



Universidad
Zaragoza

Trabajo Fin de Grado

Evaluación de la distribución actual y riesgo de expansión del caracol del cieno de Nueva Zelanda, *Potamopyrgus antipodarum*, en la Península Ibérica y en la Cuenca Hidrográfica del Ebro

Autor

Alejandro Bustos Colás

Directora

Dra. Belinda Gallardo Armas

Grado en Ciencias Ambientales

Escuela Politécnica Superior de Huesca

Año 2017

Resumen

Las invasiones biológicas constituyen uno de los principales componentes del cambio global, causando graves impactos ecológicos y socioeconómicos. Para poder afrontar este reto con eficiencia, se necesitan herramientas con las que asignar recursos para la prevención y gestión de especies invasoras de manera eficiente. Los Modelos de Distribución de Especies (SDM), son utilizados frecuentemente para localizar las zonas más vulnerables a la invasión y donde los costes de gestión serían invertidos con mayor eficiencia. En el presente trabajo, se han utilizado SDM para investigar la expansión potencial del caracol del cieno de Nueva Zelanda (*Potamopyrgus antipodarum*), una especie invasora de agua dulce que se ha expandido por varios continentes y está presente en la Península Ibérica desde principios el siglo XX. En primer lugar se ha confeccionado un mapa de distribución en la Península Ibérica a partir de referencias bibliográficas, y posteriormente se han generado dos SDM con los que calcular la idoneidad del hábitat para la especie a dos escalas espaciales diferentes: Península Ibérica y cuenca del Ebro. Las conclusiones del estudio a escala peninsular han sido que existen poblaciones de *P. antipodarum* dispersas por toda la superficie de la Península Ibérica, particularmente concentradas en la mitad Noreste (costa mediterránea, proximidades de Madrid...). Las zonas más susceptibles a la invasión a corto plazo se sitúan en zonas de baja altitud, debido a las condiciones de temperatura templadas y la frecuencia de actividades socioeconómicas que favorecen la dispersión y éxito de establecimiento de la especie. A escala de la cuenca del Ebro, el riesgo de invasión es también más alto en las tierras bajas (proximidades de Zaragoza, Pamplona y a lo largo del cauce principal del Ebro...) por la abundancia de nutrientes, calcio y velocidades de corriente reducidas, junto con las temperaturas mínimas moderadas y la presión antropogénica. De hecho, el grado de alteración humana es el factor de riesgo más importante identificado a través de SDM, por su vinculación con la presión de propágulos y la menor competencia que ofrece la ya depauperada fauna autóctona.

Palabras clave: Modelos de Distribución de Especies, Maxent, Invasión biológica, Vectores de dispersión, España, Portugal.

Abstract

Biological invasions constitute a major driver of global change, causing serious ecological and socioeconomic impacts. To manage invasive species efficiently, we need tools to optimize the allocation of resources for species prevention and management. Species Distribution Models (SDM) are commonly used locate areas under that are most vulnerable to invasion at different scales, and where the costs of management would be most efficiently invested. In this study, SDMs were used for the New Zealand's Mud Snail (*Potamopyrgus antipodarum*), an invasive non-indigenous freshwater snail that has already spread across a few continents and is present in the Iberian Peninsula since the early 20th century. First, a distribution map for the Iberian Peninsula was compiled from bibliographical references. Second, two SDM were run to evaluate the species' habitat suitability at two different scales: the Iberian Peninsula and the Ebro basin. This study concludes that there are populations of *P. antipodarum* currently dispersed across most of the Iberian Peninsula, particularly towards the North-East (Mediterranean coast, proximities of Madrid...). The most vulnerable areas in the short term are concentrated in the lowlands due to mild temperature conditions and intense socio-economic activities that favor the species dispersal and successful establishment. At the Ebro catchment scale, the risk of invasion is also highest in the lowlands (near Zaragoza, Pamplona and along the main Ebro River...); likely because of their high nutrient and calcium concentration, low water currents, mild temperatures, and high propagule pressure. Actually, the human impact is the most important risk factor identified though SDM, associated with high propagule pressure and the low competition posed by already deteriorated resident native communities.

Key words: Species distribution models, Maxent, Biological invasion, Dispersal vectors, Spain, Portugal.

Índice

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS.....	6
3. MATERIAL Y MÉTODOS.....	7
3.1. Elaboración del mapa de distribución de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica	7
3.2. Elaboración del SDM de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica.....	8
3.3. Elaboración del SDM de <i>P. antipodarum</i> en la cuenca del Ebro.....	17
4. RESULTADOS	21
4.1. Mapa de distribución de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica	21
4.2. SDM de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica.....	22
4.3. SDM de <i>P. antipodarum</i> en la Cuenca del Ebro	29
5. DISCUSIÓN	37
5.1. Distribución de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica	37
5.2. Riesgo de invasión de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica	38
5.3. Riesgo de invasión de <i>P. antipodarum</i> en la cuenca del Ebro	42
6. CONCLUSIONES	47
7. AGRADECIMIENTOS	48
8. BIBLIOGRAFÍA.....	49
ANEXOS.....	61
Anexo I. Bibliografía empleada en el mapa de distribución	61
Anexo II. Predictores ambientales	67
Anexo III. Figuras y tablas anejas	75

Índice de Figuras y Tablas

Índice de Figuras

Figura 1. Interfaz del programa Maxent	8
Figura 2. Representación de la AUC (<i>Area Under the Curve</i>) de la ROC (<i>Receiver Operating Characteristic</i>) obtenida de un modelo de Maxent.....	10
Figura 3. Mapa que representa geográficamente el SDM (<i>Species Distribution Model</i>), generado por Maxent	13
Figura 4. Tabla con los resultados de la contribución porcentual y la importancia de permutación de cada variable ambiental.....	14
Figura 5. Resultados del test de jackknife.....	14
Figura 6. Curva de respuesta de una variable	15
Figura 7. Mapa de distribución de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica.....	21
Figura 8. Mapa de idoneidad del hábitat para <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica	23
Figura 9. Zonas con hábitat adecuado para <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica	24
Figura 10. Resultados del test de jackknife del Modelo de Distribución de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica	25
Figura 11. Curva de respuesta frente a la variable Accesibilidad	26
Figura 12. Curva de respuesta frente a la variable Distancia a ríos	26
Figura 13. Curva de respuesta frente a la variable Estacionalidad de la temperatura	27
Figura 14. Curva de respuesta frente a la variable Temperatura máxima en el mes más cálido	27
Figura 15. Curva de respuesta frente a la variable Temperatura mínima del mes más frío.....	27
Figura 16. Curva de respuesta frente a la variable Arcillas	28
Figura 17. Curva de respuesta frente a la variable Índice de Influencia Humana	28
Figura 18. Curva de respuesta frente a la variable Precipitación en el mes más húmedo.....	28
Figura 19. Curva de respuesta frente a la variable Distancia a una ZEPA (Aves acuáticas)	28
Figura 20. Mapa de idoneidad del hábitat para <i>P. antipodarum</i> en la cuenca del Ebro	29
Figura 21. Zonas con hábitat adecuado para <i>P. antipodarum</i> en la cuenca del Ebro.....	30
Figura 22. Resultados del test de jackknife del Modelo de Distribución de <i>P. antipodarum</i> en la cuenca del Ebro	32
Figura 23. Curva de respuesta frente a la variable Accesibilidad	33
Figura 24. Curva de respuesta frente a la variable NO ₃	33

Figura 25. Curva de respuesta frente a la variable Índice de Influencia Humana	33
Figura 26. Curva de respuesta frente a la variable Distancia a una ZEPA (Aves acuáticas)....	33
Figura 27. Curva de respuesta frente a la variable Precipitación en el mes más húmedo.....	34
Figura 28. Curva de respuesta frente a la variable Estacionalidad de la Temperatura.....	34
Figura 29. Curva de respuesta frente a la variable Temperatura máxima del mes más cálido	34
Figura 30. Curva de respuesta frente a la variable Temperatura mínima del mes más frío	34
Figura 31. Curva de respuesta frente a la variable Conductividad	35
Figura 32. Curva de respuesta frente a la variable pH	35
Figura 33. Curva de respuesta frente a la variable Temperatura del agua	35
Figura 34. Curva de respuesta frente a la variable NH_4^+	35
Figura 35. Curva de respuesta frente a la variable PO_4^{3-}	36
Figura 36. Curva de respuesta frente a la variable Oxígeno disuelto.....	36
Figura AIII-1. Matriz de correlaciones de Pearson con los 17 predictores empleados inicialmente en la elaboración de los Modelos de Distribución de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica.....	75
Figura AIII-2. AUC (<i>Area Under the Curve</i>) de la ROC (<i>Receiver Operating Characteristic</i>) del Modelo de Distribución de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica (modelo histórico).....	76
Figura AIII-3. AUC (<i>Area Under the Curve</i>) de la ROC (<i>Receiver Operating Characteristic</i>) del Modelo de Distribución de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica (modelo actual).....	76
Figura AIII-4. Mapa de idoneidad del hábitat para <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica (datos históricos)	77
Figura AIII-5. Zonas con hábitat adecuado para <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica (datos históricos)	78
Figura AIII-6. AUC (<i>Area Under the Curve</i>) de la ROC (<i>Receiver Operating Characteristic</i>) del Modelo de Distribución de <i>P. antipodarum</i> en la cuenca del Ebro	79
Figura AIII-7. Número de predicciones del Modelo de Distribución histórico (eje de ordenadas) que se han acabado cumpliendo (Aciertos) o no (Errores)	80
Figura AIII-8. Predicciones acertadas o falladas del Modelo de Distribución histórico	81
Figura AIII-9. Curva de invasión identificando las etapas de invasión: introducción, colonización, establecimiento y expansión	82
Figura AIII-10. Riqueza de macroinvertebrados, en la cuenca del Ebro	82
Figura AIII-11. Mapa de distancia de un punto a la ZEPA (aves acuáticas) más próxima, en la cuenca del Ebro.....	82
Figura AIII-12. Precipitación en el mes más húmedo, en la cuenca del Ebro	83

Figura AIII-13. Nitratos, en la cuenca del Ebro	83
Figura AIII-14. Número de puntos de muestreo de la Confederación Hidrográfica del Ebro con presencia de <i>P. antipodarum</i> (eje de ordenadas) con una media de concentración de amonio (NH ₄ ⁺) igual o inferior a 0.07 mg/l y superior a 0.07 mg/l (eje de abscisas).....	84
Figura AIII-15. Número de puntos de muestreo de la Confederación Hidrográfica del Ebro (eje de ordenadas) agrupados en intervalos de conductividad media, en μS/cm (eje de abscisas).....	84
Figura AIII-16. Conductividad, en la cuenca del Ebro	85
Figura AIII-17. Mapa de conductividad base estimada para las masas de agua en España	86

