa a les dos de la matinada i davant un combinat, l'improbable viatge d'un crustaci minúscul des de Kyoto a València. També xerrades amb Pau, amb Neus, amb els amics que volien saber més enllà de la màscara sempre complexa i aparentment impenetrable de la tesi doctoral. He tingut la sort, a més, de poder fer divulgació científica pujat a un escenari (gràcies a César Gómez-Mora i tota la gent de l'IgniteVLC) o amb una cervesa a la mà (gràcies a Javier Barrio i l'ARP-SAPC per l'oportunitat de fer l'Escépticos en el Pub), amb un micròfon davant (gràcies a Amàlia Garrigós i a l'equip d'El Mural), però també al paper: gràcies a Rosella Antolí i l'Associació Cultural Macarella, a Anna Mateu i la Revista Mètode, a Voro Maroto i el diariocv.es, al Levante-EMV i als altres blogs, portals i periòdics als quals he tingut l'oportunitat de publicar qüestions sobre ciència o la meua recerca. He après molt i m'ha esperonat el debat a les xarxes socials, on he compartit frustracions amb altres investigadors i hem resolt dubtes que ens llevaven la son. A més, he descobert textos i reflexions meravelloses, i hem discutit sobre la substància de la ciència i del que fem els científics, el que obliga a un complex però necessari procés de repensar la pròpia recerca, els objectius, el perquè de tot plegat. Són centenars aquells als qui he llegit atentament, o amb els qui he compartit conversa física o virtual, però no puc evitar citar a Javier Salas i tota la gent de Materia, Antonio Martínez Ron, Maria Josep Picó, Maria Àngels Ull, Juan Ignacio Pérez, Xavier Durán, César Tomé, Carlos Romá, Manel Porcar, José Miguel Mulet, Aitor Ameztegui, José M. López Nicolás, Andrés Rodríguez, Eva Alloza i Fernando Sapiña (i tots els Pirates de la Ciència). També a l'univers cibernètic he de dir que vore'm reflectit als PhD Comics m'ha tret el somriure a sovint, i que l'humor vestit de *paper* de Randall Munroe (XKCD) ha estat més d'una vegada la pausa que necessitava.

Però allò més important continua essent el món 1.0, que en diuen ara. Presente el treball de molts anys, durant els quals Maria ha suportat en primera línia les frustracions, les malediccions, les nits amb la pantalla encesa, els estius saltejats de mostreigs (també com a ajudant de camp) i la distància de les estades. Sense ella res no pagaria la pena i tot, sens dubte, hauria estat infinitament més difícil.

I finalment, si he arribat fins ací és gràcies al suport incondicional, l'ajuda incessant i l'estima de mon pare i ma mare. Són ells els qui en primer lloc m'inculcaren l'amor per la ciència, per la descoberta, els qui m'han encoratjat amb més força quan em trobava front a un mur, quan les coses no eixien com pensava, quan el futur era boira en aquest trajecte incert. Al final, però, les coses han eixit bé, i estic i estaré sempre en deute amb uns pares que m'han ajudat a alçar-me cada vegada que m'he caigut.

Tinc molta sort. Gràcies a tots per l'aventura.

Resum

L'ecologia dels invertebrats d'aigües continentals pot abordar-se mitjançant distints enfocaments. En aquesta tesi, que presenta dos parts diferenciades, incidim inicialment en el paper que juga la interrelació de comunitats planctòniques i bentòniques amb el medi, que en comunitats soles (com moltes de les estudiades) es troben habitualment mesclades a la columna d'aigua. En un primer treball es va estudiar com varien estacionalment les comunitats d'invertebrats aquàtics de dos llacunes de muntanya properes (4,5 km) amb climatologia similar però distint hidroperíode (Llacuna de Bezas, semi-permanent i Llacuna de Rubiales, una bassa temporal, ambdues a Terol). A Bezas s'observà un canvi en la composició del zooplàncton, dominada en un primer moment per rotífers, i on després de la reducció del volum dominaven copèpodes i cladòcers bentònics. A la llacuna de Rubiales la successió ecològica és evident al llarg dels distints mostreigs, on s'hi veu un increment d'espècies bentòniques quan s'hi produeix un canvi a la terbolesa i un augment de la cobertura de macròfits. Un segon treball es focalitza en l'anàlisi de la metacomunitat d'invertebrats aquàtics a la comarca del Baix Maestrat, àrea que presenta un marcat gradient ambiental i una elevada heterogeneïtat de masses d'aigua. Les metacomunitats estudiades mostren una dominància dels efectes de nínxol (adaptacions a l'ambient) en tots els grups. Per contra, s'hi trobà una absència d'efectes espacials (constriccions dispersives) als grups dels copèpodes, rotífers i hemípters; que tanmateix sí afecten, encara que amb menor intensitat, a la resta de grups. A la segona part de la tesi, a la qual ens centrem als Ostracoda, abordarem primerament la presència d'aquest grup en rius d'alta qualitat ecològica. Es van mostrejar 90 punts distribuïts arreu de la Península Ibèrica, i a aquesta major escala geogràfica detectarem una significativa influència espacial sobre l'organització de la metacomunitat constituïda per les 41 espècies trobades; no gensmenys els efectes ambientals no eren negligibles, en particular els efectes de la química de l'aigua i la temperatura. Continuant estudiant els Ostracoda, però en masses d'aigua amb un fort component antròpic, vàrem analitzar la distribució d'espècies d'aquest grup a un conjunt d'embassaments gestionats per la Confederació Hidrogràfica del

Xúquer. L'estructura de les comunitats conformades per les 22 espècies trobades es diferencien significativament de les dels rius de la mateixa xarxa hidrogràfica. En particular, destaca la presència d'espècies exòtiques als embassaments (*Fabaeformiscandona subacuta*, *Candonocypris novaezelandiae*), els quals rarament apareixen als ambients lòtics de la xarxa. Per últim, decidírem investigar en detall la distribució d'una de les espècies exòtiques trobades en mostreigs previs: *F. subacuta*. Amb la presa de mostres de la probable localitat d'origen (Japó) i la consulta de bibliografia i de mostres d'altres col·leccions d'arreu del món, es va poder aclarir la sinonímia amb *Fabaeformiscandona japonica* i assignar cites dubtoses, algunes de les quals corresponien erròniament a *F. holzkampfi*. A més, en base a les nostres dades poguérem concloure que aquesta és una espècie que, tot i no trobar-se en altes densitats, prefereix ambients antropitzats i tolera les pertorbacions ecològiques.

Resumen

La ecología de los invertebrados de aguas continentales puede abordarse mediante distintos enfoques. En esta tesis, que presenta dos partes diferenciadas, incidimos inicialmente en el papel que juega la interrelación de comunidades planctónicas y bentónicas con el medio, que en comunidades someras (como muchas de las estudiadas) se encuentran mezcladas en la columna de agua. En un primer trabajo se estudió cómo varían estacionalmente las comunidades de invertebrados acuáticos de dos lagunas de montaña cercanas (4,5 km), con similar climatología pero distinto hidropereodo (Laguna de Bezas, semi-permanente, y Laguna de Rubiales, una charca temporal, ambas en la provincia de Teruel). En Bezas se observó un cambio en la composición del zooplancton, dominada en un primer momento por rotíferos, y donde después de la reducción de volumen dominaban copépodos y cladóceros bentónicos. En la laguna de Rubiales la sucesión ecológica es evidente a lo largo de distintos muestreos, en los cuales se ve un incremento de especies bentónicas cuando se produce un cambio en la turbidez y un aumento en la cobertura de macrófitos. Un segundo trabajo se focaliza en el análisis de la metacomunidad de invertebrados acuáticos en la comarca de El Baix Maestrat, área que presenta un marcado gradiente ambiental y una elevada heterogeneidad de masas de agua. Las metacomunidades estudiadas muestran una dominancia de los efectos de nicho (adaptaciones al ambiente) en todos los grupos. Por contra, se encontró una ausencia de efectos espaciales (debidos a constricciones dispersivas) en los grupos de copépodos, rotíferos y hemípteros; que sin embargo sí afectaron, aunque con menor intensidad, al resto de grupos. En la segunda parte de la tesis, donde nos centramos en los Ostracoda, abordamos el estudio de este grupo en ríos de alta calidad ecológica. Se muestrearon 90 puntos distribuidos por toda la Península Ibérica, y a esta mayor escala geográfica detectamos una influencia espacial, que resultó ser estadísticamente significativa, sobre la organización de la metacomunidad constituida por las 41 especies encontradas; sin embargo, los efectos ambientales no eran despreciables, en particular los de la química del agua y la temperatura. Continuando con el estudio de los Ostracoda, pero en masas de agua con un fuerte componente antrópico, analizamos la distribución de especies

de este grupo en algunos embalses de la Confederación Hidrográfica del Júcar. La estructura de las comunidades de ostrácodos, conformadas por las 22 especies encontradas, se diferencian significativamente de los ríos de la misma red hidrográfica. En particular, destaca la presencia de especies exóticas en los embalses (*Fabaeformiscandona subacuta*, *Candonocypris novaezelandiae*), las cuales raramente aparecen en los ambientes lóticos de la red. Por último, decidimos investigar en detalle la distribución de una de las especies exóticas encontradas en muestreos previos: *F. subacuta*. Con la toma de muestras de la probable área de origen (Japón) y la consulta de bibliografía y de muestras de otras colecciones de todo del mundo, se pudo clarificar la sinonimia con *Fabaeformiscandona japonica* y asignar citas dudosas, algunas de las cuales correspondían erróneamente a *F. holzkampfi*. Además, en base a nuestros datos pudimos concluir que esta es una especie que, a pesar de no encontrarse en altas densidades, prefiere ambientes antropizados y tolera las perturbaciones ecológicas.

Abstract

The ecology of freshwater invertebrates can be dealt with under different scopes. The works presented in this thesis are structured in two different parts. We firstly focus on the interrelationship between the environment and planktonic and benthonic communities which, in shallow water systems (like many of the ones studied here), are usually mixed. In the first work, we studied the seasonal variation of invertebrate aquatic communities of two close mountain ponds (4.5 km apart) with similar climatic conditions but different hydroperiod (Laguna de Bezas, semi-permanent, and Laguna de Rubiales, a temporary pond, both in the Teruel province). In Bezas, a marked shift in the zooplankton structure was observed, firstly dominated by rotifers and then, after a volume reduction, by copepods and benthic cladocerans. In Rubiales, ecological succession is notorious through the sampling campaigns, where a noticeable increment of benthic species is observed when the pond experiments a turbidity shift and an increase of macrophyte coverage. A second chapter focus on the metacommunity analysis of aquatic invertebrates in the Baix Maestrat region, an area that shows a marked environmental gradient and a wide heterogeneity of waterbodies. Studied metacommunities show a dominance of niche effects (environmental adaptations) in all the groups. On the other hand, an absence of spatial effects (due to dispersive constrictions) was found in copepods, rotifers and hemipterans; a factor which nevertheless affected, although with less intensity, to the other groups. In the second part of this thesis, we focused on Ostracoda, and firstly dealt with those species present in streams of high ecological quality. Ninety sites were seasonally sampled in the Iberian Peninsula, and at this larger geographical scale we detected a significant spatial influence on the organization of the metacommunity, constituted by 41 species. However, the environmental effects were not negligible, in particular those related to water chemistry and temperature. In another work on Ostracoda, but now in human-managed water systems, we analyzed species distribution in reservoirs from the Xúquer River Basin Hydrological Administration. Communities' structures (22 species found) differ significantly from those of rivers from the same basin. We must note the presence of exotic

species in the reservoirs (*Fabaeformiscandona subacuta*, *Candonocypris novaezelandiae*), which are seldom found in lotic systems. Finally, we decided to study in detail the distribution of one of the exotic species found in previous samplings: *F. subacuta*. By sampling the probable area of origin (Japan), and carrying out an exhaustive bibliographical review, together with the analysis of further samples from collections from around the world, we could clarify the synonymy with *Fabaeformiscandona japonica* and assign a number of doubtful identifications, some of which corresponded to *F. holzkampfi*. In addition, and from the data obtained, we could conclude that this is a species that, although not usually found at high densities, prefers human-impacted environments, and shows tolerance to ecological disturbances of the ecosystem.

Índex

Agraïments	11
Resum	17
Resumen	19
Abstract	21
Índex	23
Introducció	25
Limnologia d'invertebrats del zooplàncton i zoobentos.....	25
L'enfocament de les metacomunitats aquàtiques.....	28
Les invasions a les aigües continentals.....	30
Referències.....	31
Objectius	39
Objectius específics	39
Organització de la Tesi	41
CAPÍTOL 1: Microcrustacean and rotiferan communities of two close Mediterranean mountain ponds, Lagunas de Bezas and Rubiales (Spain)	45
CAPÍTOL 2: Main factors driving freshwater invertebrate metacommunity structure in a Mediterranean landscape	47
CAPÍTOL 3: Effects of environmental and spatial variables on lotic ostracod metacommunity structure in the Iberian Peninsula	48
CAPÍTOL 4: Artificial dam lakes as suitable habitats for exotic invertebrates: Ostracoda ecology and distribution in reservoirs of the Eastern Iberian Peninsula	49
CAPÍTOL 5: Global distribution of <i>Fabaeformiscandona subacuta</i> : an exotic invasive Ostracoda on the Iberian Peninsula?	62
Resum ampliat	63
Referències.....	73
Discussió global i perspectives	75
Factors estructuradors de les comunitats d'invertebrats aquàtics.....	75
Metacomunitats d'invertebrats aquàtics: comparació d'efectes espacials i ambientals.....	75
Ecologia d'Ostracoda: les espècies exòtiques	78
Referències.....	80
Conclusions	85
Conclusions [Eng]	89

Introducció

Limnologia d'invertebrats del zooplàncton i zoobentos

La distribució heterogènia a l'espai dels organismes aquàtics continentals s'ha vist tradicionalment estudiada en relació a les adaptacions dels organismes als diferents tipus d'ambients en què s'hi troben, és a dir, segons es seu nínxol ecològic. D'aquesta manera, tant organismes planctònics com bentònics, ja siga d'ambients lòtics o lèntics, es veuen afectats per variables abiòtiques que afecten a la seua fisiologia i cicle vital, tals com l'hidroperíode, la concentració de sals, la temperatura, l'oxigen dissolt o el pH, a més de d'altres variables com la concentració de nutrients o els efectes biòtics (Hynes 1970, Margalef 1983, Mitsch i Gosselink 1993, Horne i Goldman 1994, Allan 1995, Wetzel 2001, Kalff 2002, Scheffer, 2004, Williams 2006, Lampert i Sommer 2007).

En ecologia d'invertebrats aquàtics, més encara si considerem sistemes somers, resulta essencial considerar l'hidroperíode de la massa d'aigua, el qual obliga als organismes a disposar d'adaptacions evolutives per tal de fer front a la temporalitat, bé mitjançant alguna fase diapàusica (ous normalment), bé passant part del cicle de vida a l'ambient terrestre (Williams 2006, Alekseev et al. 2007). Açò és especialment rellevant en les zones amb marcada estacionalitat pluviomètrica, com pot ser l'àrea mediterrània, on autors com ara Boix et al. (2008), Waterkeyn et al. (2008), Florencio et al. (2009) o Antón-Pardo i Armengol (2012, 2014) troben una forta influència de la salinitat i de la temporalitat tant en microinvertebrats com en macroinvertebrats, en distints tipus d'hàbitats. La temperatura també afecta tots els processos biològics i té gran importància quan s'estudien les variacions temporals i verticals (en sistemes profunds) dels organismes (Mikschi 1989). Altres autors, treballant amb grups particulars d'invertebrats aquàtics, també troben una influència directa de la concentració i composició química de l'aigua sobre la distribució d'espècies de crustacis (Alonso 1998, Boronat et al. 2001, Waterkeyn et al. 2010, Mesquita-Joanes et al. 2012) o rotífers (Miracle et al. 1987, Miracle i Serra 1989). Tot i la predominança d'aquests factors essencials, cal remarcar que també existeixen altres components que exerceixen una influència clau a l'estructura de les comunitats

d'invertebrats. En especial s'ha d'esmentar l'oxigen dissolt a l'aigua, que afecta la diversitat, distribució i abundància de les espècies. Els seus efectes s'observen principalment en aquells ambients profunds (Miracle i Armengol 1995) o amb un grau elevat d'eutròfia, el que condueix a la presència de grups tolerants com quironòmids i altres especialistes (Mikschi 1989, Prat et al. 1992, Riera et al. 1992, Thorp i Rogers 2010).

Nogensmenys, les interaccions biòtiques juguen també un paper important en determinats escenaris i hàbitats, als quals pot erigir-se com un dels principals factors que afecten la composició de la comunitat d'invertebrats (Brooks i Dodson 1965, Yang et al. 2005), fins i tot als ambients temporals sense peixos (Hampton i Gilbert 2000, Brendonck et al. 2002), que tradicionalment s'havien considerat que tenien una baixa pressió de predació (Wellborn et al. 1996).

Els organismes estudiats als treballs recollits en aquesta tesi, que es solen separar en grups ecològics pertanyents al zooplàncton o bé al zoobentos, no apareixen de forma segmentada als ecosistemes, sinó interrelacionada, tot i que a la literatura prèvia són escassos els estudis que els integren i els determinen amb el mateix grau d'exactitud taxonòmica diferents grups de microinvertebrats com rotífers, copèpodes, cladòcers i ostracodes (Antón-Pardo i Armengol 2014); però també els diversos macroinvertebrats conviuen als sistemes aquàtics, per bé que cada grup (o les diferents espècies, ja que dins dels grups hi ha notables diferències entre elles) es trobe més lligat a un microhàbitat en particular. L'estudi d'un conjunt de masses d'aigua amb una elevada heterogeneïtat, com l'escomès al treball actual, implica la presa de mostres d'ambients de poca profunditat (rius mediterranis, marjal, basses o arrossars). En aquests ecosistemes aquàtics la columna d'aigua és poc profunda i la separació entre el bentos i el plàncton és habitualment difusa (Moss 2010).

Dins del que és considera zooplàncton (Margalef 1983, Horne and Goldman 1994, Wetzel 2001, Kalff 2002) destaquen quatre grups: els protozous (encara que aquests per la seua petita grandària i característiques solen estudiar-se de forma separada, o fins i tot conjunta amb el fitoplàncton), els rotífers i dos grups de crustacis, cladòcers i copèpodes. Els rotífers, els organismes de menor grandària estudiats, constitueixen un grup divers de metazous de vida curta (de l'ordre de setmanes), que cobreixen el buit de xicotets filtradors als ecosistemes d'aigua dolça (Margalef 1983). Encara que molts es troben associats a la zona

litoral, són considerats animals majoritàriament planctònics, i la seua ecologia està estretament relacionada amb les característiques ambientals de l'aigua on hi viuen. També són molt sensibles a les interaccions amb altres grups (Nogrady et al. 1993), particularment a la depredació per copèpodes (Brandl 2005) i a la competència amb altres filtradors com els cladòcers (Burns i Gilbert 1986). Els microcrustacis, cladòcers i copèpodes, tenen cicles de vida més llargs (de l'ordre de mesos) i adults de mida de l'ordre de mil·límetres. Els cladòcers s'engloben dins dels branquiòpodes, incloent-hi taxons típicament planctònics (com els dàfnids) però també de caràcter més bentònic (com els quidòrids), que presenten importància clau a les zones litorals, o fins i tot associats amb la vegetació submergida quan hi és present (Alonso 1996, Dumont i Negrea 2002). Els copèpodes són uns crustacis planctònics presents a la immensa majoria de les masses d'aigua continentals, i així com els altres dos grups són quasi exclusius d'aquests sistemes, els copèpodes són molt freqüents al mar, on es troben molt diversificats. Als ecosistemes continentals s'hi troben majoritàriament tres tipus de copèpodes de vida lliure: calaniformes, ciclopiformes i harpactiformes (Dussart i Defaye 2001), essent els dos primers de caràcter més planctònic i l'últim més bentònic. A grans trets podem dir que els rotífers predominen en sistemes eutròfics i amb peixos, mentre que els cladòcers ho fan en sistemes oligotròfics i sense peixos; a més a més, els copèpodes i rotífers són també predominants en sistemes salobres (Conde-Porcuna et al. 2004).

El cas dels Ostracoda

Els Ostracoda són crustacis amplament distribuïts arreu de virtualment tots els ecosistemes aquàtics coneguts, des de les fosses oceàniques fins cavitats als troncs dels arbres, gràcies a la seua plasticitat ecològica basada en la tolerància a les constriccions ambientals, i l'adaptació a diferents tipus d'alimentació i reproducció (Rodríguez-Lázaro i Ruiz-Muñoz 2012). Tot i això, tradicionalment la seua ecologia ha estat menys estudiada que la d'altres grups de crustacis d'aigües continentals, com ara cladòcers i copèpodes, degut principalment a que els ostracodes no s'hi troben normalment al plàncton, que ha focalitzat la majoria d'estudis limnològics. Aquest fet i algunes particularitats ecològiques els fan mereixedors d'un estudi més detallat, i és per això que alguns dels treballs

presentats en aquesta tesi se centren en aquest grup taxonòmic. S'hi troben als ambients bentònics i intersticials de gairebé qualsevol tipus d'ecosistema aquàtic, i poden esdevenir excel·lents indicadors de condicions ambientals prèvies (Meisch 2000, Mezquita et al. 2005). Alhora, la seua closca bivalva de carbonat de calci fa que puguen proporcionar restes biològiques, les quals ens poden indicar la seua presència prèvia i ser testimonis dels canvis que han sofert les zones humides (Poquet et al. 2008), també considerats un *proxy* molt apreciat a l'hora d'abordar el canvi climàtic, i un indicador molt utilitzat per tal de parlar de paleoambients, paleoclima i biostratigrafia (Rodríguez-Lázaro i Ruiz-Muñoz, 2012).

La seua forta dependència de la composició química de l'aigua (Forester 1983, Smith 1993, Mesquita-Joanes et al. 2012) és també un dels trets característics que els fa especialment rellevant a l'hora d'estudiar la seua presència en relació a determinades variables inherents a la composició de l'aigua. Cal destacar que algunes de les espècies d'aigües continentals produeixen ous durables capaços de suportar no només la dessecació sinó també una gran varietat i intensitat d'efectes nocius (Vandekerkhove et al. 2013), el que també els facilita la dispersió passiva per vent (Vanschoenwinkel et al. 2009), aus (Figuerola i Green, 2002, Frisch et al. 2007) i altres vectors, com transport, trànsit humà o d'altres mamífers (Vanschoenwinkel et al. 2008, Waterkeyn et al. 2010, Valls et al. 2014).

Per tots aquests motius, i perquè encara existeix un cert grau de desconeixement de la diversitat d'aquest grup taxonòmic a l'àmbit ibèric, hem cregut interessant, tot i les dificultats associades als mostreigs i identificació, focalitzar part de la recerca d'aquests treballs als Ostracoda.

L'enfocament de les metacomunitats aquàtiques

Estudiar la distribució de les espècies escollides sota la llum de la teoria de metacomunitats (Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005) pot resultar útil i entenedor. Tot i que la literatura fa especial èmfasi a la importància de les variables ambientals a l'hora de determinar la presència de les espècies d'invertebrats aquàtics (Cottenie i De Meester 2003, Dejenie et al. 2012), en els últims anys aquest nou enfocament ha permès separar de forma més clara quin és el paper de l'espai i de l'ambient a l'hora d'organitzar les comunitats. És especialment interessant tractar els invertebrats d'aigües continentals des

d'aquesta perspectiva, donada la variabilitat que presenten pel que fa a les grandàries corporals (Quintana et al. 2006, 2015), les respostes a l'ambient i els seus modes de dispersió, el que té una influència cabdal a l'hora de determinar les possibles barreres ambientals o espacials (De Bie et al. 2012).

L'estudi empíric d'aquestes qüestions pot ajudar a millorar els models ecològics que tracten sobre la distribució d'organismes. Segons Leibold et al. (2004) es poden distingir quatre tipus distints de metacomunitats: el model de dinàmica de fragments (*patch-dynamics*), el d'ordenament d'espècies (*species-sorting*), el d'efectes de massa (*mass-effects*) i el model neutre. Alguns intents de classificar seguint aquest paradigma les metacomunitats reals d'ambients aquàtics, com el de Cottenie (2005), conclouen que poden adscriure's bàsicament a l'ordenament d'espècies de forma única o en combinació amb els efectes de massa. Tot i això, alguns autors proposen que resulta probablement més esclareidor centrar-se als efectes de nínxol i espai que no tractar d'encabir les metacomunitats estudiades als quatre tipus descrits per Leibold et al. (2004) (Winegarder et al. 2012, Heino et al. 2015). Resulta també clau esbrinar si la influència de l'ambient i de l'espai és anàloga a aquells ambients connectats (com rius) o isolats (com basses o llacunes endorreiques) o pren més força un o altre efecte. Grönroos et al. (2013) trobaren que els efectes ambientals jugaven un paper principal en l'organització de les metacomunitats d'una xarxa fluvial, en comparació amb sistemes aïllats. En una revisió recent, Heino et al. (2015) plantegen, entre altres coses, que l'*species-sorting* preval als ecosistemes aquàtics, però que el nivell amb el qual les limitacions dispersives interactuen amb les constriccions ambientals varia, i que alguns sistemes, com ara sistemes costaners marins i rius de primer ordre poden estar afectats de forma més clara pels *mass-effects*, contràriament a basses i llacs aïllats, on les limitacions en les capacitats dispersives i les barreres juguen un paper important.

El coneixement actual sobre les metacomunitats aquàtiques es troba en ràpida expansió, i és el nostre objectiu contribuir amb distints treballs a la millora del coneixement sobre la influència de l'ambient i l'espai a distints ambients i en diversos grups taxonòmics.

Les invasions a les aigües continentals

Les invasions biològiques són considerades una de les causes primàries de pèrdua de biodiversitat (Clavero i García-Berthou 2005), de forma conjunta amb altres com la degradació de l'hàbitat o el canvi climàtic. El processos invasius han estat estudiats tradicionalment lligats als hàbitats terrestres, mentre que aquells que es produeixen als sistemes aquàtics continentals han rebut una menor atenció (Beisel 2001), si exceptuem els casos d'espècies la introducció de les quals haja causat un fort impacte econòmic, com és el cas, entre altres, de la clòtxina zebra *Dreissena polymorpha* (Durán et al 2012) o el caragol poma *Pomacea canaliculata* (Gherardi 2007).

Tanmateix, els ecosistemes d'aigües continentals són molt vulnerables a les invasions per una sèrie de raons, entre les quals s'hi troba la connexió (esporàdica o permanent) amb altres masses d'aigua (Jazdzewski i Konopacka 2000, van der Velde et al. 2000) o la introducció deliberada per part de l'ésser humà –especialment, en el context ibèric, al cas dels embassaments (Elvira 1995)-, així com l'elevat grau d'endemismes susceptibles als efectes de la invasió. Poc a poc el volum de recerca i coneixement sobre aquests processos invasius està augmentant, ressaltant la importància d'entendre les condicions ambientals sota les quals les espècies no nadiues estableixen poblacions als nous hàbitats (Früh et al. 2012), i s'hi comença a focalitzar una part important de la recerca sobre invasions biològiques (Gherardi 2007, Oscoz et al. 2009). Alguns casos ben coneguts són el del carranc americà (*Procambarus clarkii*) (Gherardi 2006), introduït pels humans a la Península Ibèrica als anys 70 i amb efectes molt negatius sobre ecosistemes, altres espècies de carrancs (*Austropotamobius pallipes*) i cultius com l'arròs (Geiger et al. 2005). Són remarcables els casos d'introduccions d'organismes aquàtics als Grans Llacs de Nordamèrica (Mills et al. 1994). Altres invertebrats aquàtics invasors també han sigut detectats els últims anys, tot i el seu nul impacte econòmic i una afectació molt limitada dels ecosistemes que han colonitzat, com el conegut cas del cladòcer *Daphnia lumholtzi* a Nordamèrica (Havel i Hebert 1993) o el del quidòrid *Pleuroxus denticulatus* al Danubi (Hudec i Illyová 1998).

Al cas particular dels Ostracoda, la seua presència és rarament inclosa als estudis i revisions amplis sobre espècies exòtiques (vore Holdich i Pöckl 2007), tot

i que a la Península Ibèrica alguns treballs han trobat una presència significativa d'espècies no nadiues, especialment en cursos de rius fortament antropitzats, com l'Ebre (Forés et al. 1986), o en cultius (com arrossars) (Mckenzie i Moroni 1986, Baltanás 1992, Forés i Comín 1992, Baltanás et al. 1996, García-Berthou et al. 2007). El coneixement general del que disposem sobre la matèria és doncs limitat, i és per això que és necessari ampliar-lo per tal de comprendre millor les dinàmiques de dispersió-colonització al cas dels Ostracoda.

Referències

- Alekseev VR, de Stasio BT, Gilbert JJ. 2007. Diapause in aquatic invertebrates theory and human use. Springer, Dordrecht.
- Allan JD. 1995. Stream Ecology. Structure and function of running waters. Chapman & Hall, New York.
- Alonso M. 1996. Fauna Ibérica. Vol. 7. Crustacea. Branquiopoda. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Alonso, M. 1998. Las lagunas de la España peninsular. *Limnetica* 15: 1-176
- Antón-Pardo M, Armengol X. 2012. Effects of salinity and water temporality on zooplankton community in coastal Mediterranean ponds. *Estuar Coast Mar Sci* 114: 93-99
- Antón-Pardo M, Armengol X. 2014. Aquatic invertebrate assemblages in ponds from coastal Mediterranean wetlands. *Ann Limnol-Int J Lim* 50: 217-230
- Baltanás A. 1992. A contribution to the knowledge of cypridid ostracode fauna (Crustacea, Ostracoda, Cyprididae) on the Iberian peninsula, and a comparison with adjacent areas. *Archiv für Hydrobiologie /Suppl.* 90 (3): 419-452
- Baltanás A, Beroiz B, López A. 1996. Lista faunística y Bibliográfica de los ostrácodos no marinos (Crustacea, Ostracoda) de la Península Ibérica, Islas Baleares e Islas Canarias. Listas de la Flora y Fauna de las Aguas Continentales de la Península Ibérica. Nº 12. Asociación Española de Limnología, Madrid.

- Beisel JN. 2001. The elusive model of a biological invasion process: time to take differences among aquatic and terrestrial ecosystems into account? *Ethol Ecol Evol* 13: 193-195
- Boix D, Gascón S, Sala J, Badosa A, Brucet S, López-Flores R, Martinoy M, Gifré J, Quintana XD. 2008. Patterns of composition and species richness of crustaceans and aquatic insects along environmental gradients in Mediterranean water bodies. *Hydrobiologia*, 597: 53-69
- Boronat L, Miracle MR, Armengol X. 2001. Cladoceran assemblages in a mineralization gradient. *Hydrobiologia* 442: 75-88
- Brandl Z. 2005. Freshwater Copepods and Rotifers: Predators and their Prey. *Hydrobiologia* 546(1): 475-489
- Brendonck L, Michels E, De Meester L, Riddoch B. 2002. Temporary pools are not 'enemy-free'. *Hydrobiologia* 486:147-159
- Brooks JL, Dodson SI, 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150:2-35
- Burns CW, Gilbert JJ. 1986. Effects of daphnid size and density on interference between *Daphnia* and *Keratella cochlearis*. *Limnol Oceanogr* 31(4): 848-858
- Clavero M, García-Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol Evol* 20:3 110-110
- Conde-Porcuna JM, Ramos-Rodríguez R, Morales-Baquero R. 2004. El zooplancton como integrante de la estructura trófica de los sistemas acuáticos lénticos. *Ecosistemas* 13(2): 23-29
- Cottenie K. 2005 Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett* 8(11): 1175-1182
- Cottenie K, De Meester L. 2003. Connectivity and cladoceran species richness in a metacommunity of shallow lakes. *Freshw Biol* 48: 823-832
- De Bie T, De Meester L, Brendonck L, Martens K, Goddeeris B, Ercken D, Hampel H, Denys L, Vanhecke L, Van der Gucht K, Van Wichelen J, Vyverman W, Declerck SA. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecol Lett* 15(7): 740-747
- Dejenie T, Declerck SAJ, Asmelash T, Risch S, Mergeay J, De Bie T, De Meester L. 2012. Cladoceran community composition in tropical semi-arid highland reservoirs in Tigray (Northern Ethiopia): a metacommunity perspective applied to young reservoirs. *Limnologia* 42: 137-143

- Dumont HJ, Negrea SV. 2002. Branchiopoda. SBP Academic Publisher The Hague. Netherlands. En: Guides for the identification of the microinvertebrates of continental waters of the world. H. Dumont (ed.). SBP Academic Publishers, Dordrecht.
- Durán C, Lanao M, Pérez LP, Chica C, Anadón A, Touya V. 2012. Estimación de los costes de la invasión del mejillón cebra en la cuenca del Ebro (periodo 2005–2009). *Limnetica* 31(2): 213–230
- Dussart BH, Defaye D. 2001. Introduction to the Copepoda. En: Dumont HJ (ed.), Guides to the identification of the macroinvertebrates of the continental Waters of the World. 16. Backhuys, Leiden.
- Elvira B. 1995. Native and exotic freshwater fishes in Spanish basins. *Freshw Biol* 33:103–108
- Figuerola J, Green AJ. 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biol* 47: 483–494
- Florencio M, Serrano L, Gómez-Rodríguez C, Millán A, Díaz-Paniagua C. 2009. Inter and intraannual variations of macroinvertebrate assemblages are related to the hydroperiod in Mediterranean temporary ponds. *Hydrobiologia*, 634, 167–183.
- Forés E, Menéndez M, Comín FA. 1986. Contribución al conocimiento de crustáceos y rotíferos del Delta del Ebro. *Misc. Zool.* 10: 105–111
- Forés E, Comín FA. 1992. Ricefields, a limnological perspective. *Limnetica* 8: 101–109
- Forester RM. 1983. Relationship of two lacustrine ostracode species to solute composition and salinity: Implications for paleohydrochemistry. *Geology* 11:435–438
- Frisch D, Green AJ, Figuerola J. 2007. High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds *Aquat Sci* 69 (4): 568–574
- Früh D, Stoll S, Haase P. 2012. Physicochemical and morphological degradation of stream and river habitats increases invasion risk. *Biol Invasions* 14: 2243–2253
- García-Berthou E, Boix D, Clavero M. 2007. Non-indigenous animal species naturalized in Iberian inland waters. En: Gherardi F. (ed.), *Biological*

- invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats, Springer, Dordrecht, 123–140
- Geiger W, Alcorlo P, Baltanás A, Montes C. 2005. Impacts of an introduced Crustacean on the trophic webs of Mediterranean wetlands. *Biol Invasions* 7: 49-73
- Gherardi F, 2006. Crayfish invading Europe: the case study of *Procambarus clarkii*. *Mar Fresh Behav Phy* 39(3): 175–191
- Gherardi F, 2007. Biological invasions in inland waters: an overview. En: Gherardi F. (ed.), *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution and threats*, Springer, Dordrecht, 3–26
- Grönroos M, Heino J, Siqueira T, Landeiro TV, Kotanen J, Bini LM. 2013. Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecol Evol* 3:4473-4487
- Hampton SE, Gilbert JJ. 2000. Direct and indirect effects of juvenile *Buenoa macrotibialis* (Hemiptera: Notonectidae) on the zooplankton of a shallow pond. *Limnol Oceanogr* 45: 1006-1012
- Havel JE, Hebert PDN. 1993. *Daphnia lumholtzi* in North America: Another exotic zooplankter. *Limnol Oceanogr* 38: 1823–1827
- Heino J, Melo AS, Siqueira T, Soininen J, Valanko S, Bini LM. 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwat Biol* 60: 845-869
- Holdich DM, Pöckl M. 2007. Invasive crustaceans in European inland waters. En: Gherardi F (ed.). *Freshwater bioinvaders: profiles, distribution, and threats*. Dordrecht: Springer. p. 29-75.
- Holyoak M, Leibold MA, Mouquet NM, Holt RD, Hoopes MF. 2005. Metacommunities: A framework for large-scale community ecology. In: Holyoak M, Leibold MA, Holt RD, editors. *Metacommunities: Spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 1-31
- Horne AJ, Goldman CR. 1994. *Limnology*. McGraw-Hill, New York
- Hudec I, Illyova M. 1998. *Pleuroxus denticulatus* (Crustacea: Anomopoda: Chydoridae): a new invader in the Danube Basin. *Hydrobiologia* 368, 65–73
- Hynes HBN. 1970. *The Ecology of Running Waters*. University of Toronto Press, Toronto.

- Jazdzewski K, Konopacka A. 2000. Immigration history and present distribution of alien crustaceans in Polish waters. Pages 55–64 in von Vaupel Klein JC, Schram FR (eds). The biodiversity crisis and Crustacea. A. A. Balkema, Rotterdam, The Netherlands, p 55-64
- Kalff J. 2002. Limnology. Inland water ecosystems. Prentice Hall, NJ.
- Lampert W, Sommer U. 2007. Limnoecology: the ecology of lakes and ponds. Oxford University Press, New York.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes M, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7(7): 601-613.
- Margalef R. 1983. Limnología, Omega, Barcelona.
- McKenzie KG, Moroni A. 1986. Man as an agent of Crustacean passive dispersal via useful plants – exemplified by Ostracoda “*ospiti esteri*” of the Italian ricefields ecosystem - and implications. *J Crustacean Biol* 6(2): 181-198
- Meisch C. 2000. Freshwater Ostracoda of Western and Central Europe. Spektrum Akademischer Verlag GmbH, Heidelberg, Berlin.
- Mesquita-Joanes F, Smith AJ, Viehberg F. 2012. The ecology of Ostracoda across levels of biological organisation from individual to ecosystem: a review of recent developments and future potential. En: Horne DJ, Holmes JA, Rodríguez-Lázaro J, Viehberg F (eds.). Ostracoda as proxies for Quaternary climate change. *Developments in Quaternary Science Series*, 17. Elsevier, Amsterdam, p 15-35
- Mezquita F, Roca JR, Reed JM, Wansard G. 2005. Quantifying species-environment relationships in non-marine Ostracoda for ecological and palaeoecological studies: Examples using Iberian data. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol* 225: 93-117
- Mikschi E. 1989. Rotifer distribution in relation to temperature and oxygen content. *Hydrobiologia* 186/187: 209-214
- Mills EL, Leach JH, Carlton JT, Secor CL. 1994. Exotic species and the integrity of the Great Lakes. *BioScience* 44(10): 666-676
- Miracle MR, Serra M, Vicente E, Blanco C. 1987. Distribution of *Brachionus* species in Spanish Mediterranean wetlands. *Hydrobiologia* 147: 75-81

- Miracle MR, Armengol X. 1995. Populations dynamics of oxiclinal species in lake Arcas-2. *Hydrobiologia* 313/314: 291-301
- Miracle MR, Serra M. 1989. Salinity and temperature influence in rotifer life history characteristics. *Hydrobiologia* 186/187: 81-102
- Mitsch WJ, Gosselink JG .1993. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold, New York
- Moss BR. 2010. *Ecology of fresh waters*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester
- Nogrady T, Wallace RI, Snell TW. 1993. *Rotifera Vol. 1. Biology, ecology and systematics*. SBP Academic Publisher bv. The Hague. Netherlands. En: *Guides for the Identification of the microinvertebrates of continental waters of the World*. H. Dumont (ed.). SBP Academic Publishers, Dordrecht.
- Oscoz J, Tomás P, Durán C. 2010 Review and new records of non-indigenous freshwater invertebrates in the Ebro River basin (Northeast Spain). *Aquat Invasions* 5(3): 263-284
- Poquet JM, Mezquita F, Rueda J, Miracle MR. 2008 Loss of Ostracoda biodiversity in Western Mediterranean wetlands *Aquat Conserv: mar freshw ecos* 18: 280–296
- Prat N, Real M, Rieradevall M. 1992. Benthos of Spanish lakes and reservoirs. *Limnetica* 8:221-229
- Quintana XD, Arim M, Badosa A, Blanco JM, Boix D, Brucet S, Compte J, Egozcue JJ, de Eyto E, Gaedke U, Gascón S, Gil de Solá L, Irvine K, Jeppesen E, Lauridsen TL, López-Flores R, Mehner T, Romo S, Søndergaard M. 2015. Predation and competition effects on the size diversity of aquatic communities. *Aq Sci* 77: 45-57
- Quintana XD, Boix D, Badosa A, Brucet S, Compte J, Gascón S, López-Flores R, Sala J, Moreno-Amich R. 2006. Community structure in Mediterranean shallow lentic ecosystems: size-based vs. taxon-based approaches. *Limnetica* 25(1-2): 303-320
- Riera JL, Jaume D, de Manuel J, Morgui JA, Armengol J. 1992. Patterns of variation in the limnology of Spanish reservoirs: a regional study. *Limnetica* 8: 111-123
- Rodríguez-Lázaro J, Ruiz-Muñoz R, 2012 General introduction to ostracods: morphology, distribution, fossil record, applications. En: Horne DJ, Holmes JA, Rodríguez-Lázaro J, Viehberg F (eds.). *Ostracoda as proxies for*