Índice de Tablas

Tabla 1. Variables utilizadas en el Modelo de Distribución definitivo de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica, y sus unidades.....	16
Tabla 2. Variables utilizadas en el Modelo de Distribución definitivo de <i>P. antipodarum</i> en la cuenca del Ebro, y sus unidades	19
Tabla 3. Resultados estadísticos de los Modelos de Distribución de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica, modelo histórico y modelo actual	22
Tabla 4. Contribución porcentual e importancia de la permutación del Modelo de Distribución de <i>P. antipodarum</i> en la Península Ibérica	25
Tabla 5. Resultados estadísticos del Modelo de Distribución de <i>P. antipodarum</i> en la cuenca del Ebro	29
Tabla 6. Contribución porcentual e importancia de la permutación del Modelo de Distribución de <i>P. antipodarum</i> en la cuenca del Ebro	31
Tabla AII-1. Predictores empleados en el Modelo de Distribución de <i>P. antipodarum</i> a escala de la Península Ibérica	67
Tabla AII-2. Predictores empleados en el Modelo de Distribución de <i>P. antipodarum</i> a escala de la cuenca del Ebro	71
Tabla AIII-1. Número de píxeles clasificados como “Inadecuados para la especie” o “Adecuados para la especie” en los mapas de la representación bimodal del Modelo de Distribución histórico (Figura AIII-5) y del Modelo de Distribución actual (Figura 9)	81
Tabla AIII-2. Número de puntos de muestreo de la Confederación Hidrográfica del Ebro con una conductividad media del agua inferior y mayor e igual a 450 μS/cm	85

1. Introducción

La especie humana ha sido la única capaz de expandirse por todo el planeta, de explorar cada uno de los continentes y de llegar a cada remota isla. Junto a sus desplazamientos, el ser humano siempre ha portado otras especies animales y vegetales con él. Muchas de esas especies son el resultado de un proceso de domesticación y han sido acarreadas por su interés productivo y económico. Sin embargo, otras especies han sido involuntariamente introducidas fuera de su área de distribución original (Vitousek, D'Antonio, Loope, & Westbrooks, 1996).

Al conjunto de especies foráneas que han extendido su área de distribución como consecuencia de la actividad antrópica se le conoce como especies exóticas, introducidas, no nativas o *aliens* (Colautti & MacIsaac, 2004). Sin embargo, dentro de este conjunto de especies foráneas destaca especialmente un grupo, el de las llamadas especies exóticas invasoras, o IAS, por sus siglas en inglés (*Invasive Alien Species*). A diferencia del resto de especies no nativas, las especies exóticas invasoras son aquellas que están consideradas como un agente de cambio en los ecosistemas y hábitats en los que llegan a establecerse (IUCN, 2000).

La llegada de especies foráneas ha aumentado de manera considerable en las últimas décadas como consecuencia de la Globalización (Reaser & Meyerson, 2007). Paralelamente, las especies exóticas invasoras han venido siendo consideradas como una creciente amenaza por parte de científicos y gestores (Galil, 2007), tanto por su impacto en la biodiversidad (McGeoch et al., 2010) como por sus consecuencias económicas (Lovell & Stone, 2005). Algunos autores incluso han llegado a considerar que la introducción de especies es la segunda causa de pérdida de biodiversidad en el planeta, solo por detrás de la destrucción y pérdida de hábitats (Wilcove, Rothstein, Dubow, Phillips, & Losos, 1998).

En ecosistemas acuáticos de agua dulce, el establecimiento de especies alóctonas es un problema relativamente más importante que en otro tipo de ecosistemas (Koehn & MacKenzie, 2004). Las especies introducidas suponen un peso (en diversidad especies, en número de individuos y en biomasa) muy considerable en las comunidades acuáticas de todo el mundo, y además gran parte de esos táxones se han expandido por extensas zonas de condiciones ambientales muy diferentes a las que se daban en su distribución original, y que por lo tanto se suponían que estaban más allá de su rango de habitabilidad (Strayer, 2010).

En comparación con los ecosistemas terrestres, los ecosistemas acuáticos son particularmente vulnerables a la invasión biológica por dos motivos, ambos relacionados íntimamente con el valor estético, recreativo y de transporte que la sociedad da a los medios de agua dulce. En primer lugar, destaca la abundancia de vectores de introducción: agua de lastre, cebos de pesca, cascos de embarcaciones, acuicultura, jardines acuáticos. Además, se lleva a cabo un menor control del tránsito de especies exóticas ligadas a embarcaciones que el que existe en otros vectores de especies terrestres (jardinería, agricultura, madera), con inspecciones más exhaustivas y frecuentes. En segundo lugar, una vez establecida una especie, su dispersión es más fácil en medios acuáticos que en terrestres, debido al movimiento de masas de agua (Lodge et al., 1998).

Para afrontar el reto de las invasiones biológicas, han surgido numerosas respuestas de diversos sectores, como es el mundo académico, la política y la sociedad civil. Uno de esas actuaciones que sentó precedentes fue la VI edición de la Conferencia de las Partes del Convenio sobre la Diversidad Biológica (CBD), celebrada en abril de 2002 en La Haya (Países Bajos). En ella se estableció el *Enfoque jerárquico en tres etapas* en relación a la prevención, introducción y mitigación de impactos de especies exóticas que amenazan los ecosistemas, los hábitats o las especies (Decisión VI/23) (CBD COP, 2002). Según este *Enfoque*, basado en el principio de que siempre es preferible actuar en las fases más tempranas de la invasión, debería darse prioridad a prevenir la entrada de especies exóticas invasoras, y si ya se ha producido la entrada, una pronta detección y una acción rápida serían decisivas para impedir su establecimiento. Posteriormente, en caso de que ya se hubiera establecido, debería de intentarse llevar a cabo su erradicación tan pronto como sea posible (Principio 13), su contención (Principio 14) o su control a largo plazo (Principio 15).

Así pues, la necesidad de actuar con rapidez ante la presencia de una especie alóctona potencialmente invasora hace imperioso disponer de las herramientas adecuadas para afrontar el problema con las mejores garantías. Una de esas herramientas son los Modelos de Distribución de Especies (SDM) (Rödder, Schmidtlein, Veith, & Lötters, 2009).

Los SDM relacionan la presencia o abundancia de una o varias especies a diversas condiciones (bióticas y abióticas) en un determinado ámbito territorial, y por medio de varios estadísticos, realizan una extrapolación para discriminar las zonas que mejor recogen los requerimientos de la/s especie/s, tanto presentes como en un

escenario futuro de cambio ambiental (Smolik et al., 2010). A parte de usarse para evaluar el riesgo de expansión de especies exóticas invasoras, los SDM también se han empleado para identificar y gestionar especies amenazadas, priorizar zonas de especial interés para la conservación de la biodiversidad y evaluar el impacto del cambio climático en la distribución de las especies (Allouche, Tsoar, & Kadmon, 2006).

A pesar de ser una herramienta potente para afrontar todas estas cuestiones, hay que tomar especial precaución con todos los sesgos que se pueden introducir en el modelo, dando como resultado predicciones alejadas de la realidad. Entre los sesgos más importantes que se suelen introducir, está el empleo de muy pocas observaciones de la especie, el uso de demasiados predictores (factores ambientales: condiciones limitantes, recursos, perturbaciones, medios de dispersión, etc.) o usar predictores demasiado correlacionados entre sí (Guisan & Thuiller, 2005). En el caso de las especies exóticas, un error muy común que se comete en la elaboración de los modelos es suponer que la especie se encuentra en equilibrio, es decir, que está presente en todas las zonas adecuadas para ella, y de que está ausente en las inadecuadas. Sin embargo, esto solo es posible bajo escenarios de dispersión ilimitada y tasas de extinción muy elevadas fuera de los extremos favorables de los factores ambientales. Cuando se modelizan exóticas invasoras las situaciones fuera del equilibrio son particularmente frecuentes, especialmente en las fases iniciales de la invasión, debido a desfases en el tiempo de colonización y a limitaciones en la dispersión (Václavík & Meentemeyer, 2012).

El caracol del cieno de Nueva Zelanda, *Potamopyrgus antipodarum* Gray (Hydrobiidae), es un molusco que se ha extendido ampliamente en los últimos 200 años a partir de su área de origen, y que debido al rápido crecimiento que muestran sus poblaciones y a las grandes densidades que presenta en algunas zonas, se sospecha que pueda llegar tener carácter invasor, ocasionando impactos de naturaleza ecológica y económica potencialmente negativos (Richards, Cazier, & Lester, 2001).

Esta especie de gasterópodo prosobranquio, nativa de Nueva Zelanda, fue citada por primera vez fuera de su distribución natural en 1859 en Inglaterra, en el Río Támesis, en 1859 (Hauser, Carvalho, Hughes, & Carter, 1992). Poco después, en torno a 1870, se recolecta un ejemplar en el sur-este de Australia (Schreiber, Lake, & Quinn, 2002). Actualmente la especie ya está asentada en Europa, Australia, Norteamérica y Asia (Naser & Son, 2009).

P. antipodarum es un pequeño molusco de unos 3-7 mm de longitud. Su concha está enrollada en espiral con una orientación dextrógira, con 5 a 8 vueltas de espiral en

total. Posee un opérculo, con el que es capaz de cerrar su concha (Vinson, 2004; Winterbourn, 1970).

En Nueva Zelanda, esta especie se reproduce tanto sexualmente como asexualmente, por medio de partenogénesis apomítica. Sin embargo, en Europa, a pesar de haberse citado machos, no hay registros de reproducción sexual, de manera que las poblaciones europeas parecen estrictamente partenogenéticas (Jacobsen & Forbes, 1997). Además, se trata caracol acuático ovovivíparo (Haase, 2003). Alcanza la madurez sexual cuando la concha tiene una longitud de 3-3.5 mm. Puede llegar a producir 6 generaciones al año, y tiene una media de 230 descendientes por individuo adulto (Alonso & Castro-Díez, 2012).

Vive en las capas superiores de los sedimentos acuáticos, alimentándose de plantas y detritus de forma generalista (Duft, Schulte-Oehlmann, Tillmann, Markert, & Oehlmann, 2003; Kerans, Dybdahl, Gangloff, & Jannot, 2005). Parece ser que este caracol prefiere alimentarse en la zona superior de las rocas por la noche, mientras que durante el día se mueve a la parte inferior del sustrato rocoso, presumiblemente para evadir los depredadores (Levri, 1998). Durante periodos secos o fríos, vive completamente enterrado en el sedimento (Duft et al., 2003). A pesar de haber sido descrita como una especie de agua dulce, se la ha encontrado habitando estuarios y otras zonas salinas (Davidson, Brenneis, de Rivera, Draheim, & Gillespie, 2008). También tiene un amplio rango de tolerancia en cuanto a temperatura del agua (0-30°C), profundidad o niveles de productividad (Vinson & Baker, 2008). Por otra parte, parece ser que velocidades elevadas de agua dificultan o impiden el establecimiento de *P. antipodarum* (Kefford & Lake, 1999).

La principal hipótesis de introducción es que se produjo por medio del tráfico marítimo de barcos que viajaban de Nueva Zelanda a Reino Unido, Australia y otros puertos. El caracol acuático habría viajado en el agua de lastre y habría sido liberado en los puntos de introducción durante el vaciado y limpieza de los tanques (Hosea & Finlayson, 2005; Zbikowski & Zbikowska, 2009). La habilidad del caracol para tolerar aguas salobres le habría permitido sobrevivir inicialmente en las zonas costeras próximas a los puertos, y, por medio de las desembocaduras de los ríos, alcanzar y extenderse posteriormente por el resto de aguas dulces (Morley, 2008). *P. antipodarum* también puede dispersarse por otros vectores como son los barcos, botas y aparejos de pesca manchados de barro o material de acuicultura (peces vivos y huevos), que pueden portar propágulos de este caracol (Davidson et al., 2008). De forma natural, se puede propagar

por medio de aves acuáticas, pegados a sus patas y plumas (Reynolds, Miranda, & Cumming, 2015), e incluso pueden llegar a sobrevivir al tracto digestivo de peces y aves, dispersándose con las deyecciones (Davidson et al., 2008; Van Leeuwen, van der Velde, van Lith, & Klaassen, 2012).

La altísima prolificidad de este caracol puede llegar a modificar sustancialmente los ecosistemas a los que llega. Las densidades que alcanza son muy elevadas, habiéndose documentado un máximo de 800 000 individuos•m⁻², aunque lo habitual es encontrar esas densidades extraordinarias en pequeños parches de 1 o 2 m², mientras el entorno circundante, en un contexto espacialmente heterogéneo, presenta unas densidades más modestas, del orden de <1000 individuos•m⁻² (Richards et al., 2001). Con estas densidades, *P. antipodarum* compite fuertemente con los macroinvertebrados locales por comida y espacio. Se ha comprobado que el caracol del cieno deprime la biomasa de perifiton en arroyos en Nueva Zelanda y que ocupa la superficie de las rocas del lecho, impidiendo usar este espacio a otros invertebrados, como los tricópteros (Kerans et al., 2005). También ocasiona perturbaciones a niveles tróficos posteriores. Al desplazar a los moluscos e invertebrados nativos, reduce el alimento disponible para muchos depredadores, que sin embargo son incapaces de alimentarse de *P. antipodarum*: su concha no es digerible para muchos peces europeos y norteamericanos, de manera el caracol sobrevive al tracto digestivo sin aportar ningún valor nutricional (Vinson & Baker, 2008). Por todos estos motivos, el caracol del cieno fue incluido en el Catálogo español de especies exóticas invasoras (RD 630/2013).

Actualmente existe algún trabajo que ha abordado el estado de *P. antipodarum* en la Península Ibérica (Alonso & Castro-Díez, 2015). Sin embargo, los registros empleados están incompletos, y se hace necesaria una revisión actual y exhaustiva para conocer con detalle la extensión y la intensidad de la presencia del caracol del cieno en la España y Portugal continentales. Tampoco se ha abordado la tarea de realizar un Modelo de Distribución de Especie de este taxón en el ámbito peninsular, tal y como se ha hecho en otros países (Loo, Mac Nally, & Lake, 2007), que permitiría averiguar qué zonas son las más propensas de ser invadidas en el corto o largo plazo, a fin de poder concentrar los esfuerzos y recursos de prevención, contención, control o erradicación.

2. Objetivos

El presente Trabajo de Fin de Grado tiene como **objetivo general** evaluar el riesgo de expansión de *P. antipodarum* a dos escalas espaciales: la Península Ibérica y la Cuenca Hidrográfica del Ebro.

Entre los **objetivos específicos**, se plantean los siguientes:

- Averiguar cuál es la distribución actual de la especie en la Península Ibérica.
- Identificar las zonas más vulnerables a ser invadidas a escala de la Península Ibérica.
- Identificar las zonas más vulnerables a ser invadidas a escala de la cuenca del Ebro.

3. Material y métodos

El presente trabajo se estructura en torno a tres grandes objetivos específicos: elaborar un mapa con la distribución actual del caracol del cieno en la Península Ibérica y dos Modelos de Distribución de Especie (SDM), uno a escala peninsular y otro a escala de la Cuenca del Ebro, identificando las zonas óptimas para la especie, más proclives a sufrir invasión en el corto plazo.

3.1. Elaboración del mapa de distribución de *P. antipodarum* en la Península Ibérica

Se procedió a realizar una revisión bibliográfica de todos los artículos científicos e informes de la administración en los cuales se citaba a *P. antipodarum* en los territorios continentales de España y Portugal. La búsqueda se realizó en plataformas como Google Scholar, empleando palabras clave que identificaban a la especie ("*Potamopyrgus antipodarum*", "*Potamopyrgus jenkinsi*"-sinónimo de *P. antipodarum*-) y el ámbito geográfico ("España", "Portugal" y provincias y comunidades autónomas concretas). También se puso en contacto con los autores y las administraciones para pedir información detallada de las citas o solicitar inventarios.

La labor de búsqueda y revisión se repartió entre los 5 miembros del equipo de investigación que participó en el proyecto. Del total de 125 documentos revisados, finalmente se obtuvieron citas georreferenciables de 53 (Anexo I).

Posteriormente, se obtuvieron las coordenadas geográficas de cada cita encontrada mediante la web Pixelis Maps (www.maps.pixelis.es). Para ello, se identificó el punto o la localidad donde la bibliografía decía que había encontrado presencia de caracol del cieno. En algunos casos, se empleó el visor Iberpix (contenido.ign.es/iberpix2/visor/) para ayudar a encontrar el lugar exacto descrito en los informes y artículos. Las unidades de las coordenadas eran decimales (latitud, longitud) y el sistema de coordenadas geográficas utilizado fue WGS84.

Se procedió a reunir todas las coordenadas encontradas en una tabla Excel. Posteriormente, la tabla se exportó de formato .xlsx a formato .csv (comma-separated values). Los archivos en formato .csv generados en programas y/u ordenadores españoles requieren de algunas correcciones para que sea reconocido por ciertos programas, como QGIS o Maxent, que emplean nomenclatura anglosajona. Para ello, se deben sustituir (en el programa Bloc de notas) las comas decimales por puntos y los "punto y coma", que separan campos, por comas.

El programa QGIS permite identificar archivos .csv como una capa vectorial de puntos, siempre y cuando la información esté estructurada de tal forma que cuente con dos columnas que representen las coordenadas latitud y longitud. De esta forma, se generó un mapa de distribución de *P. antipodarum* empleando la capa con los puntos en los que fue localizado y capas con las redes hidrográficas de España y Portugal, obtenidas de diva-gis.org (junto con las capas de España y Portugal).

3.2. Elaboración del SDM de *P. antipodarum* en la Península Ibérica

El programa Maxent, de Java, es utilizado con frecuencia para modelizar distribuciones de especies (*Species Distribution Models*, o SDM). Este programa utiliza como inputs un archivo en formato .csv con la distribución de la especie (puntos georreferenciados por sus coordenadas) y los archivos en formato ASCII de los predictores (Figura 1).

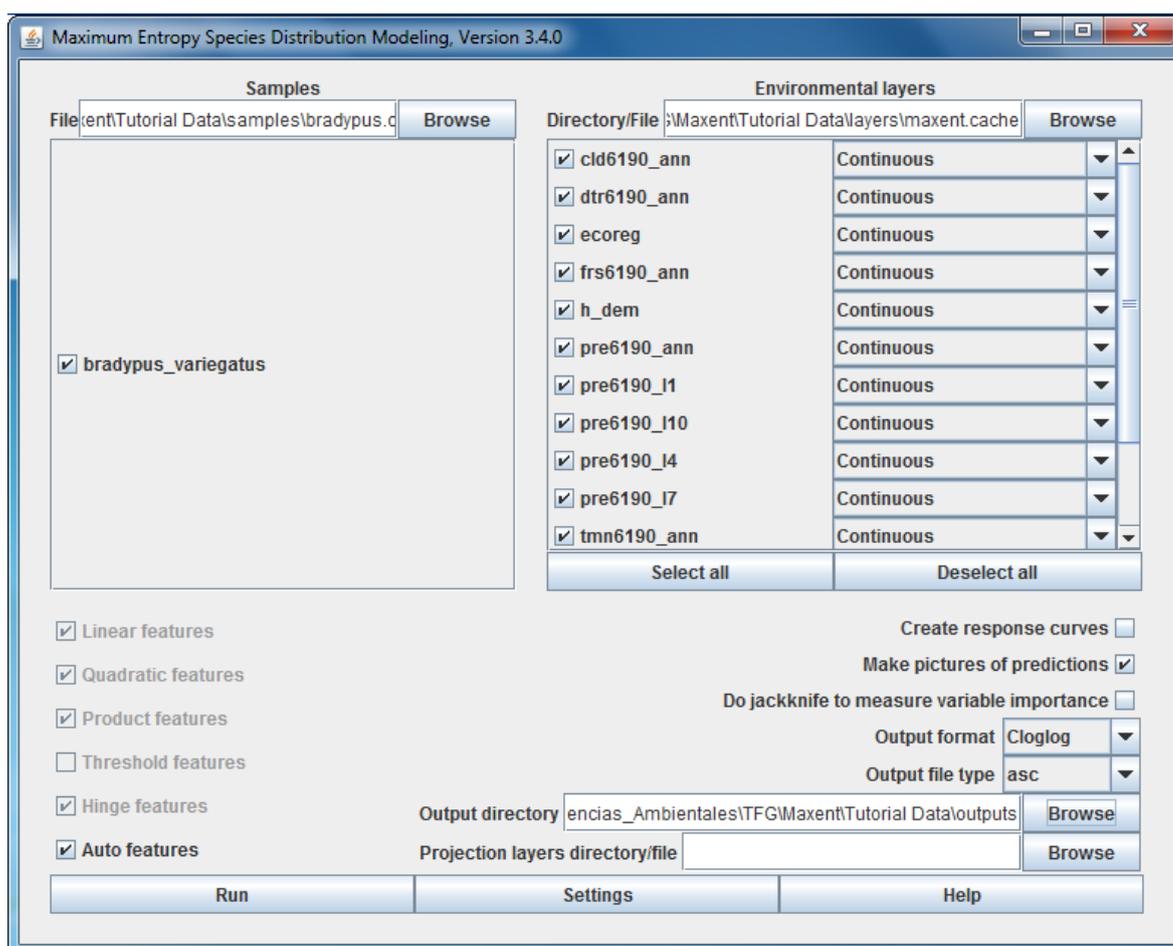


Figura 1. Interfaz del programa Maxent. Fuente: elaboración propia.

El output que genera es una serie de archivos: tablas e imágenes con los resultados de los estadísticos y un .html en el que se recogen esas mismas tablas e imágenes y se resumen y explican los resultados.