- Quaternary climate change. Developments in Quaternary Science Series, 17. Elsevier, Amsterdam p 1-14
- Scheffer M, 2004. Ecology of shallow lakes. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Smith AJ. 1993. Lacustrine ostracodes as hydrochemical indicators in lakes of the north-central United States. *J Paleolimn* 8(2): 121-134
- Thorp JH, Rogers DC. 2010. Field guide to freshwater invertebrates of North America. Elsevier
- Valls L, Mestre A, Gil-Delgado JA, Mesquita-Joanes F. 2014. The shoemaker's son always goes barefoot: intercontinental dispersal of Ostracoda (Crustacea) by scientists attending an IBS excursion. *Fr Biogeogr* 6(2): 89-91
- Vandekerkhove J, Martens K, Rossetti G, Mesquita-Joanes F, Namiotko T. 2013. Extreme tolerance of sexual and parthenogenetic resting eggs of *Eucypris virens* (Crustacea, Ostracoda). *Freshw Biol* 58: 237-247
- Van der Velde G, Rajagopol S, Kelleher B, Muskó IB, de Vaate AB. 2000. Ecological impact of crustacean invaders: General considerations and examples from the Rhine River. En: Klein VV, Schram FR (eds). The biodiversity crisis and Crustacea. A. A. Balkema, The Netherlands. p 3-33
- Vanschoenwinkel B, Waterkeyn A, Vandecaetsbeek T, Pineau O, Grillas P, Brendonck L. 2008. Dispersal of freshwater invertebrates by large terrestrial mammals: a case study with wild boar (*Sus scrofa*) in Mediterranean wetlands. *Freshw Biol* 53: 2264-2273
- Vanschoenwinkel B, Gielen S, Seaman MT, Brendonck L. 2009. Wind mediated dispersal of freshwater invertebrates: differences in dispersal capacities and modes. *Hydrobiologia* 635: 363-372
- Waterkeyn A, Grillas P, Vanschoenwinkel B, Brendonck L. 2008. Invertebrate community patterns in Mediterranean temporary wetlands along hydroperiod and salinity gradients. *Freshw Biol* 53: 1808-1822
- Waterkeyn A, Vanschoenwinkel B, Elsen S, Antón-Pardo M, Grillas P, Brendonck L. 2010. Unintentional dispersal of aquatic invertebrates via foot wear and motor vehicles in a Mediterranean wetland area. *Aq Cons: mar fresw ecos* 20: 580-587

- Wellborn GA, Skelly DK, Werner EE. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 27: 337-363
- Wetzel RG. 2001. *Limnology*. Saunders, Fort Worth.
- Williams DD. 2006. *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, Oxford.
- Winegardner AK, Jones BK, Ng ISY, Siqueira T, Cottenie K. 2012. The terminology of metacommunity ecology. *Trends Ecol Evol* 27: 253–254
- Yang YF, Huang XF, Liu JK, Jiao NZ. 2005. Effects of fish stocking on the zooplankton community structure in a shallow lake in China. *Fisheries Manag Ecol* 12: 81–89

Objectius

L'objectiu general de la present tesi doctoral és estudiar aspectes particulars d'ecologia de les comunitats de zooplàncton i zoobentos en ambients aquàtics mediterranis, i com la seua estructura es veu afectada per paràmetres ambientals (hidroperíode o salinitat), espacials (distàncies, conques hidrogràfiques), connectivitat amb altres sistemes (rius – embassaments) o grau d'antropització. A més, es focalitza de forma particular en un grup, els Ostracoda, que presenta característiques molt particulars per al seu estudi com ara un alt potencial com a bioindicador, així com un grau relativament elevat de desconeixement a gran part dels sistemes estudiats, principalment pel que fa a la presència d'espècies alienes. D'eixa forma, un objectiu transversal a tots els treballs és també detectar i estudiar les espècies no nadiues per conèixer millor la seua distribució al territori peninsular.

Objectius específics

- Ampliar el coneixement sobre la distribució de copèpodes, cladòcers, rotífers i ostracodes, especialment en una selecció d'ambients mediterranis poc estudiats de la Península Ibèrica, ja siguen llacunes, rius, basses, fonts o embassaments.
- Entendre com s'estructuren les metacomunitats d'aquests organismes en base a la influència de l'espai i de l'ambient, arreu de distints ecosistemes aquàtics (rius, basses, embassaments) i en distintes escales geogràfiques dintre de la Península Ibèrica.
- Determinar si les capacitats dispersives són significativament influents a l'hora d'explicar la distribució dels grups d'invertebrats aquàtics estudiats.

- Comparar ecosistemes aquàtics amb grau distint d'antropització, com rius pristins front a embassaments, i avaluar les diferències entre les comunitats d'ostracodes que presenten.
- Testar la influència de la connectivitat a la xarxa hidrològica sobre comunitats d'ostracodes en sistemes lèntics (embassament) front a lòtics (rius) de la mateixa conca i sistema hidrològic.
- Avaluar la presència, especialment al cas dels Ostracoda, d'espècies exòtiques amb potencial invasor a la Península Ibèrica, i la seua relació amb característiques del medi.
- Clarificar la posició taxonòmica, sinonímies i distribució global de l'espècie exòtica *Fabaeformiscandona subacuta* (Yang, 1982) i analitzar els trets ecològics de l'espècie i del seu procés colonitzador per a arribar a presentar una distribució disjunta.

Organització de la Tesi

L'estructura d'aquesta tesi s'ha dissenyat per tal d'acomplir els requisits establerts per la normativa de la Universitat de València corresponents a: i) tesis redactades en llengües diferents a les oficials de la Universitat de València, ii) tesis presentades com a compendi de publicacions, així com iii) tesis per menció internacional de doctor (Articles 7, 8 i 9 respectivament del Reglament per al dipòsit de tesis doctorals). Per això, segons l'Article 7, pel fet d'estar escrita majoritàriament en anglès, s'ha hagut d'incloure en la tesi doctoral un resum ampli redactat en una de les llengües que són oficials a la Universitat de València. Segons l'Article 8, s'ha de presentar un mínim de 3 articles (no necessàriament d'impacte) i el doctorand ha de ser el primer signant de tots els treballs que presente. A més, la tesi ha d'incloure una àmplia introducció general, un resum global, i entre aquests dos apartats, una còpia completa dels treballs originals. Finalment, segons l'Article 9, part de la tesi, almenys el resum i les conclusions, s'ha d'haver redactat en una de les llengües habituals per a la comunicació científica en el seu camp de coneixement, diferent a qualsevol de les llengües oficials a Espanya.

D'acord amb aquesta normativa doncs, s'ha fet primerament una Introducció i exposició d'objectius, i ara presentarem els cinc capítols corresponents a cinc articles, tres d'ells ja publicats, i altres dos en procés de revisió, tots ells en revistes internacionals d'impacte (llistades al JCR de l'ISI). A més aquest cos de la tesi s'ha organitzat en dues parts: la primera, que consta de dos treballs, tracta de manera integrada les comunitats d'invertebrats aquàtics; la segona, centrada al grup dels Ostracoda, consta d'altres tres articles. Finalment, exposarem el resum global, així com una discussió general i les conclusions principals d'aquesta tesi.

Al primer article (Escrivà et al., 2010) ens proposem estudiar la fauna de microcrustacis i rotífers de dos llacunes de muntanya, la Laguna de Bezas i Laguna de Rubiales que, tot i estar relativament properes, presenten variables ambientals marcadament distintes: mentre una és temporal (Rubiales), l'altra és permanent. Es mostrejaren durant un cicle anual, amb periodicitat estacional, en distints punts

en cada llacuna; s'hi prengueren dades fisicoquímiques *in situ*, mostres d'aigua per a posteriors anàlisis al laboratori i mostres biològiques amb xarxes, per tal d'aconseguir un mostreig que integrés la columna d'aigua i registrar el major nombre d'espècies presents. També es pretenia analitzar les variacions temporals en les comunitats d'invertebrats (crustacis i rotífers) en les dues llacunes i poder relacionar els canvis amb possible efectes ambientals.

Al segon treball (Escrivà et al., in review) s'estudien un grup de masses d'aigua heterogènies i circumscrites a un àmbit geogràfic reduït, la comarca valenciana del Baix Maestrat. Es mostreja cada localitat una vegada, prenent mostres biològiques, així com dades fisicoquímiques i mostres d'aigua per a anàlisis de nutrients i clorofil·la al laboratori. El mostreig biològic inclou macroinvertebrats, rotífers, copèpodes, cladòcers i ostracodes, i es pretén discernir per a cada grup quin és el principal determinant de l'estructura de les metacomunitats analitzades, si l'espai o l'ambient.

Aprofundim en aquestes anàlisis de les metacomunitats aquàtiques al tercer treball (Escrivà et al. in press), però augmentant l'escala geogràfica (Península Ibèrica), restringint el tipus d'ambient (rius d'alta qualitat) i centrant-nos a les comunitats dels ostracodes, tot i que s'empren els macroinvertebrats com a variable d'estat ecològic. Per a fer-ho, analitzem mostres d'ambients lòtics de referència de set conques hidrogràfiques, de les quals es pren mostra biològica, dades *in situ*, i mostres d'aigua per a posteriors anàlisis de nutrients. Amb la metodologia d'anàlisi de partició de la variància es vol esbrinar si en aquest grup, tipus d'ambient i escala espacial tenen major importància els efectes ambientals o els espacials en l'organització de la metacomunitat.

Al quart treball (Escrivà et al 2014) continuem focalitzant l'estudi als Ostracoda, però ara en ambients fortament antropitzats com ho són els embassaments. S'estudien els reservoris que queden dins de l'àrea gestionada per la Confederació Hidrogràfica del Xúquer, de la qual disposem de dades d'estudis anteriors relatives als rius que estan connectats als embassaments. A més, com a l'estudi anterior, també s'identifiquen els macroinvertebrats, amb l'objectiu d'obtenir un paràmetre de diversitat biològica. Tot això ens permetrà comparar les

comunitats i avaluar la influència de la connectivitat i els paràmetres ambientals i la qualitat de l'hàbitat en la presència dels ostracodes, i si en aquest cas s'hi troben o no més freqüentment espècies exòtiques.

A l'últim treball (Escrivà et al, 2012) s'estudia una espècie d'Ostracoda exòtic d'ampla distribució, *Fabaeformiscandona subacuta*. Aquest organisme, que s'ha trobat a la costa mediterrània i a l'Est Asiàtic –sense cites enmig-, constitueix un exemple de distribució disjunta i probablement invasor en ambients aquàtics de la Península. Per a avaluar la seua condició d'exòtic es fa una cerca bibliogràfica exhaustiva de cites dubtoses d'arreu del món, es clarifica la sinonímia de *Fabaeformiscandona japonica* (Okubo, 1990) i es prenen mostres per a anàlisis taxonòmiques, tant del probable lloc d'origen (Japó) com de les localitats mediterrànies on s'hi ha comprovat la presència o es pensa que pugua trobar-se.

Els treballs presentats i referenciats són els que es llisten a continuació:

1. **Escrivà A**, Armengol X, Mezquita F. 2010. Microcrustacean and rotiferan communities of two close Mediterranean mountain ponds: Lagunas de Bezas and Rubiales (Spain). *Journal of Freshwater Ecology* 25(3): 427-435
2. **Escrivà A**, Rueda J, Armengol X, Mesquita-Joanes F. 2015. Main factors driving freshwater invertebrate metacommunity structure in a Mediterranean landscape. *Ecological Research* (in review)
3. **Escrivà A**, Poquet, J.M., Mesquita-Joanes, F. 2015. Effects of environmental and spatial variables on lotic ostracod metacommunity structure in the Iberian Peninsula. *Inland Waters* (in press)
4. **Escrivà A**, Rueda J, Armengol X, Mesquita-Joanes F. 2014. Artificial dam lakes as suitable habitats for exotic invertebrates: Ostracoda ecology and distribution in reservoirs of the Eastern Iberian Peninsula. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 412:09
5. **Escrivà A**, Smith R, Aguilar-Alberola JA, Kamiya T, Karanovic I, Rueda J, Schornikov EI, Mesquita-Joanes F. 2012. Global distribution of *Fabaeformiscandona subacuta*: an exotic invasive Ostracoda on the Iberian Peninsula? *Journal of Crustacean Biology* 32(6): 949-961

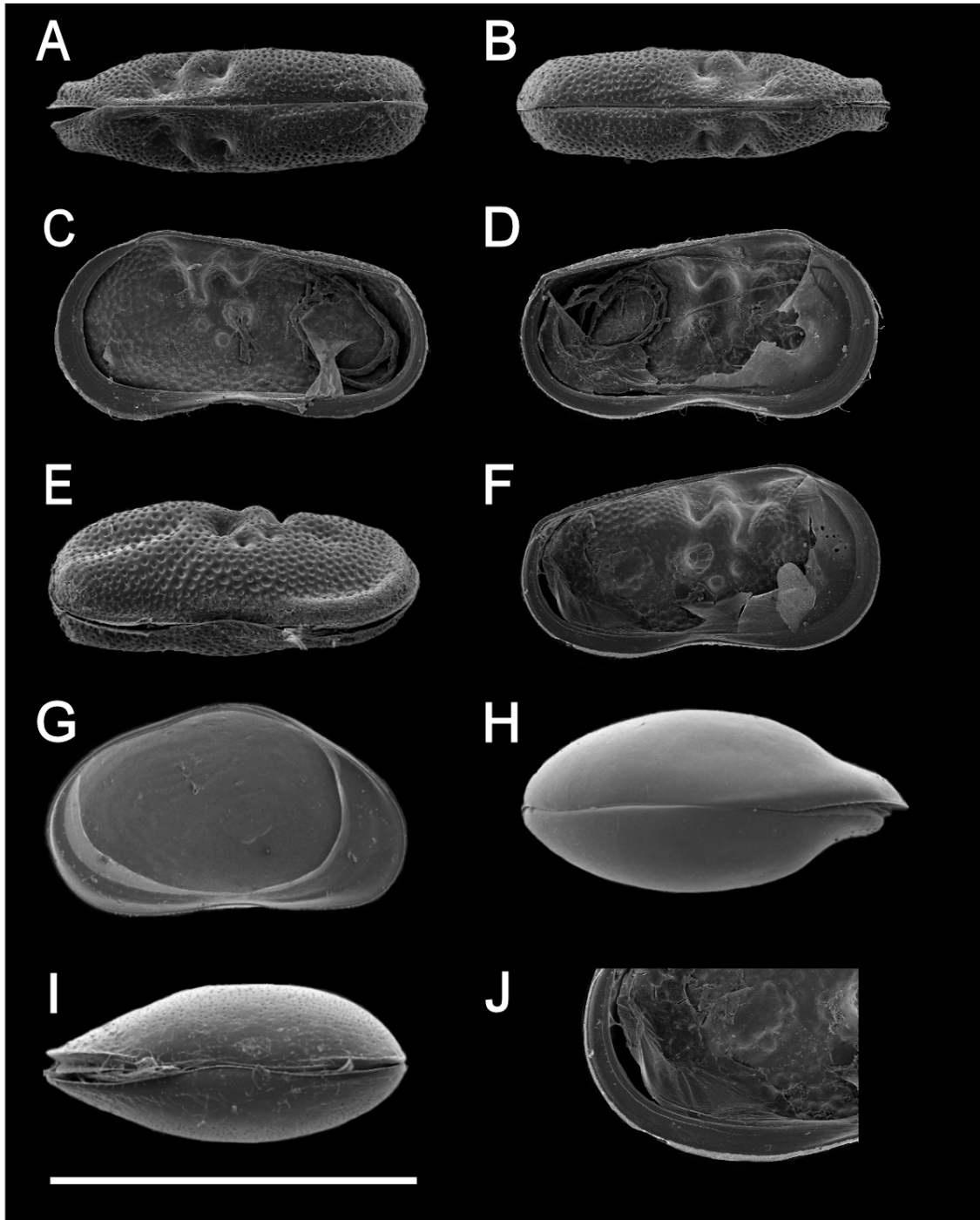
Capítol 1: Microcrustacean and rotiferan communities of two close Mediterranean mountain ponds, Lagunas de Bezas and Rubiales (Spain)



Andreu Escrivà, Xavier Armengol, Francesc Mezquita. 2010.
Microcrustacean and rotiferan communities of two close Mediterranean mountain ponds: Lagunas de Bezas and Rubiales
Journal of Freshwater Ecology 25 (3): 427-435

Appendix

SEM pictures of selected ostracod species collected at Rubiales. A: *Ilyocypris biplicata* var. *anomala*, female dorsal view. Scale bar = 787 μ m. B: *Ilyocypris biplicata* var. *anomala*, male dorsal view. Scale bar = 777 μ m. C: *Ilyocypris biplicata* var. *anomala*, male right valve, inner view. Scale bar = 817 μ m. D: *Ilyocypris biplicata* var. *anomala*, male left valve, inner view. Scale bar = 826 μ m. E: *Ilyocypris biplicata* var. *anomala*, female carapace, right valve oblique view. Scale bar = 870 μ m. F: *Ilyocypris biplicata* var. *anomala*, female left valve, inner view. Scale bar = 888 μ m. G: *Heterocypris barbara*, male left valve, inner view. Scale bar = 1150 μ m. H: *Heterocypris barbara*, female dorsal view. Scale bar = 1211 μ m. I: *Potamocypris arcuata*, female ventral view. Scale bar = 600 μ m. J: *Ilyocypris biplicata* var. *anomala*, detail of female left valve, inner view. Scale bar = 222 μ m



Capítol 2: Main factors driving freshwater invertebrate metacommunity structure in a Mediterranean landscape



Andreu Escrivà, Juan Rueda, Xavier Armengol, Francesc Mesquita-Joanes.

2015 (in rev.)

Main factors driving freshwater invertebrate metacommunity structure in a

Mediterranean landscape

Ecological Research

Capítol 3: Effects of environmental and spatial variables on lotic ostracod metacommunity structure in the Iberian Peninsula



Andreu Escrivà, José M. Poquet, Francesc Mesquita-Joanes. 2015 (in press).
*Effects of environmental and spatial variables on lotic ostracod metacommunity
structure in the Iberian Peninsula*
Inland Waters

Capítol 4: Artificial dam lakes as suitable habitats for exotic invertebrates: Ostracoda ecology and distribution in reservoirs of the Eastern Iberian Peninsula



Andreu Escrivà, Juan Rueda, Xavier Armengol, Francesc Mesquita-Joanes. 2014. *Artificial dam lakes as suitable habitats for exotic invertebrates: Ostracoda ecology and distribution in reservoirs of the Eastern Iberian Peninsula* Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 412: 09

Artificial dam lakes as suitable habitats for exotic invertebrates: Ostracoda ecology and distribution in reservoirs of the Eastern Iberian Peninsula

A. Escrivà^{(1)*}, J. Rueda⁽¹⁾, X. Armengol⁽¹⁾, F. Mesquita-Joanes⁽¹⁾

Received September 19, 2013

Revised December 4, 2013

Accepted December 5, 2013

ABSTRACT

Key-words:
ostracoda,
exotic species,
reservoirs,
Spain,
benthos

Reservoirs are the most common deep lakes in Spain, as a consequence of water needs and dry climate. Although these aquatic systems can play an important ecological role in such an area with few large natural lakes, they can also provide new habitats for exotic species, which can colonize ecosystems that native species have not explored yet. Here we present our results for a biannual survey of the ostracod fauna from 24 reservoirs in Xúquer River basin. We check which variables affect ostracod presence, test for differences between winter and summer assemblages, and compare our data with previous available ostracod records from the same river drainage network. Our results reveal that ostracod presence is positively related to high diversity of the invertebrate community and reservoir volume, and negatively with phosphorus concentration. Among the 22 species found, it is noteworthy the first Iberian record of *Ilyocypris getica* and the second European record of *Candonocypris novaezelandiae*. Ostracod assemblages significantly vary between summer and winter, and strong differences are found between ostracod communities of reservoirs and those from their connected rivers. Remarkably higher frequency of exotic species in the reservoirs confirms previous findings about the facilitation that artificial ecosystems confer to aquatic invasions.