Maxent emplea una serie de algoritmos estadísticos para encontrar correlaciones entre una serie de factores ambientales, llamados predictores, y el área de distribución de una o varias especies determinadas. De esta forma, se intenta discriminar qué factores ambientales, por ser estrictamente necesarios o por limitar su presencia, están explicando mejor porqué este taxón está ocupando las zonas en las que actualmente se halla y no otras (Phillips, Dudík, & Schapire, 2004).

El mapa de distribución de *P. antipodarum* en la Península Ibérica elaborado a partir de la revisión bibliográfica ha sido empleado en el modelo como puntos de presencia de la especie a partir de los cuales generar las predicciones.

Para elaborar el SDM de *P. antipodarum* en la Península Ibérica se han empleado inicialmente 17 predictores. Los predictores se encuentran en forma de un archivo ASCII que contiene una malla ráster, en la cual a cada píxel le corresponde un valor de una variable ambiental concreta. En la Tabla All-1 del Anexo 2 se describen pormenorizadamente cada uno de los predictores utilizados.

Muchos de los predictores originalmente se encontraban a escala mundial o europea en las fuentes de donde se obtuvieron, así que se hizo necesario recortarlos ajustándolos a una máscara con el mapa de la Península Ibérica. Para ello se eliminaron los territorios insulares de España y Portugal (más Ceuta y Melilla) y posteriormente se unieron las zonas continentales de ambos países en una misma capa.

A fin de poder comprobar la fidelidad de los resultados de los diferentes modelos, se han reservado un 30% de los puntos de presencia de la especie. De esta manera, el programa genera un modelo empleando el 70% de los puntos de presencia (*training samples*), y posteriormente evalúa si las predicciones del modelo sirven para explicar la distribución del 30% restante (*test samples*). Sin embargo, este sistema puede dar lugar a un sesgo importante: es posible que al tomar alguna muestra aleatoria, casualmente se hayan cogido puntos que comparten unas características particularmente parecidas entre sí, de manera que el modelo que se genere no explique bien la distribución de los puntos restantes. Para minimizar este problema al máximo, se han realizado 10 réplicas del modelo, generándose 10 modelos diferentes, cada uno de los cuales obtenido a partir de unos puntos de distribución distintos, y se ha calculado el promedio de los 10 resultados parciales.

Tras aplicar el modelo, se han generado una serie de estadísticos, en forma de tablas, gráficas o mapas, que han servido para identificar qué factores están explicando la distribución actual de *P. antipodarum* y que por lo tanto pueden condicionar su expansión futura:

- **Área por Debajo de la Curva (AUC).**

Un parámetro utilizado para evaluar la capacidad de predicción de los modelos generados por Maxent es el **Área por Debajo de la Curva** (*Area Under the Curve*, AUC) (Merow, Smith, & Silander, 2013) de la curva de **Característica Operativa Relativa** (*Receiver Operating Characteristic*, ROC) (Figura 2).

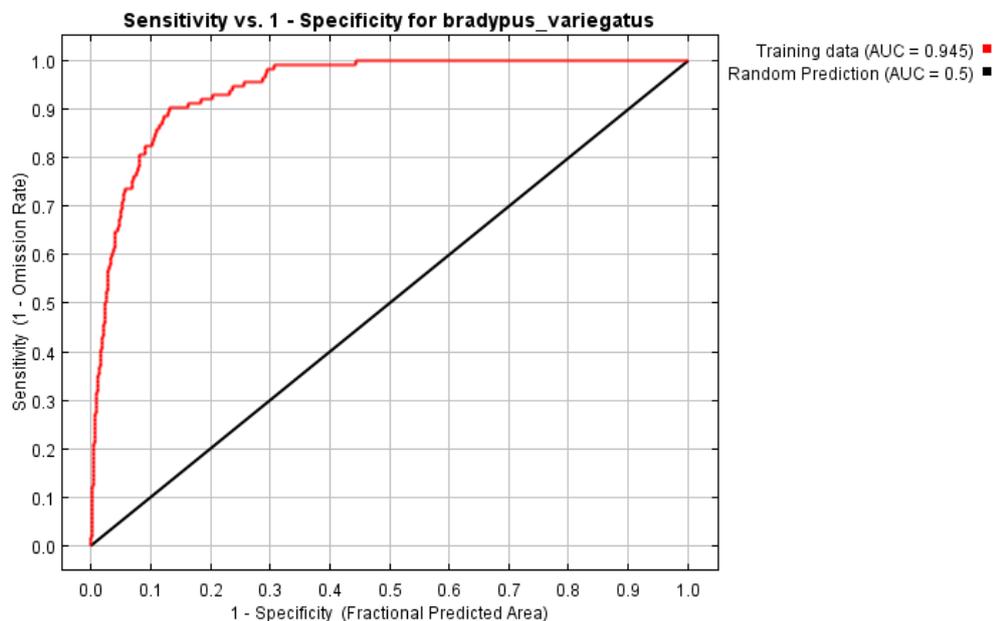


Figura 2. Representación de la AUC (*Area Under the Curve*) de la ROC (*Receiver Operating Characteristic*) obtenida de un modelo de Maxent. Fuente: elaboración propia.

En el eje de ordenadas se representa la **sensibilidad**. La sensibilidad indica la capacidad de un estimador para dar como predicciones positivas los casos realmente positivos, es la proporción de casos positivos correctamente identificados. Se calcula como un cociente entre los Verdaderos Positivos (Predicción positiva y realidad positiva) y los valores positivos totales. Los valores positivos totales vienen dados por la suma entre Verdaderos Positivos y Falsos Negativos (Predicción negativa, pero en la realidad son positivos). Es decir, viene dado por: $Sensibilidad = \frac{VP}{VP+FN}$. Representa la proporción de puntos de presencia de la especie que se hallan dentro del área predicha como adecuada para la

especie en relación con el número total de puntos de presencia de la especie que hay.

En el eje de abscisas se muestra representado el valor **1-especificidad**. La especificidad es un indicador de la capacidad de un estimador para dar como predicciones negativas los casos realmente negativos, es la proporción de casos negativos correctamente identificados. Se calcula como un cociente entre los Verdaderos Negativos (Predicción negativa y realidad negativa) y los valores negativos totales. Los valores negativos totales vienen dados por la suma entre Verdaderos Negativos y Falsos Positivos (Predicción positiva, pero en la realidad son negativos). Es decir, viene dado por: $Especificidad = \frac{VN}{VN+FP}$. La especificidad vendría a representar la probabilidad de que un punto en el cual la especie está ausente se encuentre dentro de aquellas zonas que el modelo clasifica como inadecuadas para la especie. El motivo por el cual se resta la especificidad a la unidad es para representar valores altos de especificidad con valores bajos en el eje de abscisas; así si la proporción de negativos correctamente identificados es del 100%, el valor de 1-especificidad será 0.

De esta forma, en un modelo perfecto, en el cual todos los positivos fueran verdaderos positivos y todos los negativos fueran verdaderos negativos, se situaría en la esquina superior izquierda del espacio ROC, en la coordenada (0, 1). Significaría que todos los puntos en los cuales se predecía que la especie estaría presente estarían ocupados efectivamente por la especie en la realidad (sensibilidad=1), y que en aquellos puntos que el modelo consideraba inadecuados para el taxón, en la realidad la especie estaría ausente de todos ellos (especificidad=1 \rightarrow 1-especificidad=0).

El caso opuesto, una nula capacidad de predicción del modelo, se situaría en el centro del espacio ROC, en la coordenada (0.5, 0.5). Correspondería a un valor perfectamente aleatorio, es decir, que en cualquier punto del modelo, la especie tendría un 50% de probabilidades de estar presente y un 50% de probabilidades de estar ausente.

Otro caso posible sería que la curva apareciera por debajo de la diagonal correspondiente a la coordenada (0.5, 0.5), es decir, da valores peores que el azar. Lo que significa en este caso es el modelo predice que cuando la especie va a estar presente, en la realidad la especie está ausente. De manera se puede interpretar que el modelo, en lugar de predecir la idoneidad de determinadas

zonas para un taxón, está prediciendo las zonas que son inadecuadas para el taxón. Así que bastaría con invertir los predictores, considerando negativos los factores que se creían positivos, para que el modelo diera buenas predicciones.

En definitiva, los mejores modelos son los que tienen una AUC próxima a 1, mientras que los peores modelos tienen una AUC cercana a 0.5, correspondiente a una predicción al azar.

- **Maximum training sensitivity plus specificity threshold.**

Maxent genera un resultado en continuo sobre la probabilidad estadística de encontrar a un taxón determinado en un punto concreto del mapa. Sin embargo, es posible realizar una separación discreta entre aquellos puntos “Adecuados para la especie” y aquellos “Inadecuados para la especie”. Dicha separación binomial la calcula el propio programa en función de una serie de algoritmos que recibe el nombre de **Maximum training sensitivity plus specificity threshold** (Liu, Berry, Dawson, & Person, 2005), de manera que establece un umbral de probabilidad, comprendido entre 0 y 1, por encima del cual se esperaría encontrar a la especie y por debajo del cual no.

Este umbral ha sido empleado también para calcular el porcentaje de aciertos que el modelo ha sido capaz de predecir. Se considera un acierto cuando el valor de la idoneidad de un registro de la especie es igual o superior al umbral calculado para el modelo. Esto quiere decir que el modelo predice que la especie podría estar presente en ese punto, y el hecho de haber encontrado una presencia real del caracol del cieno en el campo confirma esta predicción.

- **Mapa del modelo.**

Maxent puede generar una imagen en formato .png en la que representa geográficamente los resultados del SDM.

Colores cálidos representan áreas con mejores condiciones de predicción (más adecuadas para la especie), con un Índice de Idoneidad del hábitat cercano a 1, mientras que colores fríos representan malas predicciones (zonas inadecuadas), con un Índice de Idoneidad del hábitat próximo a 0. Los cuadros blancos representan aquellos puntos usados para elaborar el modelo (*training samples*), mientras que los cuadros morados son los puntos empleados para evaluarlo (*test samples*) (Figura 3).

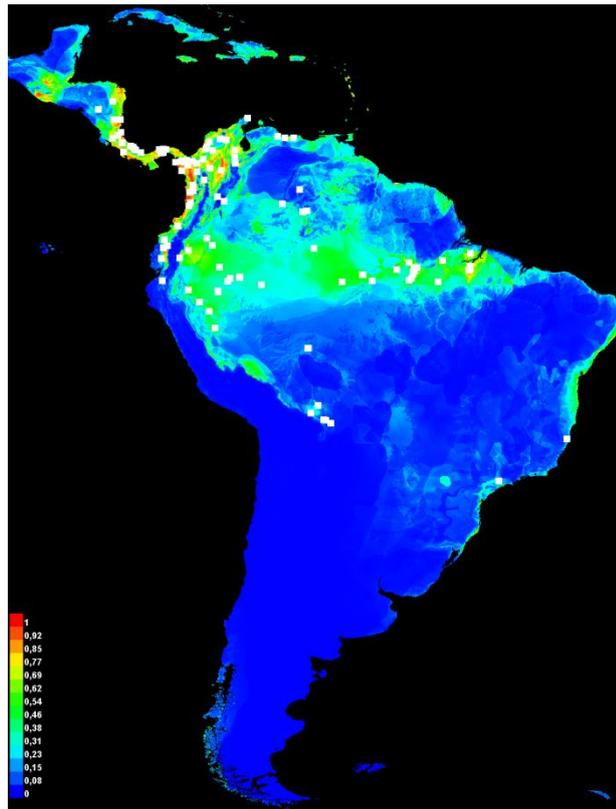


Figura 3. Mapa que representa geográficamente el SDM (*Species Distribution Model*), generado por Maxent. Fuente: elaboración propia.

- **Análisis de contribución de las variables.**

Maxent realiza una serie de algoritmos estadísticos con los que comprueba que variables ambientales (predictores) son más adecuados para explicar la distribución de la especie, es decir, que factores bióticos o abióticos del medio están condicionando la presencia o ausencia de esa especie, que los selecciona o elude, y que factores le son indiferentes y no influyen para nada.

Una de esas pruebas estadísticas que realiza es la **contribución porcentual** (*percent contribution*). La contribución porcentual evalúa en que cuantía mejora la capacidad de predicción del modelo si se le añade una determinada variable ambiental.

La **importancia de permutación** (*permutation importance*) calcula cómo varía la capacidad de predicción del modelo cuando se permutan los valores de los puntos de presencia por valores de la matriz de fondo o *background* (Figura 4).

Variable	Percent contribution	Permutation importance
pre6190_110	29.8	11.9
pre6190_17	23.1	1.8
tmn6190_ann	10.7	21.2
h_dem	9.4	13.2
tmx6190_ann	8.8	22.4
vap6190_ann	4.8	1.3
pre6190_14	2.5	2.8
tmp6190_ann	2.4	3.5
pre6190_11	2.3	3.3
pre6190_ann	1.9	0.9
ecoreg	1.7	0.8
dtr6190_ann	1.3	9.8
cld6190_ann	0.9	0.1
frs6190_ann	0.4	6.9

Figura 4. Tabla con los resultados de la contribución porcentual y la importancia de permutación de cada variable ambiental. Fuente: elaboración propia.

Por su parte, el **test de jackknife** evalúa la capacidad que tiene cada variable ambiental para predecir la distribución de la especie, primero omitiendo la variable y observando cómo evoluciona el modelo, y luego usando la variable aisladamente (Figura 5).

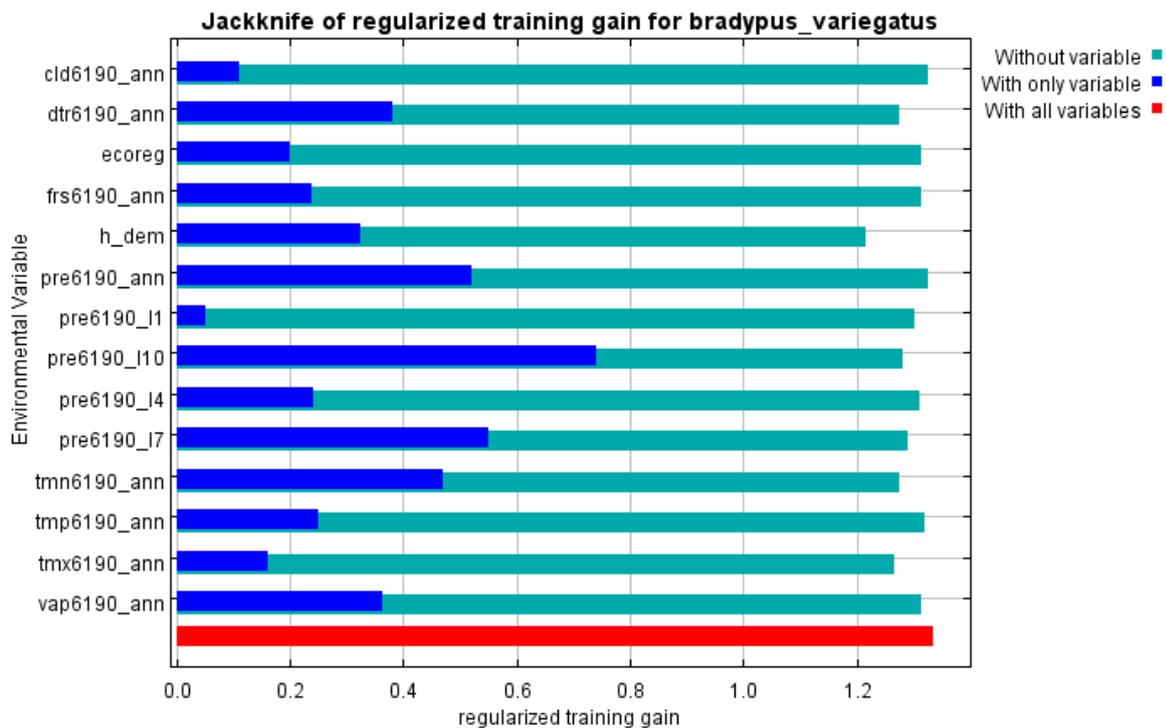


Figura 5. Resultados del test de jackknife. AUC (Area Under the Curve) del modelo sin la variable (barras turquesas), usando la variable de forma aislada (barras azules) y con todas las variables (barra roja). Fuente: elaboración propia.

- **Curvas de respuesta de las variables.**

Las curvas de respuesta representan cómo afecta cada variable ambiental a las predicciones de Maxent (Elith et al., 2010). En el eje de ordenadas se representa la probabilidad de que ese píxel contenga a la especie (de 0 a 1) y en el eje de abscisas los valores de dicha variable ambiental (en sus respectivas unidades) (Figura 6).

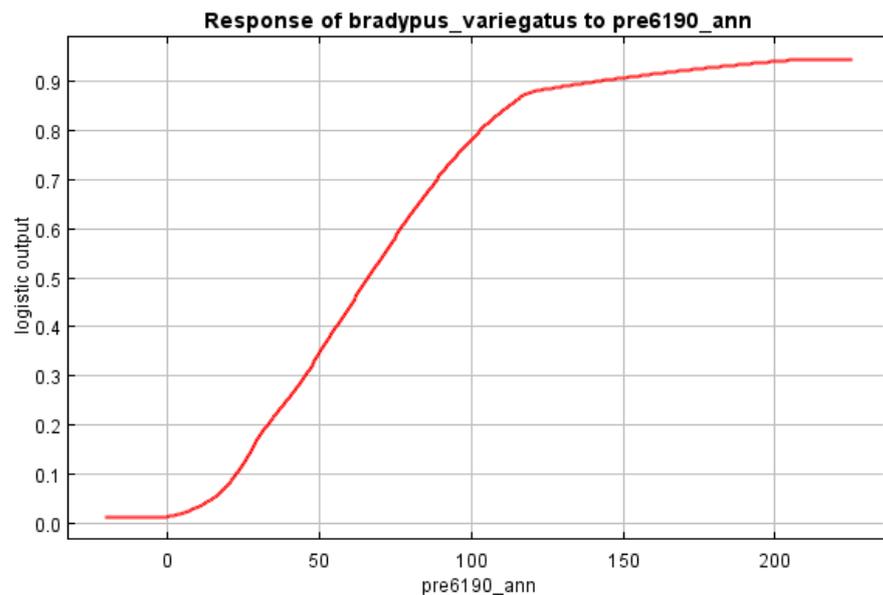


Figura 6. Curva de respuesta de una variable. Fuente: elaboración propia.

Así mismo, se ha elaborado una matriz de correlaciones de Pearson a partir del programa estadístico R para identificar aquellas variables que presentaban mayor correlación entre sí, es decir, que mostraban un comportamiento similar, probablemente debido a que eran linealmente dependientes porque habían sido elaborados a partir de las mismas variables ambientales básicas. Se han omitido aquellas variables que mostraban una correlación de 0.7 o superior, y que a la vez mostraban correlaciones muy altas con el resto de predictores. La matriz de correlaciones de Pearson se encuentra en el Anexo III, Figura AIII-1.

Toda esta gama de indicadores y estadísticos nos ha permitido discriminar que variables han aportado más valor a las predicciones del modelo, cuáles menos, y cuáles resultaban redundantes por estar demasiado correlacionadas con otras variables. De esta forma, se han omitido las variables Altitud, Distancia a masas de agua, Arena y pH por tener correlaciones altas en la Matriz de Pearson. Las variables Índice de Aridez, Distancia a carreteras, Materia Orgánica y Limo fueron eliminadas del modelo final debido

a que su capacidad de predicción en el modelo era baja, tal y como mostraban los análisis de contribución de las variables, los test de Jackknife y las curvas respuesta.

De forma que, finalmente, las variables que se emplearon para generar el SDM definitivo de *P. antipodarum* en la Península Ibérica fueron las recogidas en la Tabla 1.

Tabla 1. Variables utilizadas en el Modelo de Distribución definitivo de *P. antipodarum* en la Península Ibérica, y sus unidades. Fuente: elaboración propia.

Variables	Unidades
Estacionalidad de la temperatura	Adimensional (Desviación estándar*100)
Temperatura máxima del mes más cálido	°C*10
Temperatura mínima del mes más frío	°C*10
Precipitación en el mes más húmedo	mm
Índice de Influencia Humana	Adimensional (entre 1 y 65, siendo 1 ecosistemas prístinos y 65 zonas muy alteradas, como un casco urbano)
Accesibilidad	h (tiempo que se tarda en llegar a la ciudad de más de 50 000 habitantes más próxima)
Distancia a ríos	m
Distancia a una ZEPA (aves acuáticas)	m
Arcillas	% de tierra fina (<2 mm ϕ)

Se han elaborado dos modelos diferentes, empleando dos conjuntos de datos distintos: un SDM histórico, en el cual solo se han utilizado aquellas citas de presencia anteriores al año 2000, y un SDM presente, empleando todas las referencias del caracol del cieno existentes hasta la fecha.

El motivo por el cual se ha decidido elaborar previamente un modelo histórico ha sido probar la capacidad de predicción de un SDM en el que se fueran a utilizar las variables ambientales que finalmente se han empleado en el SDM definitivo. Si el modelo histórico es bueno, debería de ser capaz de predecir la expansión de *P. antipodarum* en aquellos puntos en los cuales ha aparecido posteriormente, en tiempos recientes.

Es por ello que se han utilizado todas las referencias recientes, pertenecientes al año 2000 hasta la actualidad, como *test samples* para validar la eficacia del SDM, junto con un 30% de las citas históricas.

En cuanto al modelo presente, se han usado un 30% de las citas para testar la fiabilidad del modelo.