RÉSUMÉ

Les lacs de barrage comme habitats appropriés pour les invertébrés exotiques : écologie et distribution des ostracodes dans les réservoirs dans l'Est de la péninsule ibérique

Mots-clés :
ostracodes,
espèces
exotiques,
réservoirs,
Espagne,
benthos

Les réservoirs sont les plus courants lacs profonds en Espagne, en réponse aux besoins en eau et au climat sec. Bien que ces systèmes aquatiques puissent jouer un rôle écologique important dans une région avec peu de grands lacs naturels, ils peuvent aussi fournir de nouveaux habitats pour les espèces exotiques, qui peuvent coloniser ces écosystèmes que les espèces indigènes n'ont pas encore explorés. Ici, nous présentons les résultats d'un suivi semestriel de la faune d'ostracodes de 24 réservoirs dans le bassin de la rivière Xúquer. Nous recherchons quelles variables affectent la présence des ostracodes, testons les différences entre les assemblages d'hiver et d'été, et comparons nos données avec des données antérieures d'ostracodes disponibles du même bassin versant. Nos résultats révèlent que la présence des ostracodes est positivement liée à la grande diversité

(1) Departament de Microbiologia i Ecologia/Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva, Universitat de València, Spain

* Corresponding author: andreu.escriva@uv.es

de la communauté d'invertébrés et au volume du réservoir, et négativement avec la concentration en phosphore. Parmi les 22 espèces présentes, il est à noter le premier enregistrement ibérique de *Ilyocypris getica* et le deuxième d'Europe de *Candonocypris novaezelandiae*. Les assemblages d'ostracodes varient considérablement entre l'été et l'hiver, et de fortes différences sont observées entre les communautés d'ostracodes de réservoirs et celles de leurs rivières tributaires. Une fréquence remarquablement élevée d'espèces exotiques dans les réservoirs confirme des conclusions précédentes sur la facilitation que les écosystèmes artificiels confèrent aux invasions aquatiques.

INTRODUCTION

Reservoirs represent an extreme modification of rivers, changing the hydric regime from lotic to lentic, what implies a deep alteration of their limnological characteristics, which also differ from a natural lake. Dam construction disturbs the previously established flora and fauna, as it usually implies water eutrophication (Moss, 1998). Furthermore, most of the substrate area for the new waterbody has never been linked to the aquatic environment (as usually they are not floodplains, but heavy mountain slopes), and the shore level shifts rapidly not because of the natural water cycle but strongly depending on human demand. All these factors highly affect the reservoirs' ecology, making them unique habitats and, in the case of Spain, what Margalef (1983) described as an "ecological experiment". Indeed, Spain presents a high degree of human-control and channel modifications of rivers due to the Mediterranean climate, which triggers low availability of water for agriculture and human use during long periods (from months to years) (Aupí, 2005).

Biological invasions are frequent in reservoirs, as they are relatively new, disturbed, man-managed habitats (Moss, 1998; Havel *et al.*, 2005). In the Iberian Peninsula, most of known introduced aquatic species are fishes, which arrive to the reservoirs both from accidental and deliberate introductions (Elvira, 1995). Some of these species are able to produce great disturbances and become dominant, like the black bass, *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802) (Elvira, 1995). Aquatic invertebrate invasions, although not as noticeable as vertebrate's, are becoming increasingly common (Gherardi, 2007). In Spain, the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) is the best-known case, because of its enormous ecological and economic impact (Durán *et al.*, 2009, 2012). This invasive species is present in the Ebro and Xúquer basins and it is still spreading, mainly because of the fishing-related transport (boats, shoes, car tires), even though several control measures are strict and operative in all the territory where it is found (Durán Lalaguna and Anadón Marco, 2008). Other examples of aquatic invasive invertebrates in the area are the American crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (which is widespread and not only related to reservoirs but to all kind of water systems) and molluscs such as the snail *Pomacea insularum* (d'Orbigny, 1835), which produces large ecological and agricultural disturbances in the Ebro Delta, or the clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Geiger *et al.* 2005; Pérez-Quintana, 2008; MMAMRM, 2011).

Although riverine ostracods in eastern Spain have been studied before (Mezquita *et al.*, 1999, 2001), there is not any comprehensive survey of this widespread crustacean group in Iberian or European reservoirs hitherto. In our broad survey, we aimed at contributing to the knowledge of exotic ostracod species, which have been poorly reported from Spanish freshwater ecosystems (Forés *et al.*, 1986, Escrivà *et al.*, 2012). Despite reservoirs are physically connected to their associated rivers, they should be considered disparate ecosystems, and therefore we expected to find wide differences in ostracod assemblages between them. In this framework, one of our main scopes was to test the hypothesis that ostracod communities would differ between reservoirs and rivers, and a higher number of exotic species is expected in the artificial impoundment lakes, as they have been described as "stepping stones" for invasive species (Havel *et al.*, 2005).

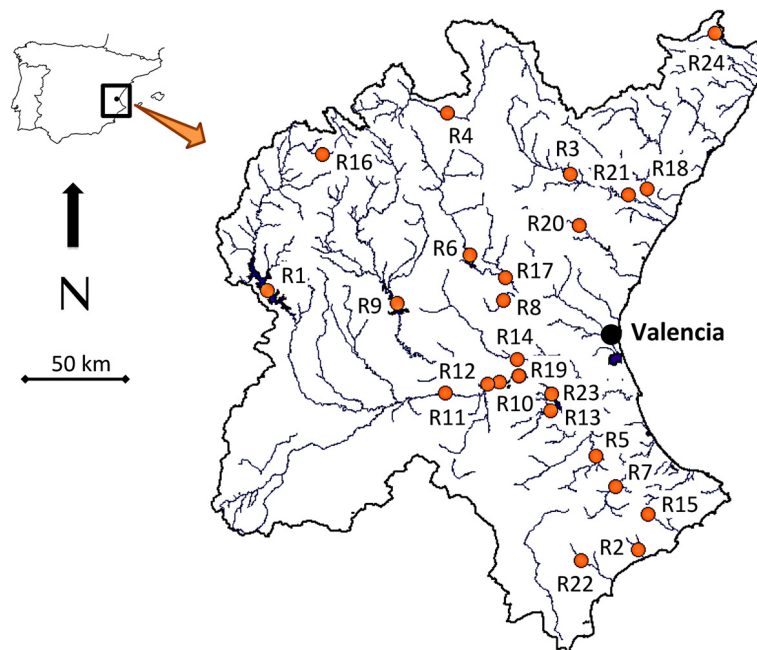


Figure 1
Map of the study area showing sampling locations. Codes for reservoirs are the same as in Table II.

MATERIALS AND METHODS

We analysed the ostracod communities of 24 reservoirs (Figure 1) managed by the Xúquer River Basin Hydrological Administration (CHJ, Confederación Hidrográfica del Júcar). This management unit covers 48832 km² on the central slope of the Eastern Iberian Peninsula, encompassing Xúquer (=Júcar) and Túría rivers as the two largest basins in this unit. The geography of the area consists mainly of an extensive Quaternary alluvial plain surrounded by limestone massifs reaching almost 2000 m a.s.l. The climate is mainly Mediterranean, with rainfall concentrated in spring and autumn, and summer drought affecting almost all the rivers and generating a considerable ecological stress to the riparian vegetation and fauna inhabiting the banks and riverbeds (Aupí, 2005)

All reservoirs were sampled on 4 occasions: summer 2006, winter 2006/2007, summer 2007 and winter 2007/2008, with the only exception of Guadalest (R15) that was not sampled in winter 2007/2008. All of the acquired samples (95) were collected using an Ekman dredge (0.0225 m² sampled once), from a boat located in the central area of the reservoir, but always at depths ranging between 3 and 5 m to avoid hypoxic layers. The samples were preserved with dilute formaldehyde (4%) in the field, and then washed (mesh size = 200 µm) and preserved in ethanol (70%) in the laboratory. Macroinvertebrates and ostracods were identified with a stereomicroscope and light microscopy using Meisch (2000) for Ostracoda and Tachet *et al.* (2000) for macroinvertebrates. Pictures of ostracod valves and carapaces were taken with a Philips XL30 scanning electron microscope (SEM) at the University of Valencia, after their coating with Au-Pd.

Physical and chemical data from reservoirs, collected at the same time than the biological samples, were downloaded from the Spanish Ministry of Agriculture, Food and Environment, through its CHJ webpage (www.chj.es). These variables included altitude (m), depth (m) and volume (hm³); water temperature (°C), conductivity (µS·cm⁻¹), pH, oxygen content (mg·L⁻¹) and saturation percentage and turbidity (NTU), measured *in situ* with portable probes as an average of the water column; Secchi disc depth (m); chlorophyll *a* (µg·L⁻¹), nitrite, nitrate, ammonia, total nitrogen, ortophosphate and total phosphorus concentrations (mg·L⁻¹) and algal biovolume (mm³·L⁻¹) measured in the lab from water samples collected at 2 m depth.

Table 1

List of ostracod species found in reservoirs of the Eastern Iberian Peninsula. N = number of individuals found in this survey (number of alive specimens between brackets). Sample codes in roman type correspond to samples with the presence of living individuals, those in italics correspond to samples with only ostracod remains (shells or valves). Sample codes are composed of reservoir code (first 2–3 digits as in Table II) plus two last digits indicating sampling year and season (11 = summer 2006; 12 = winter 2006–2007; 21 = summer 2007; 22 = winter 2007–2008).

Species	Code	N	Samples
<i>Darwinula stevensoni</i> (Brady and Robertson, 1870)	DWS	126 (30)	R911 R1011 R1212 R1221 R1222 R1311 R1312 R1911 R1921 R2112 R2311 R2322 R1211 R1322 R2321
<i>Fabaeformiscandona subacuta</i> (Yang, 1982)	FSU	18 (7)	R1311 R1911 R1921 R2012 R2321 R2422 R722 R1312 R1322 R2112 R2122
<i>Pseudocandona albicans</i> (Brady, 1864)	PSA	6 (3)	R322 R421 R2422 R1011 R1512 R2112
<i>Pseudocandona rostrata</i> (Brady and Norman, 1889)	PRO	1 (1)	R2412
<i>Cryptocandona</i> sp.	CRC	2 (0)	R2311
<i>Ilyocypris gibba</i> (Ramdohr, 1808)	ILG	79 (44)	R111 R112 R121 R122 R311 R421 R911 R912 R922 R1122 R1222 R1312 R1322 R1622 R1712 R2112 R2311 R2322 R1011 R1111 R1121 R1212 R1522 R1611 R1722 R1821 R2321
<i>Ilyocypris bradyi</i> Sars, 1890	ILB	2 (1)	R111 R1311
<i>Ilyocypris getica</i> Masi, 1906	IGE	15 (13)	R311 R611 R612 R1521
<i>Ilyocypris inermis</i> Kaufmann, 1900	ILI	10 (5)	R112 R1312 R911
<i>Eucypris virens</i> (Jurine, 1820)	EVI	1 (0)	R2312
<i>Herpetocypris brevicaudata</i> Kaufmann, 1900	HBR	6 (6)	R221 R1011 R1911 R2322
<i>Herpetocypris helenae</i> G. W. M�ller, 1908	HHE	11 (2)	R2311 R911 R2321
<i>Candonocypris novaezelandiae</i> (Baird, 1843)	CNZ	5 (4)	R1121 R1111 R1122
<i>Heterocypris salina</i> (Brady, 1868)	HSA	3 (3)	R511 R512 R2012
<i>Isocypris beauchampi</i> (Paris, 1920)	ISB	28 (0)	R112 R121 R122 R422 R612 R1212 R1222 R1521 R1712 R1722 R2311
<i>Cypridopsis vidua</i> (O.F. M�ller, 1776)	CVI	21 (14)	R221 R222 R421 R2421 R311 R422 R511 R611 R612 R722 R1312 R2112 R2322
<i>Potamocypris variegata</i> (Brady and Norman, 1889)	PVA	2 (2)	R2322
<i>Potamocypris arcuata</i> (Sars, 1903)	PAR	2 (1)	R722 R511
Cyprididae juv. indet.	CYJ	1 (1)	R712
<i>Limnocythere inopinata</i> (Baird, 1843)	LIN	10 (6)	R722 R1011 R1611 R1712 R2122 R422 R611 R2112 R2312
<i>Paralimnocythere messanai</i> Martens, 1992	PAM	1 (0)	R2112
<i>Cyprideis torosa</i> (Jones, 1850)	CYT	1 (1)	R711

Macroinvertebrate Shannon diversity index (H , with log base 2) was calculated from the identified taxa obtained with the dredge. From the same samples, presence, absence and abundances of ostracod taxa were obtained. For statistical comparisons, ostracod data from associated rivers was acquired from the only comprehensive work published on the ostracod fauna of the basins sampled in the present survey (Mezquita *et al.*, 1999).

In order to check for environmental effects on the presence of living ostracods we performed a binary multivariate logistic regression (LR) with stepwise forward selection of variables, using the software SPSS v19.0 (SPSS Inc., 2010). In LR we introduced the above mentioned predictor variables. With the exceptions of temperature, diversity, altitude, depth, Secchi Disc and oxygen saturation percentage, the rest of variables were \log_{10} -transformed because they presented a right-skewed distribution.

We performed Analyses of Similarities (ANOSIM) and Similarity Percentage (SIMPER) analyses (Clarke and Warwick, 2001) to compare the ostracod communities (presence-absence data) between winter and summer seasons and between reservoirs and rivers. Both were carried out using the Jaccard index in PAST software (Hammer *et al.*, 2001). The relationship between ostracod assemblages (presence-absence) and environmental data was studied using CANOCO for Windows (ter Braak and Šmilauer, 2002). We performed a DCCA in order to evaluate the length of the gradient; as we obtained a value higher than 4, we decided to use a CCA unimodal analysis (with downweighting of rare species) following Lepš and Šmilauer (2003). The forward selection of variables (FSV) with 999 permutations was used to select the most relevant parameters explaining ostracod species distribution.

RESULTS

In the 95 samples from 24 reservoirs we found a total of 351 individuals accounting for 22 species of ostracods (Table I). The most common species were *Ilyocypris gibba* and *Darwinula stevensoni*. *Ilyocypris getica* was here found for the first time on the Iberian Peninsula and the presence of two exotic species (*Fabaeformiscandona subacuta* and *Candonocypris novaezelandiae*) was also remarkable. SEM photographs of selected species are shown in Figure 2.

A total number of 43 taxa of macroinvertebrates were found. These data were used to calculate Shannon diversity as a proxy for reservoirs' ecological state (shown in Table II), taking into account that increasing stress in reservoirs through level variations and eutrophic conditions reduces benthic diversity (Margalef, 1983). Two exotic species were detected: the zebra mussel *Dreissena polymorpha*, found abundantly in one reservoir (R21), and the crayfish *Procambarus clarkii*, that was found in reservoirs R11 and R19. Further detailed discussion of the invertebrate data will be published elsewhere.

As can be seen in Table II, the studied reservoirs have a broad range of physical, chemical and biological conditions. Altitude ranges between 106 and 1156 m a.s.l., and volume between 4 and 1118 hm³. Conductivity varies an order of magnitude, from a minimum measured value of 308 to a maximum of 3228 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$; the macroinvertebrate Shannon diversity index ranged from a minimum observed value of 0 (no taxa found) to a maximum value of 2.99 bits.ind.⁻¹. According to logistic regression analysis, the presence of living ostracods (found in 40 out of 95 samples) is positively related to macroinvertebrate diversity and reservoir volume, and negatively to total phosphorus concentration. The final model with these three variables included was significant ($p < 0.001$; $R^2 = 0.29$) and allowed a correct classification of 74% of samples according to the presence or absence of living ostracods.

An ANOSIM analysis was performed comparing the ostracod fauna (occurrence data) between reservoirs and rivers. Here, dead specimens (*i.e.* valves and other remaining parts of ostracod individuals) were considered as "presence" to account for inter-annual variability in ostracod assemblages. This analysis shows that these two habitats can be clearly separated because of their ostracod fauna ($R = 0.3764$, $p = 0.0001$). A SIMPER analyses was performed to identify the main species that differed between each habitat. The mean rank

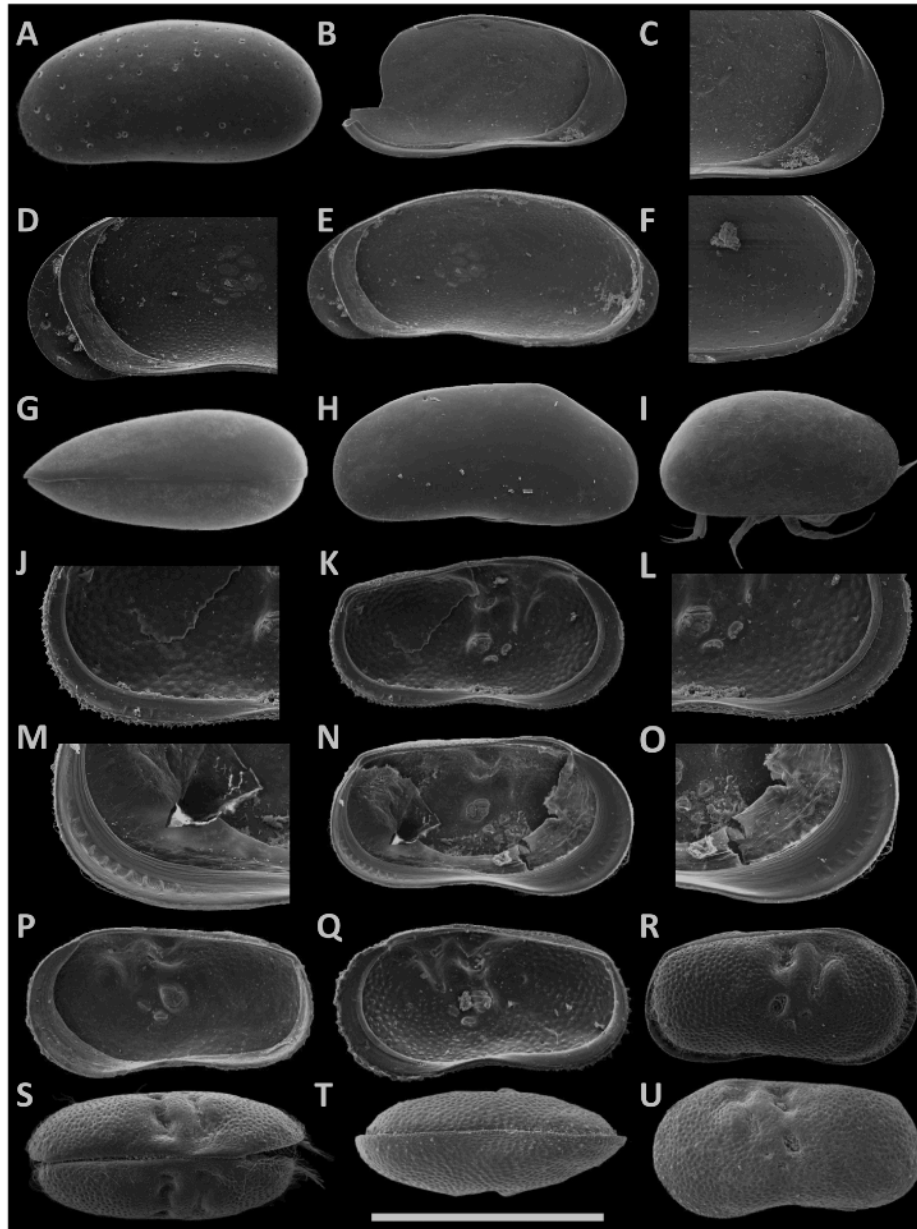


Figure 2

SEM photographs of *Candonocypris novaezelandiae* (A–F), *Darwinula stevensoni* (G), *Fabaeformiscandona subacuta* (H), *Ilyocypris beauchampi* (I), *Ilyocypris gibba* (J–L, Q), and *Ilyocypris getica* (M–P, R–U). A, C. *novaezelandiae*, female, carapace, left view (bar = 1221 μm); B, C. *novaezelandiae*, female, left valve inner view (bar = 1244 μm); C, C. *novaezelandiae*, female, detail of left valve, anterior inner view (bar = 840 μm); D, C. *novaezelandiae*, female, detail of right valve, anterior inner view (bar = 833 μm); E, C. *novaezelandiae*, female, right valve inner view (bar = 1120 μm); F, C. *novaezelandiae*, female, detail of right valve, posterior inner view (bar = 861 μm); G, D. *stevensoni*, female, carapace, dorsal view (bar = 544 μm); H, F. *subacuta*, female, carapace, left view (bar = 640 μm); I, I. *beauchampi*, female, carapace, right view (bar = 1208 μm); J, I. *gibba*, female, detail of left valve, posterior inner view (bar = 426 μm); K, I. *gibba*, female, left valve inner view (bar = 652 μm); L, I. *gibba*, female, detail of left valve, anterior inner view (bar = 438 μm); M, I. *getica*, female, detail of left valve, posterior inner view (bar = 438 μm); N, I. *getica*, female, left valve inner view (bar = 828 μm); O, I. *getica*, female, detail of left valve, anterior inner view (bar = 557 μm); P, I. *getica*, female, right valve inner view (bar = 789 μm); Q, I. *gibba*, female, right valve inner view (bar = 629 μm); R, I. *getica*, female, carapace, right view (bar = 841 μm); S, I. *getica*, female, carapace, dorsal view (bar = 895 μm); T, I. *getica*, female, carapace, ventral view (bar = 725 μm); U, I. *getica*, female, carapace, left view (bar = 789 μm).

Table II
Geographical location, physical, chemical and biological data of sampling sites. Average and standard deviation values are indicated for variables measured through the four sampling campaigns. *H* refers to macroinvertebrate Shannon diversity.

Reservoir	Code	Latitude (°)	Longitude (°)	Volume (hm ³)	Depth (m)	Conductivity (µS·cm ⁻¹)	Altitude (m)	O ₂ (%)	Chlorophyll <i>a</i> (µg·L ⁻¹)	<i>H</i> (bits·ind ⁻¹)
Alarcón	R1	39.64864	-2.21396	1118	16.0 ± 1.8	768 ± 87	477	91 ± 19	2.65 ± 1.25	1.62 ± 0.65
Amadorio	R2	38.54322	-0.26072	16	25.8 ± 6.4	1109 ± 271	108	93 ± 20	1.07 ± 0.62	0.97 ± 0.76
Arenós	R3	40.10545	-0.56679	136	38.3 ± 17.9	762 ± 97	600	95 ± 20	1.57 ± 1.41	1.26 ± 1.13
Arquillo S. Blas	R4	40.37289	-1.22785	21	28.5 ± 3.1	661 ± 58	974	86 ± 17	0.83 ± 0.24	2.16 ± 0.68
Bellús	R5	38.93493	-0.47334	69	15.3 ± 4.6	1027 ± 172	160	88 ± 28	23.00 ± 20.22	0.55 ± 0.70
Benagéber	R6	39.78351	-1.12101	221	41.8 ± 3.9	1234 ± 122	527	92 ± 24	1.32 ± 0.61	1.70 ± 0.49
Beniarrés	R7	38.80436	-0.37461	27	15.3 ± 2.6	1255 ± 284	285	105 ± 23	35.35 ± 41.08	0.63 ± 0.96
Buseo	R8	39.59061	-0.94382	8	6.3 ± 1.0	357 ± 23	240	103 ± 10	2.84 ± 1.38	1.07 ± 0.97
Contreras	R9	39.58790	-1.51692	852	26.8 ± 3.3	1070 ± 194	640	91 ± 19	0.88 ± 0.10	1.58 ± 0.80
Cortes II	R10	39.25145	-0.97398	117	76.3 ± 11.6	1070 ± 128	326	100 ± 11	0.89 ± 0.10	1.36 ± 1.08
El Molinar	R11	39.21109	-1.26593	4	6.5 ± 1.9	794 ± 107	476	106 ± 7	2.15 ± 1.99	1.10 ± 0.73
Embarcaderos	R12	39.24307	-1.04093	11	2.8 ± 0.5	1065 ± 196	315	101 ± 10	1.11 ± 0.62	1.89 ± 0.32
Escalona	R13	39.12763	-0.70947	99	15.0 ± 2.2	1742 ± 310	143	104 ± 12	0.99 ± 0.26	1.36 ± 0.43
Forata	R14	39.34305	-0.87954	37	11.8 ± 1.3	1069 ± 85	380	79 ± 27	2.50 ± 1.00	0.08 ± 0.16
Guadalest	R15	38.68713	-0.20418	13	29.3 ± 8.3	344 ± 34	380	107 ± 10	0.91 ± 0.18	1.98 ± 0.75
La Toba	R16	40.20981	-1.91078	10	8.5 ± 1.3	602 ± 69	832	92 ± 12	1.33 ± 0.62	0.68 ± 0.60
Loriguilla	R17	39.68443	-0.93252	73	18.8 ± 1.5	1176 ± 81	1156	104 ± 11	1.07 ± 0.54	1.49 ± 0.22
María Cristina	R18	40.03439	-0.15732	18	5.3 ± 1.7	645 ± 165	320	93 ± 17	3.77 ± 2.94	0.83 ± 0.63
Naranjero	R19	39.27323	-0.85265	29	41.5 ± 12.7	1092 ± 98	116	97 ± 17	0.83 ± 0.06	1.75 ± 0.64
Regajo	R20	39.89486	-0.52624	6	11.8 ± 1.3	627 ± 85	240	106 ± 24	3.35 ± 2.69	1.83 ± 0.95
Sitjar	R21	40.01588	-0.25711	49	22.5 ± 5.8	865 ± 119	405	100 ± 13	1.09 ± 0.63	2.02 ± 0.74
Tíbi	R22	38.50445	-0.56555	4	10.5 ± 0.6	2918 ± 237	164	121 ± 31	23.70 ± 25.48	0.65 ± 1.29
Tous	R23	39.19592	-0.69865	378	24.5 ± 7.0	1038 ± 74	300	92 ± 21	0.74 ± 0.13	0.98 ± 0.69
Ulldecona	R24	40.68350	0.23109	11	35.3 ± 5.0	396 ± 50	130	94 ± 21	0.83 ± 0.13	1.56 ± 0.77

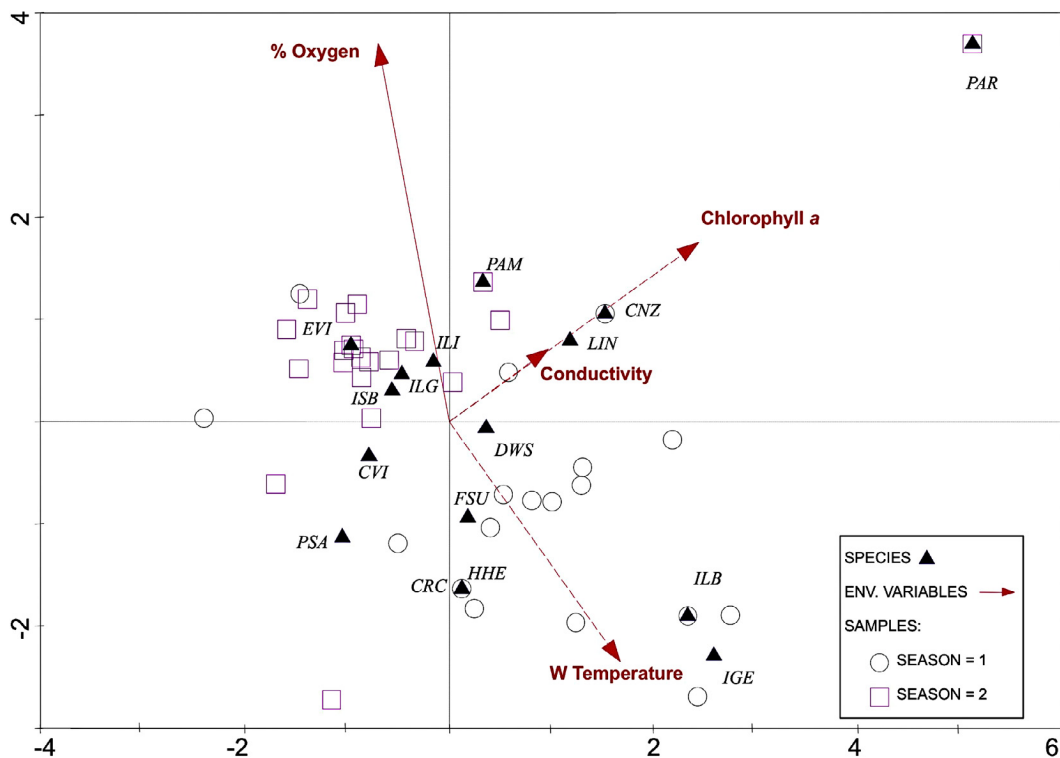


Figure 3

Canonical Correspondence Analysis (CCA) ordination diagram (first two axes) of ostracod species and reservoir samples in relation to the four most relevant variables according to the Forward Selection of Variables (FSV) permutation test. Species codes as in Table 1. Arrows with solid line indicate significant variables, those with dashed line correspond to non significant variables ($p > 0.05$) according to FSV test. Season 1 = summer; Season 2 = winter.

value of dissimilarities within groups was 1000, being 1455 between groups (9999 permutations). The main seven species that together contributed to nearly 60% of the differences found are (in order of contribution) *Herpetocypris brevicaudata*, *I. gibba*, *Cypridopsis vidua*, *Limnocythere inopinata*, *Ilyocypris inermis*, *Isocypris beauchampi* and *D. stvensoni*. The last two species, together with *I. gibba* are more frequently found in reservoirs, in comparison to the others.

Further tests were performed in order to reveal the influence of sampling season (winter vs. summer). ANOSIM results show that there is a significant difference between the ostracod communities present in both seasons ($R = 0.013$, $p = 0.028$), but only when taking into account alive specimens (*i.e.* excluding ostracod remains). When adding the valves and carapaces to this analysis no difference is found. According to SIMPER analysis, the mean rank value of dissimilarities within groups was 2265, being 2295 between groups (9999 permutations). Four species contributed to 61% of the differences between seasons. The species *I. gibba* and *I. beauchampi* were more frequent in winter while *D. stvensoni* and *F. subacuta* were more commonly found in summer.

CCA analyses resulted in a low relative amount of species data explained (first axis 5.0%, second axis 4.4%, and total inertia equal to 8.5), but high species-environment correlations (axis 1: 0.74, axis 2: 0.70). The only significant variable selected by FSV was oxygen saturation percentage. Figure 3 shows the ordination of the species and samples in relation to the four most relevant variables to allow an easier interpretation of the CCA results. To allow a better understanding of limnological variation in the reservoirs in relation to ostracod fauna, in addition to oxygen we added to the graph the variables temperature, conductivity and chlorophyll *a* concentration, which had the highest contribution (although not significant) according to FSV.

Samples with highest oxygen saturation and lowest temperature, mainly corresponding to winter months, are dominated by the species *I. gibba* and *I. beauchampi*. On the other side of the diagram, *D. stevensoni* and *F. subacuta* are the most common species found in summer samples, characterised by highest temperatures and lowest oxygen. On the intermediate range of this gradient we found *C. vidua* and *Pseudocandona albicans* related to lower chlorophyll *a* values, while *L. inopinata* related to more eutrophic conditions.

DISCUSSION

In this paper we present the first comprehensive account of ostracods from reservoirs. Our results are remarkable in finding several species not previously recorded in the studied area; this confirms the first European records for *C. novaezelandiae* by Valls *et al.* (2013) and Escrivà (2011) (as “Cypridinae sp1”), which were found in coastal areas of Spain. The results of the present survey notably expand its known distribution to inland water bodies in the Iberian Peninsula. As discussed in Valls *et al.* (2013), the species was previously found in Eastern Africa, Eastern Asia, Australia and New Zealand, but not in Europe. These findings suggest that this exotic species is expanding in the eastern Iberian Peninsula, in a similar way as another potential invader of Asian origin, *F. subacuta* (Escrivà *et al.*, 2012), which has been found several times in the studied reservoirs. *Ilyocypris getica* is here reported for the first time in the Iberian Peninsula (see Baltanás *et al.*, 1996 for a review of ostracod species in the area). The species is widely distributed in Northern Africa and European Mediterranean countries, although it has also been found as north as Germany (Meisch *et al.*, 1996). These authors hypothesize that the presence of this species in Central Europe is attributable to passive transport by migratory birds. Notably, another common species in our survey, *I. beauchampi*, is also considered of African origin (Meisch, 2000; García-Berthou *et al.*, 2007). It can be argued that the on-going global warming could facilitate colonization of northern habitats by non-indigenous species coming mainly from Africa, through migratory birds stopping at the Iberian Peninsula in their routes. Among the most common ostracods in the studied reservoirs, we found *D. stevensoni*, a species with cosmopolitan distribution (Sohn, 1987; Karanovic, 2012), but see Schön *et al.* (2012) for a discussion of Darwinulidae cryptic species. Despite we found a relative high number of species in the studied reservoirs, it must be noticed that about half of the samples did not contain living specimens. According to the LR analysis, it is more probable to find alive ostracods in large, low nutrient content reservoirs, with high diversity of benthic invertebrates. This is in agreement with general aspects of reservoir limnology, in which anoxic conditions are common in the hypolimnion, affecting negatively the proliferation of benthic fauna, particularly in small and highly fluctuating dam lakes (Margalef, 1983).

Although the majority of these reservoirs were built during the 20th century, and are connected to natural rivers, their associated benthic fauna is markedly different from these streams, as we have shown for the particular group of Ostracoda, and as expected from previous findings on zooplankton in other areas (e.g. Akopian *et al.*, 1999). Notwithstanding the potential changes in riverine communities that may have occurred taking into account the temporal gap between river (Mezquita *et al.*, 1999) and reservoir sampling campaigns compared in the present work, we would expect certain resilience of the ostracod assemblages for such a period of ten years, particularly when these basins have experienced no major impacts during this time interval. Consequently, we could conclude that the type of habitat, *i.e.* lotic vs. lentic has a strong influence on the community composition of limnetic ostracods, as already observed in previous works (Carbonel, 1988; Smith and Delorme, 2009; Mesquita-Joanes *et al.*, 2012).

Seasonality in Mediterranean aquatic habitats has been characterised as one of the main driving factors related to community changes through the year (Florencio *et al.*, 2009). Although reservoirs are non-natural environments managed depending on human needs, they also suffer strong level fluctuations as a result of river input changes related to the seasonality of the Mediterranean climate, which are exacerbated by human consumption of water during

summer. In addition to these level changes of natural origin, human management trying to keep water level constant and as high as possible, also affect the ostracod communities of the reservoirs. These fluctuations lead to the summer dominance of species tolerant to low oxygen and high temperature and trophic state, such as *D. stevensoni* (Rossi *et al.*, 2002) and *F. subacuta* (Escrivà *et al.*, 2012), rather than species colonizing from upstream rivers. This duality, functioning both as deep permanent lakes in the centre and temporary habitats at littoral areas, allows the presence of ostracod species such as *Eucypris virens* or *I. gibba* during wet periods (from fall to spring), which show more preferences for temporary waters (Meisch, 2000; Martins *et al.*, 2009).

Reservoirs in Mediterranean areas are likely to play the role of stepping-stones for exotic ostracod species, due to their completely different environmental parameters in relation to the river to which they are connected. As the Iberian Peninsula has a very low number of natural inland large permanent lakes, reservoirs can facilitate the colonization of the area by species typical of such habitats, originating from other European areas, Africa or other regions. Previous studies have shown how, despite holding a low number of species due to their disturbed state and dynamics (Prat *et al.*, 1992), reservoirs allow the colonization of the Iberian Peninsula by previously unrecorded species of crustaceans (Riera *et al.*, 1992).

The colonization of reservoirs by invertebrates, beside river connections, can be driven among other vectors, by humans and aquatic birds (Bilton *et al.*, 2001), that can feed, rest and nest in a diversity of waterbodies, including coastal wetlands, ricefields and nearby reservoirs. Birds are well-known dispersal agents of aquatic invertebrates: they have the ability to transport propagules and living adults, either as mud adhered to their legs and or in their faeces (Figuerola and Green, 2002; Frisch *et al.*, 2007). Birds should therefore be regarded as possible dispersal vectors for exotic species present in reservoirs, which can be coming from the nearby ricefields, a type of habitat that has been recognised as specially suitable for exotic ostracods (Forés *et al.*, 1986; McKenzie and Moroni, 1986; Escrivà *et al.*, 2012).

In this study we have shown how reservoirs can be a new and suitable habitat for the colonization of exotic species of ostracods in the frame of the Mediterranean area. Alien species originating in warmer areas (tropical Asia or Northern Africa) could spread more rapidly in Southern Europe due mainly to the influence of global warming and helped by transport vectors such as birds or humans. Further research is needed in reservoirs of the Iberian Peninsula and other European regions to check whether the common presence of exotic ostracods is also found in different climate and limnological conditions.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank the microscope unit of the SCSIE-University of Valencia for their support with ostracod SEM pictures. This work was partially funded by the Spanish Ministry of Science and Innovation project ECOINVADER (CGL2008–01296/BOS) and the University of Valencia (“V-Segles” predoctoral grant to A. Escrivà). We would like to thank C. Rojo (Univ. Valencia) and the CHJ for help in organising the collection of samples and environmental data, and two anonymous referees that suggested helpful improvements to an earlier version of the manuscript.

REFERENCES

- Akopian M., Garnier J. and Pourriot R., 1999. A large reservoir as source of zooplankton for the river: structure of the populations and influence of fish predation. *J. Plankton Res.*, 21, 285–297.
- Aupí V., 2005. Guía del clima de España, Omega, Barcelona, 336 p.
- Baltanás A., Beroiz B. and López A., 1996. Lista faunística y bibliográfica de los ostrácodos no-marinos (Crustacea, Ostracoda) de la Península Ibérica, Islas Baleares e Islas Canarias. Listas de la Flora y Fauna de las aguas continentales de la Península Ibérica, Publicación No 12, Asociación Española de Limnología, Madrid, 71 p.

- Bilton D.T., Freeland J.R. and Okamura B., 2001. Dispersal in freshwater invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32, 159–181.
- Carbonel P., 1988. Ostracods and the transition between fresh and saline waters. *In: De Deckker P., Colin J.P. and Peypouquet J.P. (eds.), Ostracoda in the Earth Sciences*, Elsevier, Amsterdam, 157–173.
- Clarke K.R. and Warwick R.M., 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edn. PRIMER-E, Plymouth, 172 p.
- Durán C., Touya V., Anadón A. and Lanao M., 2009. Afección y control del mejillón cebra en la cuenca del Ebro. *Tecnol. Agua*, 307, 20–28.
- Durán C., Lanao M., Pérez L.P., Chica C., Anadón A. and Touya V., 2012. Estimación de los costes de la invasión del mejillón cebra en la cuenca del Ebro (periodo 2005–2009). *Limnetica*, 31, 213–230.
- Durán Lalaguna C. and Anadón Marco A., 2008. The zebra mussel invasion in Spain and navigation rules. *Aq. Invasions*, 3, 315–324.
- Elvira B., 1995. Native and exotic freshwater fishes in Spanish basins. *Freshwater Biol.*, 33, 103–108.
- Escrivà A., 2011. Biodiversitat del zooplàncton i microzoobentos a les aigües continentals de Vinaròs i el Baix Maestrat, Antinea, Vinaròs, 98 p.
- Escrivà A., Smith R., Aguilar-Alberola J.A., Kamiya T., Karanovic I., Rueda J., Shornikov E.I. and Mesquita-Joanes F., 2012. Global distribution of *Fabaeformiscandona subacuta*: an exotic invasive Ostracoda in the Iberian Peninsula? *J. Crustacean Biol.*, 32, 949–961.
- Figuerola J. and Green A.J., 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biol.*, 47, 483–494.
- Florencio M., Serrano L., Gómez-Rodríguez C., Millán A. and Díaz-Paniagua C., 2009. Inter- and intra-annual variations of macroinvertebrate assemblages are related to the hydroperiod in Mediterranean temporary ponds. *Hydrobiologia*, 634, 167–183.
- Forés E., Menéndez M. and Comín F.A., 1986. Contribución al conocimiento de crustáceos y rotíferos del Delta del Ebro. *Misc. Zool.*, 10, 105–111.
- Frisch D., Green A.J. and Figuerola J., 2007. High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds. *Aquat. Sci.* 69, 568–574.
- García-Berthou E., Boix D. and Clavero M., 2007. Non-indigenous animal species naturalized in Iberian inland waters. *In: Gherardi F. (ed.), Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats*, Springer, Dordrecht, 123–140.
- Geiger G., Alcorlo P., Baltanás A. and Montes C., 2005. Impact of an introduced Crustacean on the trophic webs of Mediterranean wetlands. *Biol. Invasions*, 7, 49–73.
- Gherardi F., 2007. Biological invasions in inland waters: an overview. *In: Gherardi F. (ed.), Biological invaders in inland waters: profiles, distribution and threats*, Springer, Dordrecht, 3–26.
- Hammer Ø., Harper D.A.T. and Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.*, 4, 1–9.
- Havel J.E., Lee C.E. and Zanden M.J.V., 2005. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? *Bioscience*, 55, 518–525.
- Karanovic I., 2012. Recent freshwater ostracods of the world. Crustacea, Ostracoda, Podocopida, Springer, New York, 608 p.
- Lepš J. and Šmilauer P., 2003. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 269 p.
- Margalef R., 1983. Limnología, Omega, Barcelona, 1010 p.
- Martins M.J.F., Vandekerckhove J., Mezquita F., Schmit O., Rueda J., Rossetti G. and Namiotko T., 2009. Dynamics of sexual and parthenogenetic populations of *Eucypris virens* (Crustacea: Ostracoda) in three temporary ponds. *Hydrobiologia*, 636, 219–232.
- McKenzie K.G. and Moroni A., 1986. Man as an agent of crustacean passive dispersal via useful plants – exemplified by Ostracoda *ospiti esteri* of the Italian ricefields ecosystem – and implications arising therefrom. *J. Crustacean Biol.*, 6, 181–198.
- Meisch C., 2000. Freshwater Ostracoda of Western and Central Europe, Spektrum Akademischer Verlag GmbH, Heidelberg, Berlin, 522 p.
- Meisch C., Fuhrmann R. and Wouters K., 1996. *Ilyocypris getica* Masi, 1906 (Crustacea, Ostracoda): taxonomy, ecology, life history, distribution, fossil occurrence and first record for Germany. *Trav. Sci. Mus. Nat. Hist. Nat. Lux.*, 23, 3–28.