Finalmente, se elaboraron mapas de idoneidad del hábitat con los resultados de ambos modelos, tanto continuos como bimodales (hábitat apto o no apto en función del umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*), empleando el programa QGIS.

3.3. Elaboración del SDM de *P. antipodarum* en la cuenca del Ebro

Para la elaboración del SDM de *P. antipodarum* en la cuenca del Ebro se utilizó el programa Maxent, al igual que en el caso anterior.

En este modelo, los inputs utilizados fueron tres archivos .csv:

- Un archivo de **calibración** (*samples file*), con la información de todos los puntos con presencia del caracol del cieno.
- Un archivo de **variables ambientales** (*environmental layers*), con toda la información de los valores de los predictores en cada punto de la cuenca.
- Un archivo de **proyección** (*projection layers*), con todos los puntos de cuenca en los cuáles se va a modelizar y proyectar la idoneidad del hábitat para *P. antipodarum*.

Este modelo usó como base los 1196 puntos que la Confederación Hidrográfica del Ebro (CHE) emplea para tomar muestras periódicas sobre diversas variables fisicoquímicas del agua, aunque también biológicas, como pueden ser la conductividad, los nitratos o la riqueza de macroinvertebrados. De dichos puntos se tomaron los valores de estos diversos parámetros desde el año 2000, y se realizó la media. La elección del año 2000 como punto de partida se debió a que mucha de esta información solo había sido medida y registrada a partir de los últimos 20 años. En total, se emplearon inicialmente 18 variables del agua (Tabla AII-2 del Anexo 2).

A los predictores de los parámetros fisicoquímicos y biológicos del agua se le sumaron después los 17 predictores con las variables climáticas y antropogénicas empleados en los modelos a escala de la Península Ibérica (Tabla AII-1 del Anexo 2). Debido a que estas variables peninsulares se encontraban en formato ASCII, se

superpusieron los puntos de muestreo (vectoriales) al ráster y se tomaron los valores del píxel en el que se encontraban.

Para elaborar la capa con los puntos en los cuales estaba presente *P. antipodarum*, se tomó el mapa de distribución en la Península Ibérica de la especie generado tras la revisión bibliográfica y se asignaron valores de presencia a aquellos puntos de muestreo situados en los tramos de río en los cuáles habían citas del caracol del cieno.

Una vez reunidos todos los inputs necesarios para generar los Modelos de Distribución de Especie, se procedió al ensayo de los primeros SDM provisionales con las 35 variables recogidas. Debido a que el uso de 35 variables puede suponer un problema (*overfitting*, dependencia lineal, ruido, dificultar la comprensión de los resultados), se procedió a eliminar aquellas variables que se consideraron más prescindibles.

Para ello, y en primer lugar, se apartaron aquellas variables que mostraban una correlación demasiado alta con otras, al ser linealmente dependientes. Para ello se empleó una Matriz de Correlaciones de Pearson. Mediante este método, se eliminaron las variables Arena, Altitud y Distancia a masas de agua.

En segundo lugar, y tras probar los primeros modelos en Maxent, se desecharon todas aquellas variables que tenían unos valores demasiado bajos de contribución porcentual, importancia de la permutación y test de jackknife. Los predictores con valores bajos de contribución e importancia fueron NT, PT, Distancia a carreteras, Índice de Aridez, Arcilla, Limo, y Materia Orgánica.

Finalmente tampoco se usaron aquellas variables fisicoquímicas y biológicas del agua de las cuales existían pocos registros, entre las cuales estaban TSS, SO_4^{2-} , Calcio, Clorofila a, Riqueza de macrófitos, Cobertura de macrófitos, Riqueza de macroinvertebrados, Número de macroinvertebrados y Caudal. Una variable que no se tuvo en cuenta expresamente fue Distancia a Ríos, debido a que todo el modelo se realizó en puntos correspondientes a verdaderos tramos de río.

Dos parámetros de gran importancia en los ecosistemas acuáticos en general, y para los moluscos en particular en el caso del segundo, son la abundancia de nutrientes y la concentración de carbonato cálcico ($CaCO_3$), que los moluscos emplean para generar sus conchas. La abundancia de nutrientes sirve para valorar la producción primaria (algas y macrófitos) y la contaminación por eutrofización. En el presente trabajo se han elegido a los nitratos y a los fosfatos como indicadores de la abundancia de nutrientes. En cuanto a la concentración de carbonato cálcico, se ha elegido a la conductividad como indicador

de salinidad total, debido a que no existía un registro continuo a escala de toda la cuenca del Ebro de la concentración de Calcio. El pH también ha servido para discriminar aguas ácidas (con poco CaCO_3) de aguas básicas (con mucho CaCO_3).

Tras el proceso de selección, el conjunto de variables empleadas definitivamente fueron las siguientes (Tabla 2):

Tabla 2. Variables utilizadas en el Modelo de Distribución definitivo de *P. antipodarum* en la cuenca del Ebro, y sus unidades. Fuente: elaboración propia.

Variables	Unidades
pH	Adimensional (toma valores de 0 a 14)
Conductividad	$\mu\text{S}/\text{cm}$ (a 20°C)
NH_4^+	mg/l
NO_3^-	mg/l
PO_4^{3-}	mg/l
Oxígeno disuelto	mg/l
Temperatura del agua	$^\circ\text{C}$
Estacionalidad de la temperatura	Adimensional (Desviación estándar*100)
Temperatura máxima del mes más cálido	$^\circ\text{C}*10$
Temperatura mínima del mes más frío	$^\circ\text{C}*10$
Precipitación en el mes más húmedo	mm
Índice de Influencia Humana	Adimensional (entre 1 y 65, siendo 1 ecosistemas prístinos y 65 zonas muy alteradas, como un casco urbano)
Accesibilidad	h (tiempo que se tarda en llegar a la ciudad de más de 50 000 habitantes más próxima)
Distancia a una ZEPA (aves acuáticas)	m

Se reservó el 30% de los puntos de entrenamiento para testar la eficacia del modelo, y se realizaron 10 réplicas del SDM para obtener resultados más fiables.

El output de todo este proceso fueron una serie de tablas .csv con todos los resultados estadísticos de la AUC, contribución porcentual, importancia de la

permutación, umbral *Maximum training sensitivity plus specificity* e Índice de Idoneidad para cada uno de los 1196 puntos de muestreo de la CHE en la cuenca del Ebro, entre otros. También se generaron imágenes .png con el resultado de la AUC, curvas respuesta y test de jackknife.

Para terminar, se utilizaron los resultados del modelo para crear mediante QGIS dos mapas de idoneidad del caracol del cieno en la cuenca del Ebro, el primero continuo y el segundo binario, separando por el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity* los puntos considerados adecuados e inadecuados para este taxón.

4. Resultados

4.1. Mapa de distribución de *P. antipodarum* en la Península Ibérica

La recopilación de referencias en la bibliografía con la presencia de *P. antipodarum* en la Península Ibérica ha tenido como resultado la elaboración del mapa de distribución de la figura 7.

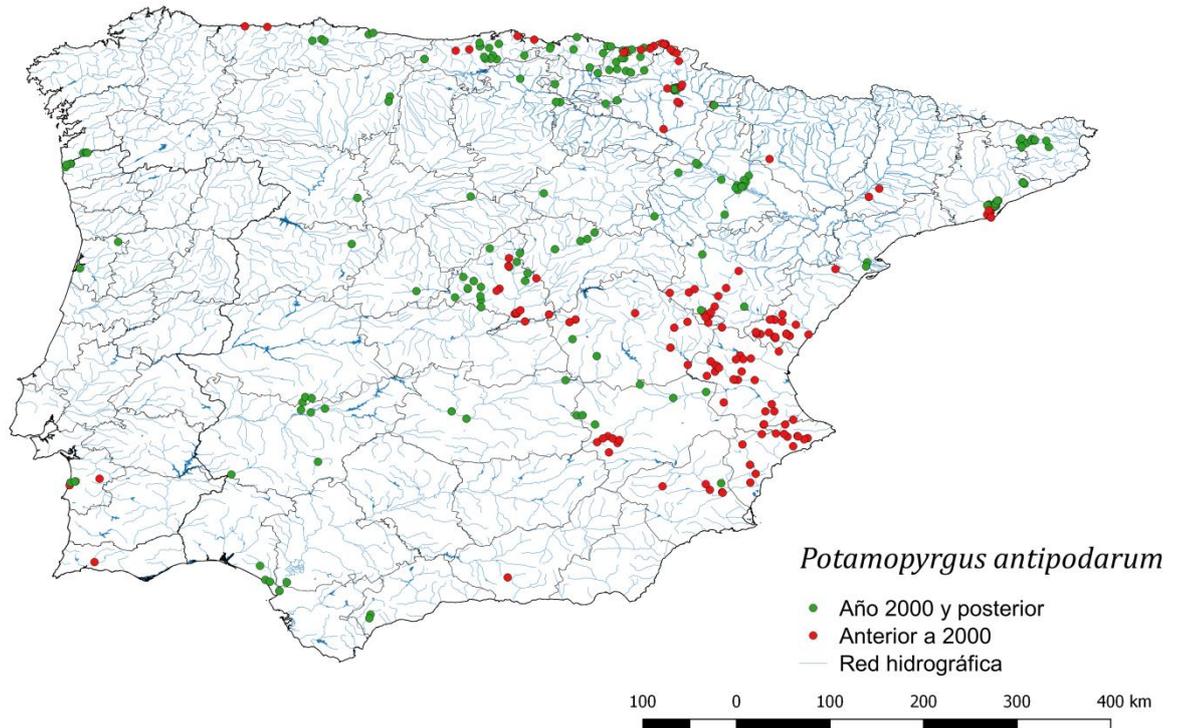


Figura 7. Mapa de distribución de *P. antipodarum* en la Península Ibérica. El mapa hace distinción entre citas históricas (anteriores al año 2000) y recientes (2000 y posterior). Se ha representado la red hidrográfica y las divisiones administrativas (provincias en España y distritos en Portugal). Fuente: elaboración propia.

La presencia de *P. antipodarum* se concentra en la mitad Este de la Península Ibérica. La práctica totalidad de las citas históricas (anteriores a 2000) se encuentran además en el oriente peninsular, salvo por algunas excepciones en Asturias y el SE de Portugal. Las citas encuadradas en el Oeste de la Península Ibérica corresponden mayormente a referencias recientes posteriores al año 2000.

Parece haber una mayor presencia del caracol del cieno en el Norte y Centro que en el Sur. Las mayores concentraciones se dan en el Levante, Madrid y Cantábrico oriental (Cantabria, Navarra y País Vasco). Sin embargo, la especie presenta una gran

dispersión territorial, encontrándose citas esparcidas y aisladas por todo el territorio ibérico.