- Mesquita-Joanes F., Smith A.J. and Viehberg, F., 2012. The ecology of Ostracoda across levels of biological organisation from individual to ecosystem: a review of recent developments and future potential. In: Horne D.J., Holmes J.A., Rodríguez-Lázaro J. and Viehberg F. (eds.), *Ostracoda as proxies for Quaternary climate change*, Developments in Quaternary Science Series, 17. Elsevier, Amsterdam, 15–35.
- Mezquita F., Griffiths H.I., Sanz S., Soria J.M. and Piñón A., 1999. Ecology and distribution of ostracods associated with flowing waters in the eastern Iberian Peninsula. *J. Crustacean Biol.*, 19, 344–354.
- Mezquita, F., Griffiths H.I., Domínguez M.I. and Lozano-Quilis M.A., 2001. Ostracoda (Crustacea) as ecological indicators: a case study from Iberian Mediterranean brooks. *Archiv. Hydrobiol.*, 150, 545–560.
- MMAMRM, 2011. Pest Risk Analysis on the introduction of *Pomacea insularum* (d'Orbigny, 1835) into the EU, Unpublished report, Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, 45 p.
- Moss B., 1998. Ecology of fresh waters, 3rd ed., Blackwell Science, Oxford, 557 p.
- Pérez-Quintana J.C., 2008. Revision of the distribution of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the Iberian Peninsula. *Aquat. Invasions*, 3, 355–358.
- Prat N., Real M. and Rieradevall M., 1992. Benthos of Spanish lakes and reservoirs. *Limnetica*, 8, 221–229.
- Riera J.L., Jaume D., de Manuel J., Morgui J.A. and Armengol J., 1992. Patterns of variation in the limnology of Spanish reservoirs: a regional study. *Limnetica*, 8, 11–123.
- Rossi V., Todeschi E.B.A., Gandolfi A., Invidia M. and Menozzi P., 2002. Hypoxia and starvation tolerance in individuals from a riverine and lacustrine population of *Darwinula stevensoni* (Crustacea: Ostracoda). *Arch. Hydrobiol.*, 154, 151–171.
- Schön I., Pinto R.L., Halse S., Smith A.J., Martens K. and Birky Jr. C.W., 2012. Cryptic species in putative ancient asexual darwinulids (Crustacea, Ostracoda). *PLoS ONE* 7, e39844.
- Smith A.J. and Delorme L.D., 2009. Ostracoda, In: Thorp J. and Covich A. (eds.), *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*, 3rd edn., Academic Press, London, 811–849.
- Sohn I.G., 1987. The ubiquitous ostracode *Darwinula stevensoni* (Brady and Robertson, 1870), re-description of the species and lectotype designation. *Micropaleontology*, 33, 150–163.
- SPPS Inc., 2010. 15.0 Brief Guide SPPS, SPPS Inc., Chicago, 179 p.
- Tachet H., Richoux P., Bournaud M. and Usseglio-Polatera P., 2000. Invertébrés d'eau douce. Systématique, biologie, écologie. CNRS Editions, Paris, 588 p.
- ter Braak C.J.F. and Šmilauer P., 2002. CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5), Microcomputer Power, Ithaca, 500 p.
- Valls L., Rueda J. and Mesquita-Joanes F., 2013. Dynamics of Ostracoda (Crustacea) assemblages in a Mediterranean pond system (Racó de l'Olla, Albufera Nat. Park) with focus on the exotic species *Candonocypris novaezelandiae* (Baird, 1843). *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.* 49, 237–247.

Capítol 5: Global distribution of *Fabaeformiscandona subacuta*: an exotic invasive Ostracoda on the Iberian Peninsula?



Andreu Escrivà, Robin J. Smith, Josep Antoni Aguilar-Alberola, Takahiro Kamiya, Ivana Karanovic, Juan Rueda, Evgeni I. Schornikov, and F. Mesquita-Joanes. 2012. *Global distribution of Fabaeformiscandona subacuta: an exotic invasive Ostracoda on the Iberian Peninsula?*

Journal of Crustacean Biology 32(6): 949-961

Resum ampliat

En aquesta tesi doctoral s'ha estudiat l'ecologia de comunitats d'invertebrats aquàtics a diferents escales i centrant l'atenció sobre diferents grups taxonòmics, partint d'una perspectiva més local fins a una escala major, focalitzar-se finalment en espècies del grup dels Ostracoda, pel seu interès particular.

Les llacunes i basses d'aigua en ambients mediterranis tenen una gran importància pel que fa a la seua biodiversitat, especialment a la Península Ibèrica, on els llacs de major grandària són escassos o artificials (embassaments). L'estudi d'aquests sistemes soms –i temporals, en molts casos- ens pot proporcionar patrons interessants al respecte no només de les comunitats que hi alberguen, sinó també sobre les capacitats dispersives de les distintes espècies i sobre la presència d'espècies no nadiues.

En aquest marc, compararem dos ambients d'aigua dolça muntanyencs, la Laguna de Bezas (3,5 ha) i la Laguna de Rubiales (2,1 ha), durant un cicle anual, enfocant l'estudi als grups de Rotifera i Crustacea. Aquestes basses estan situades a la província de Teruel, dins del Sistema Ibèric de la Península Ibèrica, i es troben separades per tan sols 4,5 quilòmetres. Comparteixen una altitud similar (1200 m aproximadament) i una conductivitat elèctrica relativament baixa (de 171 a 217 $\mu\text{S}/\text{cm}$), el que ens indica que s'alimenten principalment d'aigua de pluja. Tot i això, presenten diferències significatives: mentre que Bezas és semi-permanent (*sensu* Williams 2006) i només s'asseca completament durant episodis de sequera persistent, Rubiales és temporal i s'asseca de forma cíclica. Aquestes dos llacunes presenten també diferències importants en altres aspectes. La columna d'aigua a Bezas presenta un alt grau de transparència, i a l'ecosistema podem trobar-hi una comunitat de peixos (possible gràcies a l'hidroperíode i la introducció humana) i una densa coberta de macròfits. Per altra banda, Rubiales presenta una elevada terbolesa i absència de peixos i també de macròfits inicialment. Els resultats sobre la composició de les comunitats estudiades (rotífers i microcrustacis) són un reflex d'aquesta variabilitat ambiental, tot i la proximitat geogràfica.

Es realitzaren quatre mostreigs estacionals a cada llacuna, amb tres punts per a Bezas i dos per a Rubiales, completant un cicle anual. A la llacuna de Bezas, on vàrem identificar 60 taxa (entre les quals cap ostracode), trobàrem que els rotífers, menys sensibles a la pressió depredadora per part dels peixos, eren clarament dominants en número d'espècies i d'individus. Algunes espècies del plàncton i bentos identificades i que indiquen la presència d'aigua clara, poc mineralitzada i abundant vegetació submergida són *Eucyclops serrulatus*, *Daphnia longispina* i *Pleuroxus denticulatus* (aquesta última, considerada invasora al riu Danubi). A més, els canvis al nivell de l'aigua determinaren la superfície i volum de la llacuna, fortament influenciada pels macròfits, el que va comprovar-se com una variable important a l'hora d'estructurar la comunitat planctònica.

Per contra, a Rubiales es va trobar una comunitat planctònica distinta, amb organismes com *Daphnia atkinsoni*, *Mixodiatomus incrassatus* o *Streptocephalus torvicornis*, indicadors d'aigües temporals, poc mineralitzades, mancades de macròfits i tèrboles. Cal mencionar una fase final de major transparència a Rubiales, on al plàncton es detectaren espècies distintes (com *Macrothrix laticornis*) i on es constatà major abundància de macròfits. La comunitat d'ostracodes presenta un canvi marcat entre estacions, el que resulta coherent amb la dinàmica ecològica a una bassa temporal, sotmesa a la variable de l'hidroperíode i el canvi marcat de temperatures propi de la muntanya mediterrània. L'espècie termòfila *Heterocypris barbara* domina al període estival, mentre que a la tardor i l'hivern són altres les espècies dominants, de forma molt significativa *Ilyocypris biplicata* var. *anomala*, citada per primera vegada a Europa en el marc d'aquest treball. Aquests resultats contrasten de forma marcada amb l'absència total d'ostracodes a Bezas, on no s'hi trobaren ni tan sols restes subfòssils. És possible que s'hagen produït processos de colonització no exitosos, però per a confirmar-ho caldrien troballes de restes que no s'han produït en el marc dels mostrejos analitzats.

Tant la pressió de predació diferencial –i cal remarcar que no és absent a Rubiales, donat que alguns macroinvertebrats poden jugar un paper de predadors a la comunitat– com la coberta de macròfits i la presència de matèria orgànica (derivada dels distints usos antròpics dels hidrosistemes) poden explicar les diferències en la comunitat de microcrustacis i rotífers a aquestes dues llacunes muntanyenques.

Més enllà d'una comparació de sistemes propers que ens permeten testar fonamentalment la influència de l'hidroperíode (i com aquest influencia les característiques de la resta de la massa d'aigua), s'ha d'ampliar l'escala de l'estudi per tindre altres efectes espacials i ambientals en consideració. Per a això es mostrejaren distints ecosistemes aquàtics a una escala regional, triant com àrea d'estudi la comarca del Baix Maestrat, dins de la província de Castelló.

A l'hora d'abordar l'estudi d'un grup més nombrós de sistemes, l'enfocament que proporciona la teoria de metacomunitats és especialment útil. Aquesta incideix en com els efectes espacials i ambientals són els principals agents que estructuraven les comunitats, tot i que cal considerar les conseqüències del potencial de dispersió dels organismes i les barreres que s'hi puguin trobar, així com els factors relacionats amb el nínxol de les distintes espècies. Creiem que és una aproximació profitosa, en tant que les comunitats faunístiques d'aigües continentals proporcionen un grup d'organismes amb distintes grandàries, habilitats dispersives i adaptacions ambientals. Aquestes comunitats són afectades de forma preferent per variables ambientals, incloent-hi les limnològiques i les relacionades amb el clima; les variables espacials no s'han provat tan importants a l'hora d'estructurar-les.

Amb l'elecció de la comarca del Baix Maestrat es pretén cobrir un territori d'escala regional, però que alhora presenta un marcat gradient ambiental. De la mateixa forma, s'ha analitzat la fauna de macroinvertebrats, rotífers i microcrustacis (copèpodes, cladòcers i ostracodes), identificant-se sempre que era possible fins al nivell d'espècie.

Per a estudiar els efectes ambientals i espacials utilitzarem anàlisis de partició de variància, on les variables resposta foren la presència/absència per a les espècies (quan foren possibles d'identificar) de Rotifera, Branchiopoda, Copepoda, Ostracoda, Mollusca, Diptera, Hemiptera i Coleoptera. L'anàlisi es realitzà amb una sèrie d'Anàlisis de Correspondències Canòniques (CCA, per les sigles en anglès) parcials, amb selecció cap endavant de variables. Les variables ambientals introduïdes incloïen paràmetres majoritàriament limnològics; les variables espacials van consistir en dbMEMs (distance-based Moran Eigenvector Maps).

Els resultats dels mostreigs ens mostren hàbitats d'aigües moderadament alcalines, amb una esperada alta variabilitat de la conductivitat i percentatges

elevats d'oxigen dissolt, així com concentracions relativament baixes dels nutrients analitzats. Es van identificar 164 taxons, dels quals 41 rotífers, 7 copèpodes, 14 cladòcers, 22 ostracodes i 80 macroinvertebrats.

Els resultats de les anàlisis parcials de CCA mostren com un ventall limitat de variables ambientals contribueixen significativament a l'hora d'explicar l'estructura de la metacomunitat de tots els grups estudiats. En canvi, les variables espacials van resultar no ser significatives en tres grups: Rotifera, Copepoda i Hemiptera. Els efectes ambientals purs condicionen més que els espacials per a tots els taxons analitzats, exceptuant els Coleoptera i Diptera (als quals els efectes purs, tant ambientals com espacials, no eren significatius), essent Branchiopoda i Ostracoda els únics grups amb efectes espacials significatius. Els resultats també indiquen que no pareix haver-hi una correlació clara entre ambdós (espacial i ambiental), com s'havia suggerit en treballs previs.

Els invertebrats dels ecosistemes estudiats presenten doncs efectes ambientals significatius, claus a l'hora d'estructurar les seues comunitats, el que ens permet assimilar-los (o aproximar-los) als models d'*species-sorting* o *mass-effects*. Aquestos resultats són coherents amb la literatura prèvia (Cottenie 2005), que exposava que la major part de les metacomunitats estudiades d'arreu del món estaven estructurades degut a les dinàmiques d'*species-sorting*, seguida d'una combinació d'aquesta amb *mass-effects*.

De qualsevol forma, i més que intentar posar etiquetes, hi ha més conclusions rellevants que poden extreure's a partir de les dades estudiades, referides als efectes de nínxol o de la dispersió de cada grup. És destacable que els rotífers, el grup més divers en nombre d'espècies identificades, presente el percentatge més baix d'explicació de la seua estructura degut a les variables espacials (no significatives) i ambientals (significatives), coherent amb el fet de ser un grup taxonòmic al qual moltes espècies tenen una distribució molt àmplia. Altres grups amb baixa (i no significativa) capacitat explicativa dels efectes espacials foren els Hemiptera (voladors) i Copepoda (dispersors passius), ambdós considerats bons colonitzadors. Els mol·luscos, com podia esperar-se donades les seues pobres capacitats dispersives, mostren un important efecte espacial, però també ambiental. Tanmateix, efectes espacials significatius purs només es trobaren als Branchiopoda i Ostracoda, que es dispersen de forma passiva. Al cas dels Diptera i Coleoptera, tot i que afectats per efectes ambientals i efectes espacials de gran

escala, no podem diferenciar entre l'efecte del nínxol i els efectes relatius als processos de dispersió, donat que els efectes ambientals i espacials purs no varen ser trobats com a significatius.

Els nostres resultats, a més, ens parlen d'ecosistemes heterogenis influenciats per un gradient altitudinal, que no s'acoblen al marc d'alguns estudis previs, als quals s'hi incideix de forma preferent a les basses (Soininen et al. 2007) i s'hi troba que pot existir una forta influència de l'espai als processos d'estructuració de les comunitats. Per altra banda, Grönroos et al. (2013) troben un efecte espacial negligible en metacomunitats de macroinvertebrats de rius. Els nostres resultats, doncs, no encaixen en cap dels dos marcs, però en consonància amb Heino et al. (2015) i donat que els efectes espacials depenen dels tipus d'organisme, pren força la idea de que la habilitat dispersiva és un dels factors més importants a l'hora d'estructurar les metacomunitats aquàtiques. En eixe sentit, el treball de De Bie et al. (2012) troba una relació inversa entre ambdós factors, mentre que nosaltres no trobem tal relació entre espai i ambient. Una de les causes pot ser el mencionat gradient ambiental, especialment si el contrastem amb l'àrea i sistemes d'estudi de De Bie et al. (2012), molt més homogenis. A banda, les qüestions metodològiques poden tindre un cert pes, fonamentalment referides a que vàrem ser capaços d'identificar fins al nivell d'espècie ostracodes, rotífers, copèpodes i cladòcers, mentre que en altres estudis, per la complexitat inherent a l'anàlisi taxonòmic, es deixen en nomenclatura oberta (com nosaltres hem fet al cas de determinats grups de macroinvertebrats).

Els nostres resultats ens permeten doncs concloure que la major influència a l'hora d'estructurar comunitats d'invertebrats correspon als efectes ambientals, en contraposició a uns efectes espacials que només són rellevants en determinats grups taxonòmics.

De la mateixa forma que s'ha incidit a l'escala i gradient pel que respecta a l'estudi que acabem de detallar, s'estudiaren també posteriorment les metacomunitats de rius amb bona qualitat ambiental de distintes conques d'arreu de la Península Ibèrica, focalitzant les anàlisis en un grup taxonòmic: els ostracodes. Els ecosistemes estudiats ens permeten introduir una variable de connectivitat amb la qual testar hipòtesis sobre la major connectivitat (i per tant menor efecte espacial a nivell intra-conca) dels sistemes lòtics, que es contraposen als ecosistemes lèntics on s'hi han desenvolupat la majoria d'estudis de

metacomunitats aquàtiques. Els ostracodes, a més, han demostrat ser dependents de les variables fisicoquímiques (especialment pel que fa a la fisicoquímica), però alhora presenten un grau relativament elevat d'endemicitat i distribucions més restringides que altres grups similars, com cladòcers o copèpodes, donades les seues limitades habilitats dispersives.

Per a fer-ho, es portà a terme un mostreig d'aigües corrents a distintes estacions i dins les àrees determinades per 7 confederacions hidrogràfiques, tot i identificant fins al nivell d'espècie tots els exemplars d'Ostracoda: 41 espècies, trobades en 147 de les 228 mostres, de les quals tan sols una és considerada com a exòtica (*Fabaeformiscandona subacuta*, que ja havia aparegut als mostresos anteriors al Baix Maestrat), tot i que altres poden ser considerades d'origen incert. S'analitzaren també 24 variables ambientals *in situ*, al laboratori i mitjançant un SIG (Sistema d'Informació Geogràfica), incloent la qualitat ecològica obtinguda segons índexs de macroinvertebrats aquàtics.

Les dades sobre la presència d'ostracodes van ser processades mitjançant distints tractaments estadístics. Una Anàlisi de Components Principals (PCA, per les seues sigles en anglès) s'utilitzà per condensar l'ambient i la fisicoquímica, trobant-se l'altitud i la temperatura de l'aire foren les variables amb les quals es relacionava millor la variació de l'hàbitat. Un Model Linear Generalitzat (GLM, per les seues sigles en anglès) va ser emprat per a desvetllar quines variables ambientals es relacionaven amb la presència d'Ostracoda vius. De les sis que en resultaren, el rang de temperatures, l'alcalinitat, la pendent i l'índex IASPT (Iberian Average Score Per Taxon) mostraren una influència negativa a la presència d'ostracodes, mentre que l'índex IBMWP (Iberian Bio-Monitoring Working Party) i la concentració dels nitrats mostraren una relació positiva.

El grup de variables seleccionades per la selecció cap endavant a l'anàlisi CCA incloïen la conductivitat (5,2%), la mitjana de la temperatura de l'aire (4,6%), la pendent (2,3%) i altres amb menor contribució. De les 30 PCNM (Principal Coordinates of Neighbour Matrices; variables espacials basades en la distància entre punts de mostreig) obtingudes se'n seleccionaren 11, la major part de les quals relacionades amb escales espacials grans. Els resultats del CCA mostraren com tant l'ambient (pur: 4,1%) com l'espai (pur: 6,7%) contribueixen de forma significativa a estructurar la comunitat d'ostracodes (conjuntament: 20,9%; solapament 10,1%). A l'ordenament resultant del CCA el principal eix de

variabilitat està relacionat de forma positiva amb la pendent, l'IMBWP i la coordenada espacial (PCNM) PC4, i de forma negativa amb la conductivitat de l'aigua, temperatura de l'aire i la PC7. Aquesta ordenació separa de forma molt clara les mostres del riu Tajo, on apareixen espècies característiques (*Potamocypris zschokkei* o *Candona meerfeldiana*) de les de la resta de conques. El segon eix separa clarament les mostres obtingudes de la conca Xúquer de la resta.

D'acord amb els nostres resultats, és poc esperable trobar ostracodes en rius d'alta energia de flux i un règim ample de variació de temperatures, dels quals a més podem inferir en base a la resta de dades una baixa presència de pol·lució orgànica. Tot i que és possible que hi estiguen presents en determinats casos, la baixa densitat de les poblacions pot resultar un biaix al mostreig si es fa conforme als protocols estàndard (caldria incidir a l'hàbitat intersticial).

Les influències espacials (en particular aquelles relacionades amb la Serralada Central), a més del conegut efecte de les ambientals, són agents significativament estructuradors a la metacomunitat d'ostracodes, en contrast amb altres comunitats d'invertebrats lòtics, i en consonància amb treballs previs (De Bie et al. 2012) que remarquen la influència del mode de dispersió. El solapament entre la influència ambiental i espacial pot explicar-se donat que els gradients ambientals es troben inserits a determinades àrees. Els patrons de distribució associats a dinàmiques climàtiques han d'introduir-se també dins del marc de processos biogeogràfics a llarg termini.

En contrast amb els rius de muntanya que presenten una bona qualitat ambiental, poca concentració de nutrients i índexs biòtics amb puntuacions altes, ens trobem els embassaments com a paradigma de sistemes aquàtics pertorbats i gestionats per l'ésser humà. El règim hídric és completament artificial, a banda d'existir-hi barreres evidents per al trànsit de fauna. En aquest context, es van estudiar durant els estius i hiverns de dos anys consecutius els ostracodes de la zona central de 24 embassaments de la Conca Hidrogràfica del Xúquer, dominada pels rius Túria i Xúquer. És important remarcar que es tracta d'una àrea d'estudi a la qual els llacs naturals de certa grandària són pràcticament inexistent, pel que els embassaments podrien jugar un paper ecològic important. Un d'eixos rols podria ser el de nous hàbitats que poden ser colonitzats per a espècies exòtiques, més encara quan alguns autors els han definit com a "pedres des d'on saltar" (*stepping stones*), i quan s'ha comprovat que alguns d'ells alberguen importants

poblacions de fauna al·lòctona, des de mol·luscos (*Dreissena polymorpha*) fins a distintes espècies de peixos, com la perca americana (*Micropterus salmoides*).

La mostra d'ostracodes es recol·lectà amb una draga; els macroinvertebrats van ser utilitzats per al càlcul de l'índex de diversitat de Shannon, com a indicador de l'estat de la comunitat d'invertebrats. Es realitzà una regressió logística binària multivariant per a comprovar els efectes de les variables ambientals (la majoria de les quals presentava un ventall molt ampli) a la presència dels ostracodes. També es realitzà una anàlisi de similituds (ANOSIM) i una de percentatge de similaritat (SIMPER) per a comparar les comunitats trobades tant a les diferents estacions com entre els embassaments i els rius de la conca (utilitzant les dades prèvies de Mezquita et al. 1999). Una anàlisi CCA ens permeté relacionar la composició d'espècies amb les variables ambientals dels embassaments.

En les 95 mostres analitzades trobàrem un total de 351 individus, pertanyents a 22 espècies d'ostracodes. D'entre totes elles, destaquen les dominants (*Ilyocypris gibba*, *Darwinula stevensoni*), les primeres cites per a la Península Ibèrica (*Ilyocypris getica*) i les espècies exòtiques (*Fabaeformiscandona subacuta* i *Candonocypris novaezelandiae*). 43 foren els taxons de macroinvertebrats identificats, d'entre les quals també cal destacar-ne dues espècies exòtiques: *Dreissena polymorpha* i *Procambarus clarkii*.

Segons la regressió logística, la presència d'ostracodes sembla estar relacionada de forma positiva amb la diversitat de macroinvertebrats i el volum de l'embassament, i de forma negativa amb la concentració de fòsfor. L'ANOSIM ens permet separar les mostres de rius i reservoris, separació que el SIMPER atribueix principalment (>50%) i de forma descendent a *Herpetocypris brevicaudata*, *Ilyocypris gibba*, *Cypridopsis vidua*, *Limnocythere inopinata*, *Ilyocypris inermis*, *Isocypris beauchampi* i *D. stevensoni*. Les diferències entre les comunitats d'ostracodes entre estacions de l'any només són significatives quan es prenen les dades d'individus vius (no de les seues restes). L'anàlisi CCA explica un percentatge relativament baix de dades (eix 1: 5.0%, eix 2: 4,4%) i una forta correlació d'espècies-ambient.

Els resultats, doncs, ens permeten en primer lloc parlar de l'expansió de l'àrea de distribució d'algunes espècies exòtiques (*C. novaezelandiae*, *F. subacuta*), algunes de les quals (*I. beauchampi*) podrien trobar vies de dispersió més ràpides

en un context de canvi climàtic. Els ostracodes, que no foren trobats a totes les mostres, són més probables d'ésser detectats a embassaments de gran volum i pobres en nutrients, que alhora alberguen una elevada diversitat de macroinvertebrats, el que és coherent amb la limnologia d'aquestes masses d'aigua i la presència de condicions anòxiques en determinades zones i períodes. També podem concloure que hi ha una diferència clara entre els ambients lèntics i lòtics, i que el tipus d'hàbitat, tot i la connexió de la xarxa hídrica, és determinant a l'hora d'estructurar les comunitats d'ostracodes. L'estacionalitat també hi influeix, tot i ser hàbitats gestionats de forma artificial i als quals les variacions hídriques són distintes a les dels rius als quals estan connectats.

Aquests ecosistemes, que difereixen dels rius que els alimenten, poden per tant jugar el paper de nodes des dels quals les espècies exòtiques puguen dispersar-se, més encara si tenim en compte altres vectors de dispersió a banda del flux d'aigua, com ho és l'avifauna (que a més buscarà aquests ambients, donada l'escassetat de llacs naturals a la regió) o també l'ús humà de l'ecosistema (recreacional, agrícola, etc.)

I per a entendre millor les dinàmiques de colonització d'una espècie no nadiua d'ostracode, ens vàrem fixar a un cas concret, el de *Fabaeformiscandona subacuta* (Yang 1982). Realitzàrem distintes campanyes de mostreig en la Península Ibèrica i Japó, així com una revisió bibliogràfica exhaustiva i sistemàtica de la seua distribució global, bé sota sinònims (*Fabaeformiscandona japonica* i *Fabaeformiscandona sangganheensis*) o bé arran d'identificacions errònies.

Resulta interessant fixar-s'hi en aquesta espècie per diversos motius, un dels quals és el menyspreu habitual a les invasions d'invertebrats d'aigua dolça, excepció feta d'aquelles espècies amb un impacte econòmic rellevant (com *D. polymorpha* o *P. clarkii*). Més encara al cas dels ostracodes, el potencial invasor dels quals es desconeix quasi per complet i es limita a uns pocs hàbitats, com arrossars, i sense detectar espècies amplament escampades.

La descripció de Yang (1982)(en Hou et al. 1982), qui assignà l'espècie al gènere *Candona*, es realitzà a partir de sediments neògens a Xina. Posteriorment, Schornikov (2004) la va transferir al gènere *Fabaeformiscandona* Krstic 1972, i considerà sinònims a *Candona sangganheensis*, descrita a sediments pleistocens xinesos, i *Fabaeformiscandona japonica*, una espècie japonesa recent descrita per Okubo (1990).

Es van descriure de forma acurada les diferències amb *F. holzkampfi* (tant a les valves com als òrgans i apèndixs). Aquestes diferències morfològiques, tot i que subtils, ens permeteren reassignar a aquesta espècie les cites de *Candona holzkampfi* d'Armengol (1978), Chen (1982), Mezquita i Sanz-Brau (1997), les de *Fabaeformiscandona holzkampfi* de Karanovic (2007), les de *Fabaeformiscandona cf. japonica* de Savatelaniton i Martens (2009) i els espècimens identificats com a *Candona* sp. 1 per Torres Saldarriaga i Martínez (2010). Altres treballs consultats no presentaven fotografies o dibuixos dels caràcters distintius, i una cita de *Candona inexpecta* (Chapman 1963) no va poder ser assignada, donat que inclou material gràfic de distintes espècies de Candoninae.

La distribució global, incrementada de forma notable arran dels nostres resultats, comprèn Japó, Corea del Sud, Xina, Rússia, Tailàndia, Austràlia, Colòmbia i Espanya. En aquest últim estat només es coneix la distribució a l'àrea mediterrània, el que ens fa pensar que incrementant l'esforç de mostreig podem esperar noves cites. Tanmateix, considerem molt important remarcar que no s'ha trobat en cap dipòsit Pleistocè o de l'Holocè mitjà a la Península Ibèrica, com tampoc s'ha trobat a Europa.

Les nostres dades ens indiquen que *F. subacuta* prefereix hàbitats d'aigües dolces permanents, amb l'excepció dels arrossars, els quals nogensmenys es troben connectats a sèquies i canals. També pareix intuir-se una predilecció per hàbitats amb modificació humana (cultius, basses urbanes, embassaments). A Japó és una espècie comuna al llac Biwa, on presenta les majors abundàncies a la zona litoral; s'hi troba també en arrossars i basses antropitzades, mentre que a Rússia s'ha recol·lectat a un hàbitat amb elevats índex de pol·lució (llac Khanka).

La distribució disjunta de *F. subacuta* presenta sens dubte interrogants, però podem avançar algunes conclusions. En primer lloc, és improbable que siga originària de la Península Ibèrica, donada la seua absència de dipòsits fòssils i el buit de cites a Europa. En segon, parlem d'una distribució global, certament, però extremadament disjunta: l'est d'Àsia, Austràlia, la Península Ibèrica i Colòmbia, el que ahora ens indica que probablement ha establert poblacions fora de la seua àrea d'origen. Això i la presència com a espècie no nadiua a la Península Ibèrica es pot vore reforçat pel fet que s'hi troba a ambients modificats per l'ésser humà. Cal afegir, a més, que només apareix als estudis i mostreigs més recents (des de la dècada de 1970 ençà), i que a ambients on s'hi ha trobat en testimonis

paleolimnològics (l'Albufera de València) apareix als més recents (<100 anys) i no als més antics. Les colonitzacions d'invertebrats exòtics a sistemes d'aigües continentals no són infreqüents, i tenen distints vectors de dispersió molt eficients: l'aigua de llast, el transport de mercaderies on hi puguem perviure (com pneumàtics o plantes ornamentals), les aus (tant al tracte intestinal com a plomes i potes) i fins i tot el comerç de llavors, on podrien sobreviure formes de resistència.

Tot i que les aus poden migrar llargues distàncies, les rutes est-oest a través d'Euràsia no són freqüents, i especulem per tant amb una introducció facilitada per l'activitat humana, entre les quals no cal descartar aquelles lligades a la gestió i cultiu dels arrossars. Mostreigs futurs seran necessaris per tal de determinar si ha tingut èxit l'esdeveniment colonitzador o, per contra, ha estat un esdeveniment de curta durada i no s'han establert poblacions.

Referències

- Armengol J. 1978. Los crustáceos del plancton de los embalses españoles. *Oecologia aquatica* 3: 3-96
- De Bie T, De Meester L, Brendonck L, Martens K, Goddeeris B, Ercken D, Hampel H, Denys L, Vanhecke L, Van der Gucht K, Van Wichelen J, Vyverman W, Declerck SA. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecol Lett* 15(7): 740-747
- Chapman MA. 1963. A review of the freshwater ostracods of New Zealand. *Hydrobiologia* 22: 1-40
- Chen S. 1982. Atlas of animals in China, Crustacea, Subclass, Ostracoda. Science Press, Beijing: 48-63 [en xinès]
- Cottenie K. 2005 Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett*. 8(11): 1175-1182
- Grönroos M, Heino J, Siqueira T, Landeiro TV, Kotanen J, Bini LM. 2013. Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecol Evol* 3: 4473-4487
- Heino J, Melo AS, Siqueira T, Soininen J, Valanko S, Bini LM. 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwat Biol* 60: 845-869

- Hou YT, Chen TC, Yang HG, Ho JD, Zhou QC, Tian MQ. 1982. Cretaceous-Quaternary ostracode fauna from Jiangsu. Geological Publishing House, Pekin. [en xinès].
- Karanovic I. 2007. Candoninae ostracodes from the Pilbara Region in Western Australia. *Crustaceana Monographs* 7. Brill, Leiden.
- Mezquita F, Sanz-Brau A. 1997. New Records of the Genus *Fabaeformiscandona* Krstić, 1972 (Ostracoda) From the Iberian Peninsula. *Crustaceana* 70: 504–507
- Okubo I. 1990. Sixteen species of freshwater ostracoda from Japan (Freshwater Ostracoda from Japan, XV). *Bulletin of the Biogeographical Society of Japan* 45: 39–50
- Savatenalinton S, Martens K. 2009. On a freshwater species of the genus *Sanyuania* Zhao and Han, 1980 (Crustacea, Ostracoda, Loxoconchidae) from Thailand, with a discussion on morphological evolution of the freshwater Loxoconchidae. *J Nat Hist* 43: 259–285
- Schornikov EI. 2004. Classis Ostracoda - Shelled Crustacea. Chapter III. Annotated list of biota of the islands. En: Tyurin AN (ed.), *Far-Eastern Marine Biosphere Reserve. Biota. Dal'nauka, Vladivostok* 2: 458–465 [en rus].
- Soininen J, Kokocinski M, Estlander S, Kotanen J, Heino J. 2007. Neutrality, niches and determinants of plankton metacommunity structure across boreal wetland ponds. *Ecoscience* 14:146–154
- Torres-Saldarriaga A, Martínez JI. 2010. Ecology of non – marine ostracoda from La Fe reservoir (El Retiro, Antioquia) and their potential application in paleoenvironmental studies. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 34(132): 397–409
- Williams DD. 2006. *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, Oxford.

Discussió global i perspectives

Factors estructuradors de les comunitats d'invertebrats aquàtics.

Que la temporalitat i el balanç hídric són un dels factors més influents a l'hora de determinar la biota dels sistemes aquàtics és un fet conegut (Williams, 2006). Si exclouem variables geogràfiques i espacials, podem aïllar de forma notable l'efecte d'aquestes variacions del nivell d'aigua sobre les comunitats aquàtiques, com hem pogut comprovar al cas de les llacunes de Bezas i Rubiales, on aquest factor es constitueix com al major condicionant de la fauna estudiada. A més de l'efecte de l'hidroperíode sobre els rotífers i microcrustacis (copèpodes, cladòcers i ostracodes), aquests grups mostren una marcada variació estacional (Boix et al. 2011, Claps et al. 2011) i successió ecològica al llarg del temps (Ruhí et al. 2009, 2013, Antón-Pardo et al. 2013), que fa que segons el moment de l'estudi trobem distintes espècies dominants front a altres, com també hem vist nosaltres (Escrivà et al. 2010). Malgrat l'efecte fonamental de l'hidroperíode, hi ha altres factors ambientals que són també essencials a l'hora d'estructurar les comunitats aquàtiques, especialment en el curt-mitjà termini, com ara la temperatura, la composició iònica, la producció primària, la concentració d'oxigen o els nutrients (Williams, 2006; Lampert & Sommer, 2007). A més, en augmentar l'àrea d'estudi, podem trobar-nos un major gradient ambiental, especialment a l'hora d'estudiar ambients heterogenis (capítol segon), així com un augment del pes dels efectes geogràfics sobre la capacitat dispersiva dels organismes (Heino et al. 2015, capítol tercer). Això ens porta a considerar d'alguna manera l'espai en l'organització de les comunitats aquàtiques, i contrastar la visió teòrica de la metacomunitat.

Metacomunitats d'invertebrats aquàtics: comparació d'efectes espacials i ambientals.

Passar de parlar de comunitats a parlar de metacomunitats ens permet introduir les variables espacials i els factors dispersius, i per a aconseguir-ho cal ampliar l'escala, com hem fet al segon capítol. Ací ens trobem amb una àrea

d'estudi heterogènia (la comarca del Baix Maestrat) on la variable ambiental i espacial van fortament lligades, al tractar-se d'un territori amb un marcat gradient ambiental estructurat espacialment (de costa a l'interior, de zones baixes a la muntanya) i una notable varietat de masses d'aigua. Aquesta conjunció, junt al fet que l'escala espacial no siga suficientment ampla, pot explicar que els efectes ambientals trobats siguen més forts i estiguen presents en més grups que no els espacials, i també que, en contrast amb les troballes de De Bie et al. (2012), no aparega relació inversa entre les components espacials i ambientals. Caldria doncs ampliar l'escala espacial per veure si aquest efecte s'incrementa front a l'ambiental. Les respostes de les metacomunitats d'invertebrats, tal i com era esperable, han estat significativament distintes segons el grup estudiat; el fet d'haver realitzat una identificació taxonòmica detallada per als distints grups estudiats ens permet observar les diferències existents entre ells. La clau d'aquestes diferències rau, en gran part, en les dispars habilitats dispersives, que permeten que colonitzadors actius o bons dispersors passius mostren una baixa influència de la component espacial en l'organització de les seues comunitats.

A la comarca del Baix Maestrat la major part de les metacomunitats corresponents als distints grups estudiats s'adscriuen als models de *species-sorting* i *mass-effects*. És a dir, que la distribució de la majoria d'organismes aquàtics responen a una constricció adaptativa en relació al seu nínxol ecològic i en relació al tipus d'ambients; i de manera secundària i més feble també a les seues capacitats dispersives en relació a les barreres geogràfiques que s'hi puguen trobar. Aquestes troballes estan en concordança amb altres recents relatives a distints grups d'organismes, on s'hi remarca la importància dels efectes ambientals, tot i que també hi afecta secundàriament l'espai (Cottenie 2005).

Malgrat aquestos patrons generals, podem esperar que les restriccions espacials prenguen una rellevància major si ampliem l'escala geogràfica, com ara troben Soininen et al. (2011) estudiant les comunitats de procariotes i eucariotes de llacs de Finlàndia. Així, al treball sobre els ostracodes de rius de la Península Ibèrica també hem vist com augmentava el percentatge de variància explicada de l'espai front a l'ambient, en contrast amb els resultats anteriors, als quals trobàvem una major predominança de l'ambient.

Trobem per tant que s'haurà de considerar la possibilitat d'incorporar en futurs estudis altres ambients aquàtics (fonts, llacunes i basses temporals,

embassaments...), mantenint l'escala espacial ampla, per a comprovar que efectivament l'espai supera en força explicativa a l'ambient. Podem preveure que l'ambient serà capaç d'explicar en major mesura les comunitats i distribució dels ostracodes, donada la heterogeneïtat de sistemes i les diferències entre la fauna d'aquestos (Mezquita et al. 2005). Ampliar en futurs estudis els taxons estudiats, a més de l'escala espacial, permetrà avaluar també els efectes de la variació en les habilitats dispersives i com es constitueixen en un dels principals factors explicatius de l'estructura de les comunitats (Heino et al. 2015).

De qualsevol forma, i com s'ha tractat adés a la introducció, hem de remarcar que alguns autors (Winegarder et al. 2012, Heino et al. 2015) indiquen que, en comptes d'intentar encabir els resultats en algun dels models de metacomunitats presentats per Leibold et al. (2004), com nosaltres hem fet en alguns estudis previs, caldria focalitzar més en els efectes del nínxol front a les capacitats dispersives.

Però, què hi ha dels condicionaments del passat, de la història pròpia de les comunitats biològiques? Encara que el temps s'ha incorporat de forma molt limitada als estudis sobre les metacomunitats, cal considerar-lo com un dels factors que pot afectar de forma significativa a les mateixes. En este sentit, els efectes de prioritat (Shulman et al. 1983, Poquet i Mesquita-Joanes 2011, Curry et al. 2012) haurien d'incorporar-se als models i a les anàlisis de dades empíriques. Al cas particular dels ostracodes, a més, ens permeten treballar amb comunitats passades gràcies a les restes subfòssils, el que ens proporciona una ferramenta explicativa basada en les comunitats passades, i que s'ha comprovat que té molta potència predictora (Castillo-Escrivà et al. in prep) Aquestes comunitats prèvies a la fauna activa detectada durant el mostreig ens permetran també, de forma molt particular, avaluar detalladament els processos exitosos i fallits de colonització d'espècies exòtiques d'Ostracoda, un problema relacionat amb la capacitat invasora dels nous colonitzadors.