4.2. SDM de *P. antipodarum* en la Península Ibérica

El programa informático Maxent generó dos Modelos de Distribución de Especies (SDM) de *P. antipodarum* en la Península Ibérica a partir de los predictores recogidos en la Tabla 1. En el primer SDM se usaron tan solo usó aquellas citas anteriores al año 2000 (modelo histórico), y, en el segundo, se emplearon todas las citas de presencia disponibles del caracol del cieno. Los resultados de dichos modelos se recogen en la Tabla 3.

Tabla 3. Resultados estadísticos de los Modelos de Distribución de *P. antipodarum* en la Península Ibérica, modelo histórico y modelo actual. Fuente: elaboración propia.

Modelo	Número de puntos de presencia	AUC test (training)	Maximum training sensitivity plus specificity threshold	Aciertos del modelo (%)
Histórico	194	0.887 (0.902)	0.245	87
Actual	342	0.867 (0.882)	0.226	98.7

La AUC de ambos modelos es muy alta, lo cual indica que se presupone que sus predicciones tienen una elevada precisión. En las figuras AIII-2 y AIII-3 pueden verse la AUC del modelo histórico y del modelo actual, respectivamente.

El modelo histórico, a pesar de que solo ha sido entrenado con las citas anteriores al año 2000, ha predicho el 87% de todos los puntos de presencia, incluyendo aquellas zonas donde inicialmente no estaba *P. antipodarum* pero que posteriormente fueron invadidas por el caracol. Por su parte, el porcentaje de puntos de presencia que el modelo actual ha anticipado es muy alto, del 98.7.

Los modelos de distribución de *P. antipodarum* se han empleado para elaborar dos mapas con el Índice de Idoneidad del hábitat para el caracol del cieno. En la Figura AIII-4 se puede ver el mapa de idoneidad del hábitat del SDM elaborado con los datos históricos, mientras que en la Figura 8 se representa el mapa de idoneidad del SDM actual.

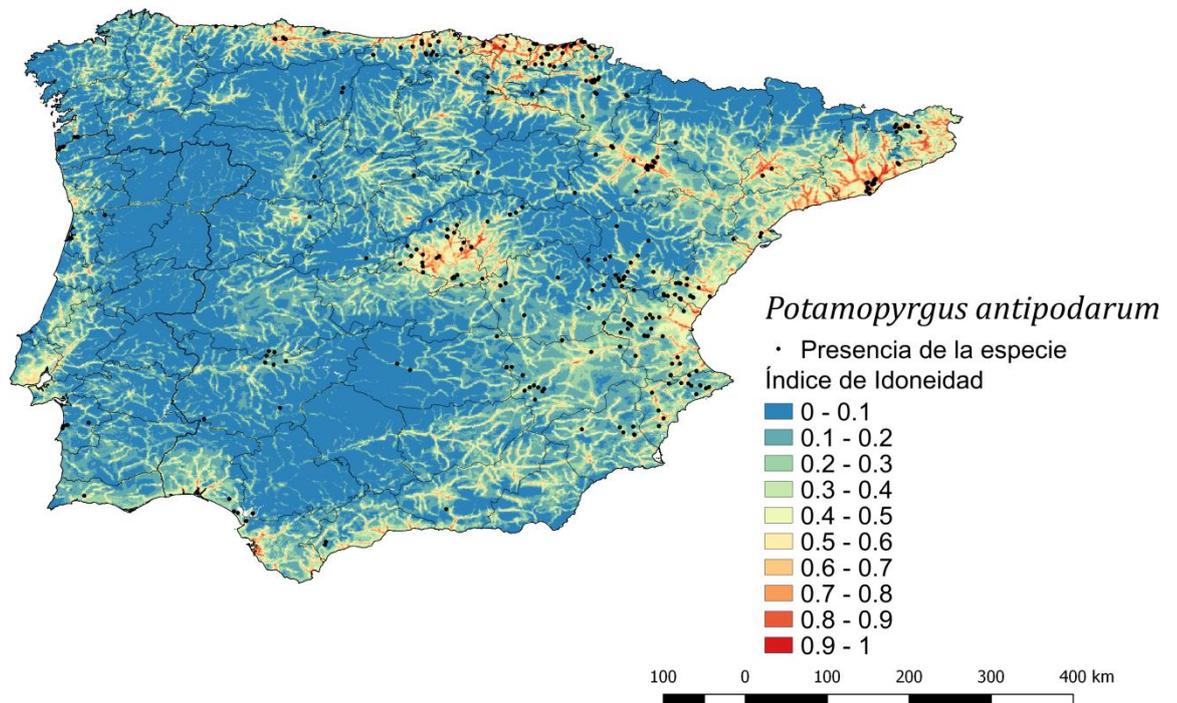


Figura 8. Mapa de idoneidad del hábitat para *P. antipodarum* en la Península Ibérica. Se han representado las divisiones administrativas (provincias en España y distritos en Portugal). Fuente: elaboración propia.

Las zonas que se muestran más proclives a albergar al caracol del cieno son la costa mediterránea, la costa cantábrica oriental, los alrededores de Madrid y el valle del Ebro. Hay grandes zonas inadecuadas para este taxón en el oeste peninsular y en la Submeseta Sur. La especie parece preferir altitudes bajas en primer lugar, estando presente también en altitudes medias pero evitando las zonas de alta montaña. En el mapa se muestra que la distribución del caracol del cieno está muy ceñida a los principales ríos.

Maxent calcula un valor umbral (*Maximum training sensitivity plus specificity threshold*) por encima del cual se considera que la especie puede vivir. En el SDM de *P. antipodarum* en la Península Ibérica el umbral es 0.226 (Tabla 3). Al aplicar dicho umbral al mapa ráster de la Figura 8, se origina un mapa bimodal (Figura 9) en el que se discriminan las zonas de distribución potencial del caracol del cieno de aquellas zonas inadecuadas para este taxón. Tras aplicar el umbral del modelo histórico (0.245, Tabla 2) al mapa de la Figura AIII-4, se genera el mapa bimodal de la Figura AIII-5.

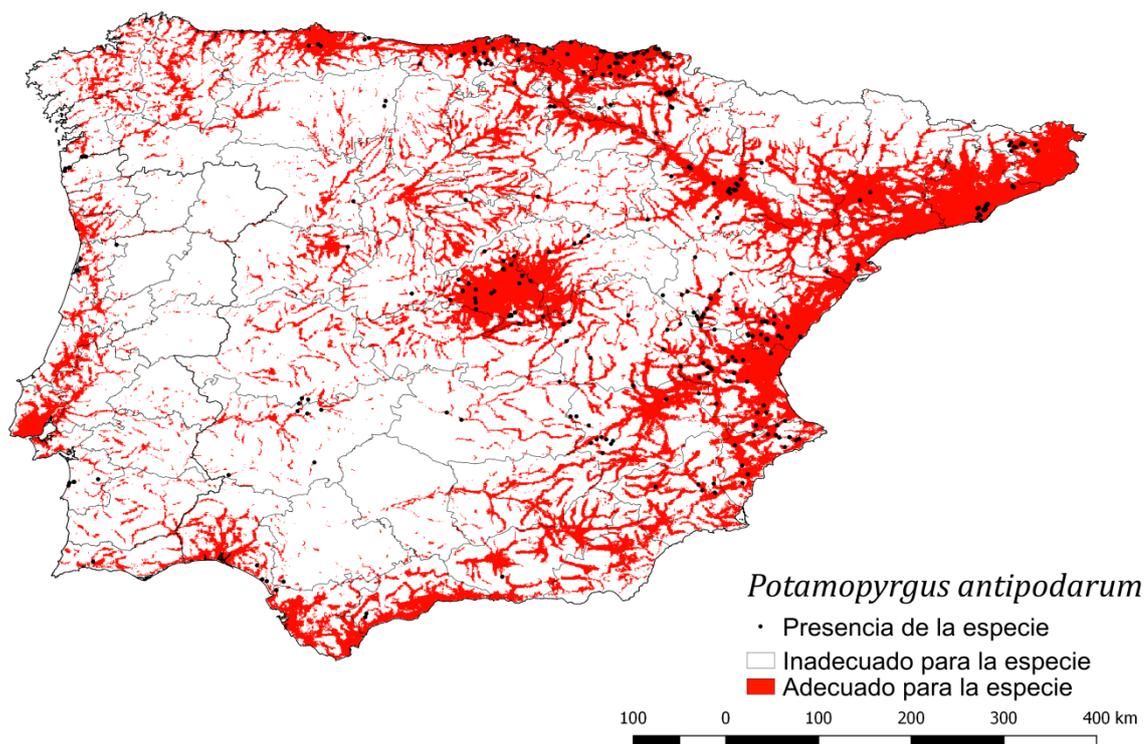


Figura 9. Zonas con hábitat adecuado para *P. antipodarum* en la Península Ibérica. Se han representado las divisiones administrativas (provincias en España y distritos en Portugal). Fuente: elaboración propia.

En el mapa bimodal se observa muy marcada la red hidrográfica, y de forma secundaria, la red de carreteras. Hay grandes continuos de hábitat adecuado en la costa mediterránea oriental y en la costa cantábrica, unidas ambas por el corredor del valle del Ebro, y también en torno a Madrid. Secundariamente se ven zonas importantes para el taxón en la costa sur peninsular, en la costa atlántica de Portugal y en la cabecera del Duero. Los grandes espacios vacíos para el caracol del cieno se hallan en torno al NE de Portugal y la Submeseta Sur.

El modelo ha generado una serie de resultados estadísticos en los que se muestran las variables que más han contribuido a dar forma al mapa de idoneidad. Entre ellas está la **contribución porcentual** y la **importancia de la permutación** (Tabla 4) y el **test de jackknife** (Figura 10).

Tabla 4. Contribución porcentual e importancia de la permutación del Modelo de Distribución de *P. antipodarum* en la Península Ibérica. En negrita, los resultados más altos de importancia de las variables. Fuente: elaboración propia.