Ecologia d'Ostracoda: les espècies exòtiques

Els ostracodes exòtics detectats al llarg dels mostreigs realitzats en aquest treball, així com l'anàlisi de l'ecologia de l'espècie d'origen asiàtic *Fabaeformiscandona subacuta*, ens permeten afirmar que, contràriament al que ocorre amb altres invasions d'invertebrats aquàtics, no produeixen efectes detectables sobre la biota dels ecosistemes colonitzats. D'aquesta forma, serien el que Bauer (2012) planteja com a "passatgers" del canvi que ja s'està produint als ecosistemes, més que com a forces directes que impulsen aquest canvi (tot i que puguen interactuar-hi de forma més o menys intensa). Aquesta concepció de les espècies invasores, que s'allunya del paradigma tradicional, entronca amb una visió com la de Davis et al (2011), que propugna que el focus sobre l'estudi i gestió de les espècies no nadiues pivote cap a les afeccions a l'ecosistema i la resta de la biota, més que centrar-nos en el seu origen.

Tanmateix, i tot i la manca d'impactes directes observables, l'estudi dels ostracodes sí que pot ajudar-nos a entendre els processos de dispersió i colonització d'hàbitats aquàtics. Així, els nostres treballs reforcen la concepció dels embassaments com a *stepping stones* (localitats des d'on saltar i expandir la distribució), tal i com exemplifica Havel et al. (2005). Aquesta definició pot xocar amb la idea de que aquestes "pedres des d'on saltar" són ambients isolats en un context al qual hi ha barreres evidents per a la dispersió dels organismes, com ocorre amb les basses desconnectades (Lampert i Sommert 2007). Tanmateix, és consistent amb la troballa que presentem respecte a la diferència de comunitats trobades entre rius i embassaments de la mateixa xarxa hidrològica, a la qual aquestos ambients lèntics es comporten de forma distinta i presenten, a més a més d'altres característiques, una menor riquesa a la comunitat de macroinvertebrats, com apunten entre altres García de Jalón et al. (1992). Aquesta menor diversitat és rellevant en tant que és reconeguda com una de les causes principals per les quals un ambient pot augmentar la seua susceptibilitat a ésser envaït per una espècie no nadiua (Sax i Brown 2000).

Els embassaments estudiats (corresponents a la demarcació de la Confederació Hidrogràfica del Xúquer) presenten, segons les nostres dades, una presència significativament major d'espècies exòtiques que els rius als quals estan connectats, el que indica que ací pesa més l'ambient que la connectivitat. L'ús

intensiu que se'n fa per part de l'entorn humà (activitats productives i recreatives) facilita la disseminació de les espècies amb altes capacitats dispersives; un cas paradigmàtic el representa *Dreissena polymorpha*, a causa de la qual s'han hagut d'implementar estrictes mesures de neteja als embassaments ibèrics on es troba present (Durán et al. 2010). Per últim, i tal i com apunten Riera et al. (1992), la colonització d'aquests ecosistemes artificials, la majoria dels quals encara no arriba a un segle d'antiguitat, està encara en progrés, i podem esperar per tant que continuen actuant com a nodes dispersius que faciliten la progressió d'espècies exòtiques.

En canvi, les dades relatives a rius de la Península prèviament seleccionats com ambients d'alta qualitat ens mostren la baixa incidència d'espècies exòtiques, el que és coherent amb les barreres dispersives de les localitats i també amb una certa resiliència de l'ecosistema front a pertorbacions externes.

Tot plegat, amb les nostres dades i nous estudis, com el de Castillo-Escrivà et al. (in prep) a Castella-La Manxa o el de Scharf et al. (2014) a diferents indrets europeus i africans, on s'ha trobat recentment l'espècie exòtica *Candonocypris novazaelandiae*, hipotetitzem que és possible que existisca un biaix de mostreig, que podria implicar una subestimació de la presència d'Ostracoda invasors. Els ecosistemes tradicionalment considerats com a susceptibles d'esser envaïts hauran de ser estudiats més intensament, donat que continuen trobant-se noves cites d'espècies exòtiques sense presència prèvia (per a arrossars, vore Valls et al. 2014).

La distribució de *F. subacuta*, l'espècie de la qual es realitzà un estudi exhaustiu, també és susceptible de patir aquest biaix de mostreig tot i la revisió de mostres, col·leccions i bibliografia, en tant que nous mostrejos continuen identificant l'espècie en nous hàbitats, especialment després de la troballa de Torres-Saldrriaga i Martínez (2010). En aquest context, la futura recerca ha d'encaminar-se cap a la dilucidació de les vies dispersives preferents, de les quals es proposen un ventall d'opcions factibles i amb suport de la literatura, però que s'hauran de provar que són canals actuals de flux d'individus de *F. subacuta*. D'entre els possibles, la recerca haurà d'investigar sens dubte la capacitat de les aus aquàtiques per a transportar propàguls o individus viables de *F. subacuta*, ja que aquesta via és sobradament coneguda com un canal dispersiu a curta, mitjana i fins i tot, dependent de les rutes migratòries, a llarga distància (Figuerola i Green

2002). També haurà d'incidir a les provades relacions entre *F. subacuta* i els arrossars, no només al transport a curta distància com ocorre amb altres espècies exòtiques (ex. Halwart 1994) ja que la susceptibilitat del comerç de l'arròs a transportar distints organismes acompanyants és coneguda des de fa temps (Miyers 1934). La direcció d'aquest flux, a més, ha de ser determinada amb una major contundència, perquè si bé totes les proves biogeogràfiques i ecològiques apunten a un origen asiàtica de l'espècie (Escrivà et al. 2012), calen anàlisis genètiques que clarifiquen la procedència. Tanmateix, i en base als nostres resultats, podem afirmar que aquestes anàlisis comptarien amb dificultats intrínseques, com la poca densitat i les dificultats de mostreig de l'espècie, el que no gensmenys no hauria d'impedir que es realitzaren per tal de tancar satisfactòriament la qüestió.

Podem extrapolar l'ecologia dels ostracodes exòtics als altres grups estudiats? Les nostres dades ens indiquen que amb certes dificultats. Si bé comparteixen vectors de dispersió i limitacions ambientals, també és cert que presenten particularitats pròpies, com la presència de restes subfòssils (Rodríguez-Lázaro i Ruiz-Muñoz 2012), el que ens permet tindre un millor registre sobre esdeveniments colonitzadors. Considerem altament interessant que hi haja continuïtat en la recerca a curt i mitjà termini d'aquest grup de crustacis, per tal d'aprofundir a la recerca del paper estructurador de l'espai i l'ambient en el marc de les metacomunitats, així com de l'estudi de processos d'invasió i colonització d'ecosistemes aquàtics, més encara en un context de canvi climàtic al qual les reconstruccions paleoambientals seran necessàries,

Referències

- Antón-Pardo M, Olmo C, Soria JM, Armengol X. 2013. Effect of restoration on zooplankton community in a permanent interdunal pond. *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.* 49: 97–106
- Bauer JT. 2012. Invasive species: “back-seat drivers” of ecosystem change? *Biol Invasions* 14:1295–1304
- Boix D, Magnusson AK, Gascón S, Sala J, Williams DD. 2011 Environmental influence on flight activity and arrival patterns of aerial colonizers of

- temporary ponds. Patterns of aerial colonizers of temporary ponds. *Wetlands* 31(6): 1227-1240
- Claps MC, Gabellone NA, Benítez HH. 2011. Seasonal changes in the vertical distribution of rotifers in a eutrophic shallow lake with contrasting states of clear and turbid water. *Zool Stud* 50: 454-465.
- Curry BB, Delorme LD, Smith AJ, Palmer DF, Stiff BJ. 2012. The biogeography and physicochemical characteristics of aquatic habitats of freshwater ostracods in Canada and the United States. En: Horne DJ, Holmes JA, Rodríguez-Lázaro J, Viehberg F (eds.). *Ostracoda as proxies for quaternary climate change*. Amsterdam, Elsevier. p. 85-115
- Cottenie K. 2005 Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett*. 8(11): 1175-1182
- Davis MA, Chew MK, Hobbs RJ, Lugo AE, Ewel JJ, Vermeij GJ, Brown JH, Rosenzweig ML, Gardener MR, Carroll SP, Thompson K, Pickett ST, Stromberg JC, Del Tredici P, Suding KN, Ehrenfeld JG, Grime JP, Mascaro J, Briggs JC. 2011. Don't judge species on their origins. *Nature* 474(7350): 153-154
- De Bie T, De Meester L, Brendonck L, Martens K, Goddeeris B, Ercken D, Hampel H, Denys L, Vanhecke L, Van der Gucht K, Van Wichelen J, Vyverman W, Declerck SA. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecol Lett* 15(7): 740-747
- Durán C, Lanao M, Anadón A, Touyá V. 2010. Management strategies for the zebra mussel invasion in the Ebro River basin. *Aquatic Invasions* 5(3): 309-316
- Escrivà A, Armengol X, Mezquita F. 2010. Microcrustacean and rotiferan communities of two close mediterranean mountain ponds, lagunas de Bezas and Rubiales (Spain). *J Freshwater Ecol* 25(3): 427-435
- Escrivà A, Smith R, Aguilar-Alberola JA, Kamiya T, Karanovic I, Rueda J, Schornikov EI, Mesquita-Joanes F. 2012. Global distribution of *Fabaeformiscandona subacuta*: an exotic invasive Ostracoda in the Iberian Peninsula? *J Crustacean Biol* 32: 949-961
- Figuerola J, Green AJ. 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biol* 47: 483-494
- García de Jalón D, González del Tánago M, Casado C. 1992. Ecology of regulated streams in Spain: an overview. *Limnetica* 8: 161-166

- Halwart M. 1994. The golden apple snail *Pomacea canaliculata* in Asian rice farming systems: Present impact and future threat. *Int J Pest Manag* 40(2): 1994
- Havel JE, Lee CE, Zanden MJV. 2005. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? *Bioscience*. 55:518-525
- Heino J, Melo AS, Siqueira T, Soininen J, Valanko S, Bini LM. 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwat Biol* 60: 845-869
- Lampert W, Sommer U. 2007. *Limnoecology: the ecology of lakes and ponds*. Oxford University Press, New York.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multiscale community ecology. *Ecol Lett* 7: 601-613
- Mezquita F, Roca JR, Reed JM, Wansard G. 2005. Quantifying species-environment relationships in non-marine Ostracoda for ecological and palaeoecological studies: Examples using Iberian data. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*. 225:93-117
- Miyers JG. 1934. The arthropod fauna of a rice-ship, trading from burma to the West Indies. *J Anim Ecol* 3(2): 146-149
- Poquet JM, Mesquita-Joanes F. 2011. Combined effects of local environment and continental biogeography on the distribution of Ostracoda. *Freshwater Biol* 56: 448-469
- Riera JL, Jaume D, de Manuel J, Morgui JA, Armengol J. 1992 Patterns of variation in the limnology of Spanish reservoirs: a regional study. *Limnetica* 8: 111-123
- Rodríguez-Lázaro J, Ruiz-Muñoz R, 2012 General introduction to ostracods: morphology, distribution, fossil record, applications. En: Horne DJ, Holmes JA, Rodríguez-Lázaro J, Viehberg F (eds.). *Ostracoda as proxies for Quaternary climate change*. *Developments in Quaternary Science Series*, 17, Elsevier, Amsterdam 1-14
- Ruhí A, Boix D, Sala J, Gascón S, Quintana XD. 2009. Spatial and temporal patterns of pioneer macrofauna in recently created ponds: taxonomic and functional approaches. *Hydrobiologia* 634(1): 137-151
- Ruhí A, Boix D, Gascón S, Sala J, Batzer DP. 2013. Functional and phylogenetic

- relatedness in temporary wetland invertebrates: current macroecological patterns and implications for future climatic change scenarios. *PloS one* 8 (11), e81739
- Sax DF, Brown JH. 2000. The paradox of invasion. *Global Ecol Biogeog* 9:363–371
- Scharf B, Meisch C, Schön I, Martens K. 2014 New records of *Candonocypris novaezelandiae* (Crustacea, Ostracoda) from Germany, Belgium, England and Tunisia. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen* 47 (2): 337-344
- Shulman MJ, Ogden JC, Ebersole JP, McFarland WN, Miller SL, Wolf NG. 1983. Priority effects in the recruitment of juvenile coral fishes. *Ecology* 64: 1508–1513
- Soininen J, Korhonen JJ, Karhu J, Vetterli A. 2011. Disentangling the spatial patterns in community composition of prokaryotic and eukaryotic lake plankton. *Limnol Oceanogr* 56: 508–520
- Torres-Saldarriaga A, Martínez JI. 2010. Ecology of non – marine Ostracoda from La Fe reservoir (El Retiro, Antioquia) and their potential application in paleoenvironmental studies. *Rev Acad Colom Cienc* 34(132): 397–409
- Valls L, Rueda J, Mesquita-Joanes F. 2014 Rice fields as facilitators of freshwater invasions in protected wetlands: the case of Ostracoda (Crustacea) in the Albufera Natural Park (E Spain). *Zool Stud* 53:68
- Williams DD. 2006. *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, Oxford.
- Winegardner AK, Jones BK, Ng ISY, Siqueira T, Cottenie K. 2012. The terminology of metacommunity ecology. *Trends Ecol Evol* 27: 253–254

Conclusions

1. A les llacunes de Bezas i Rubiales els factors més importants que influeixen a nivell intra-sistema sobre l'abundància i composició del zooplàncton i microzoobentos són el nivell de l'aigua i la presència i cobertura de macròfits submergits. L'hidroperíode i la presència de peixos són les variables que millor expliquen les diferències en aquestes comunitats d'invertebrats entre les dues llacunes.
2. Hi ha una absència total d'ostracodes a les mostres analitzades a la llacuna de Bezas, tant vius com de restes subfòssils, el que no podem explicar únicament en base a l'ambient abiòtic, però que podria estar relacionat amb l'elevada densitat piscícola.
3. A la llacuna temporal de Rubiales, es pot observar un marcat cicle anual al qual hi ha una successió clara de les espècies de crustacis i rotífers a la columna d'aigua, com ara la substitució d'espècies dominants de copèpodes calanoids per altres de ciclòpids al plàncton de primavera.
4. A la comarca del Baix Maestrat els efectes ambientals purs, és a dir, excloent el solapament amb els efectes espacials, són significatius a l'hora d'estructurar les metacomunitats de Rotifera, Branchiopoda, Copepoda, Ostracoda, Mollusca i Hemiptera, però no dels Diptera i Coleoptera.
5. Es efectes espacials purs sobre les metacomunitats d'invertebrats del Baix Maestrat, en canvi, només són significatius en el cas dels Branchiopoda i Ostracoda, dos grups de crustacis amb dispersió passiva.
6. No es troba una relació negativa entre els efectes ambientals i espacials purs a les metacomunitats dels diferents grups d'invertebrats, com s'havia suggerit anteriorment, el que suggereix que això depèn notablement del gradient ambiental estudiat.

7. Els rius d'alta qualitat ecològica de la Península Ibèrica gairebé no presenten espècies exòtiques d'ostracodes, tret de casos excepcionals. Això els diferencia d'altres cursos d'aigua més impactats, com trams més baixos o amb modificacions artificials dels cursos (com els embassaments).
8. Als rius d'alta qualitat distribuïts per tota la Península Ibèrica trobem un marcat solapament entre efectes ambientals i espacials sobre la metacomunitat d'ostracodes, tot i la hipòtesi de partida d'una major predominança dels efectes espacials. La hidroquímica i el clima són bàsics per a explicar la seua distribució.
9. Els rius de la conca del Tajo mostren un ordenament separat de la resta de cursos d'aigua, i es troben caracteritzats per la presència de *Potamocypris zschokkei*, *Candona meerfeldiana* i *Psychrodromus cf. robertsoni*, les dues darreres considerades espècies rares al conjunt de l'àmbit de la Península. En aquest marc, la Serralada Central és cabdal a l'hora de separar rius dintre de la pròpia conca, i indica uns efectes espacials probablement relacionats amb condicionaments de la història de la colonització d'aquests rius pels Ostracoda.
10. Tant els efectes ambientals com espacials són necessaris per a explicar la metacomunitat d'ostracodes dels rius prístins a la Península Ibèrica, tot i l'enfocament clàssic al qual s'hi incidia a les constriccions de l'ambient.
11. Els embassaments poden efectivament servir com a nodes dispersius (*stepping stones*) d'espècies exòtiques d'ostracodes, donat que presenten una incidència significativament major d'invasores que els rius de la mateixa xarxa estudiada a l'àmbit de la conca del Xúquer i conques menors adjacents.
12. Les comunitats d'ostracodes difereixen significativament entre embassaments i rius de la mateixa xarxa hidrològica, tot i la connectivitat ecològica, posant de manifest la importància cabdal del tipus d'ambient (p.e.

velocitat del corrent, concentració d'oxigen, variació del nivell) en la distribució de les espècies.

13. Mitjançant estudis morfològics s'ha pogut confirmar que *Fabaeformiscandona subacuta* (Yang 1982) és el sinònim sènior de *Fabaeformiscandona japonica* (Okubo, 1990), de la qual s'havien trobat exemplars a la Península Ibèrica, i presenta una distribució global disjunta amb grans àrees sense presència detectada entre l'est d'Àsia i la Península Ibèrica.

14. *Fabaeformiscandona subacuta* pot ésser considerada una espècie exòtica a la Península Ibèrica, segons les proves acumulades i les dades disponibles. La seua capacitat colonitzador és notable donada la seua tolerància a condicions de vida en ambients impactats pels humans com ara arrossars i embassaments.

Conclusions [Eng]

1. In Bezas and Rubiales ponds the most important factors that influence the abundance and composition of zooplankton and microzoobentos at the intra-system level are related to depth changes and to the presence and cover of submerged macrophytes. Hydroperiod and fish presence are the variables that better explain the differences in the invertebrate community between the two ponds.
2. The absence of Ostracoda in Bezas samples, either as living specimens or subfossil remains, cannot be explained based only on the abiotic data, but it could probably be related to the high population density of fish.
3. In Rubiales temporary pond, we observed a marked annual cycle, where there is a clear succession affecting crustacean and rotifer species in the water column. This involves the substitution in the plankton of calanoid copepods -dominant in spring- by cyclopid copepods.
4. In the Baix Maestrat region the pure environmental effects (excluding their overlap with spatial effects) are significant when analysing the structure of Rotifera, Branchiopoda, Copepoda, Ostracoda, Mollusca and Hemiptera metacommunities, but not so for Diptera and Coleoptera.
5. Pure spatial effects structuring invertebrate metacommunities of the Baix Maestrat region are found to be significant only for Branchiopoda and Ostracoda, both considered passive-dispersing Crustacea.
6. No negative relationship is found between environmental and pure spatial effects on the metacommunities of the different invertebrate groups, as has been previously suggested. This indicates a strong dependence on the environmental gradient being investigated.

7. High ecological quality lotic environments in the Iberian Peninsula rarely harbour exotic ostracod species, in contrast to other highly disturbed watercourses, such as lower parts of rivers and reservoirs.
8. In high quality rivers from all over the Iberian Peninsula there is a marked overlap between environmental and spatial effects on the ostracod metacommunity, although a much higher predominance of spatial effects was expected. Hydrochemistry and climate are fundamental to explain their distribution.
9. Streams in the Tagus basin ordinate separated from the other watercourses, and are characterized by the presence of *Potamocypris zschokkei*, *Candona meerfeldiana* and *Psychrodromus* cf. *robertsoni*, these two last considered as rare species in the Iberian Peninsula. In this frame, the Central Mountain Range is fundamental when splitting rivers in the same basin, and indicates spatial effects probably related with the colonization history of these rivers by Ostracoda.
10. Both spatial and environmental effects are needed in order to explain the ostracod metacommunity of pristine rivers in the Iberian Peninsula, despite the classic approach where environmental constraints were considered the major structuring force.
11. Reservoirs can be effective stepping-stones for exotic species, as they show a significantly higher presence of invasive ostracod species than their connected rivers in the Xúquer river basin and in smaller adjacent basins.
12. Ostracod communities significantly differ between reservoirs and rivers from the same hydrological network, despite the tight ecological connectivity, thus highlighting the essential importance of environment (water velocity, oxygen concentration, water level) on species distribution.
13. Based on morphological analyses, it has been possible to confirm that *Fabaeformiscandona subacuta* (Yang 1982) is a senior synonym of

Fabaeformiscandona japonica (Okubo, 1990), a species from which individuals had been found in the Iberian Peninsula, and which shows a disjunct global distribution, from East Asia to the Iberian Peninsula, with large areas in between where it has not been recorded.

14. *Fabaeformiscandona subacuta* can be considered an exotic species in the Iberian Peninsula, according to field and ecological data. Its colonizing capacity is remarkable, given its tolerance to human-impacted environments such as rice fields and reservoirs