Variable	Contribución porcentual	Importancia de permutación
Estacionalidad de la temperatura	4.7	16.8
Temperatura máxima del mes más cálido	5.8	24.1
Temperatura mínima del mes más frío	3.7	28.2
Precipitación en el mes más húmedo	2.2	4.6
Índice de Influencia Humana	9.5	1.2
Accesibilidad	29	3.8
Distancia a ríos	33.1	14.3
Distancia a una ZEPA (aves acuáticas)	0.5	0.8
Arcillas	11.5	6.2

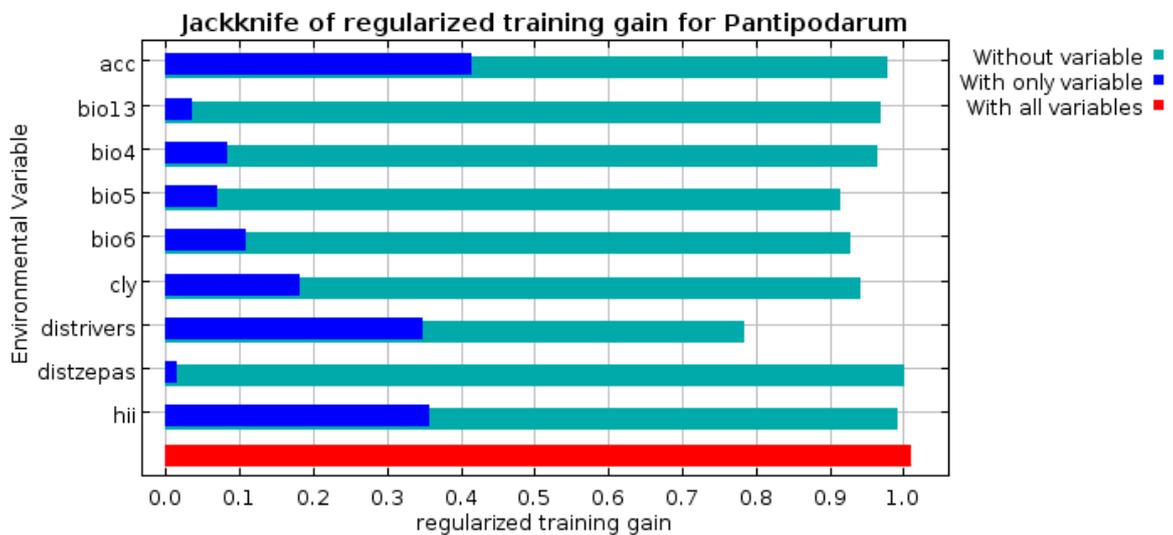


Figura 10. Resultados del test de jackknife del Modelo de Distribución de *P. antipodarum* en la Península Ibérica. Fuente: elaboración propia.

Las variables de mayor importancia en según la **contribución porcentual** han sido **Distancia a ríos** y **Accesibilidad**, seguido por **Arcillas**. Según la **importancia de la permutación**, tienen especial relevancia las variables climáticas de temperatura y otra vez la **Distancia a ríos**. Según el **test de jackknife** se pueden ver que las contribuciones

de las variables **Accesibilidad**, **Distancia a ríos** e **Índice de Influencia Humana** son los más importantes.

El comportamiento de la idoneidad del hábitat ante las variables **Accesibilidad** (Figura 11) y **Distancia a ríos** (Figura 12) es muy parecido entre ambas. En ambos casos, estas variables resultan fundamentales para explicar la presencia del caracol del cieno cuando se trata de puntos próximos a una carretera o a un río, respectivamente. Una vez se aleja el observador de la carretera o del río, la posibilidad de encontrar un ejemplar de *P. antipodarum* disminuye rápidamente.

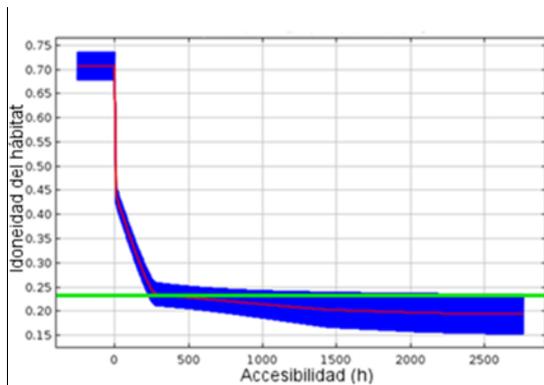


Figura 11. Curva de respuesta frente a la variable Accesibilidad. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

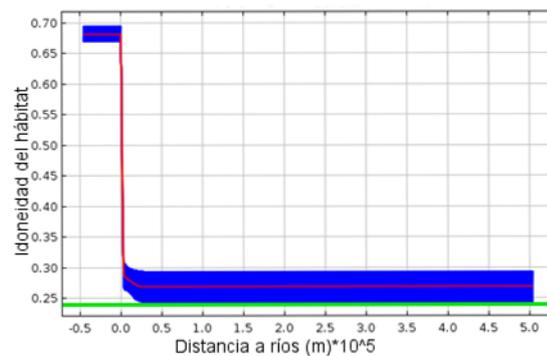


Figura 12. Curva de respuesta frente a la variable Distancia a ríos. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

El caracol del cieno parece preferir las zonas continentales a las zonas oceánicas, tal y como muestra la curva de respuesta de la idoneidad para a la especie frente a la variable **Estacionalidad de la temperatura** (Figura 13), siempre y cuando la variación de temperatura no sea excesiva, ya que a valores muy altos la idoneidad para *P. antipodarum* empieza a decrecer. También prefiere que las temperaturas máximas anuales no sean excesivamente altas (Figura 14) y que las temperaturas mínimas anuales tampoco sean demasiado bajas (Figura 15).

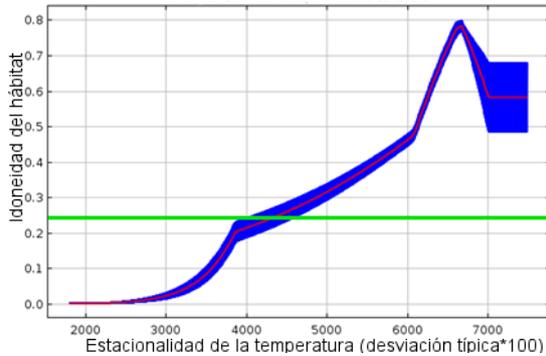


Figura 13. Curva de respuesta frente a la variable Estacionalidad de la temperatura. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

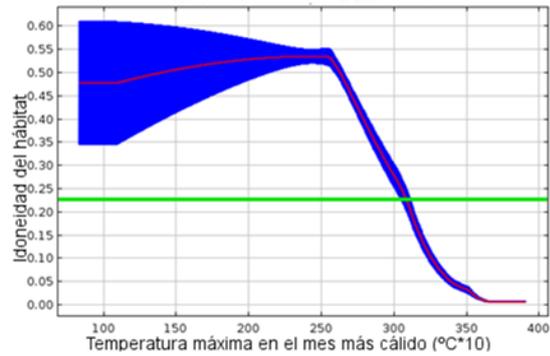


Figura 14. Curva de respuesta frente a la variable Temperatura máxima en el mes más cálido. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

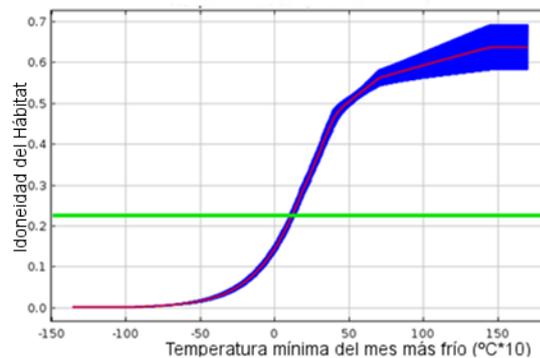


Figura 15. Curva de respuesta frente a la variable Temperatura mínima del mes más frío. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

Su preferencia por sustratos con arcilla se sitúa a valores intermedios, ni demasiado arcillosos ni a demasiado poco, en torno a un 25-30 % de arcilla (Figura 16). También muestra apetencia por entornos humanizados, como se desprende por la curva ascendente del **Índice de Influencia Humano** (17).

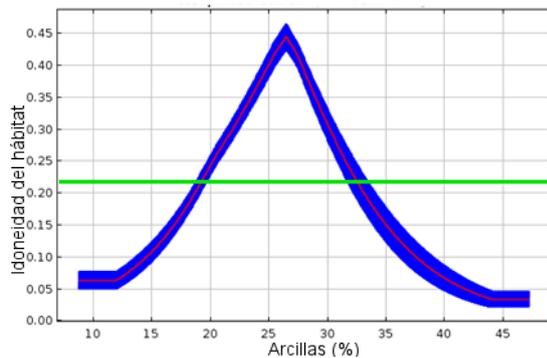


Figura 16. Curva de respuesta frente a la variable Arcillas. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

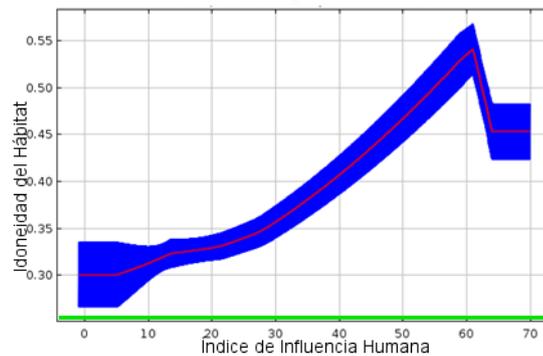


Figura 17. Curva de respuesta frente a la variable Índice de Influencia Humana. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

La curva de **Precipitación en el mes más húmedo** muestra dos máximos, uno a valores bajos (50 mm/mes) y otro a valores altos (250 mm/mes), sin que se vea una tendencia clara (Figura 18). La variable **Distancia a una ZEPA (aves acuáticas)** dibuja una curva plana decreciente con una incertidumbre elevada, aunque a escala de decenas de kilómetros, la idoneidad del hábitat asciende a medida que la distancia a una ZEPA aumenta (Figura 19).

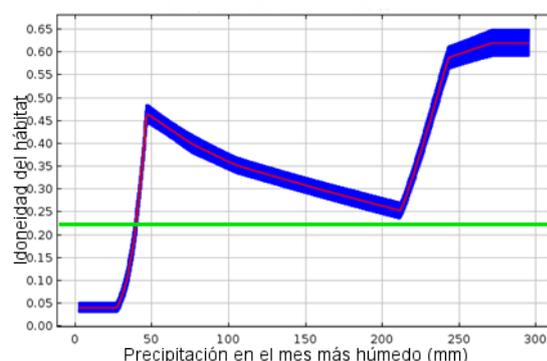


Figura 18. Curva de respuesta frente a la variable Precipitación en el mes más húmedo. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

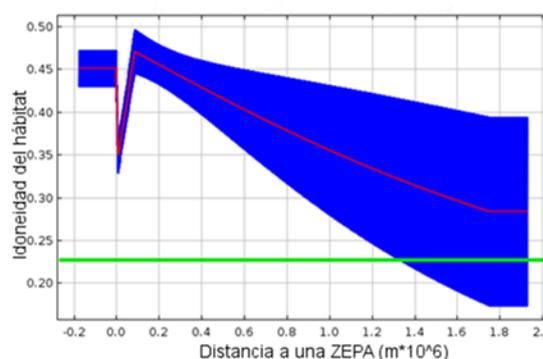


Figura 19. Curva de respuesta frente a la variable Distancia a una ZEPA (Aves acuáticas). La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

4.3. SDM de *P. antipodarum* en la Cuenca del Ebro

Tras aplicar Maxent a una serie de predictores de variables fisicoquímicas del agua, biológicas, climáticas y antropógenas (Tabla 3), se ha generado un Modelo de Distribución de Especie con los siguientes resultados de la Tabla 5.

Tabla 5. Resultados estadísticos del Modelo de Distribución de *P. antipodarum* en la cuenca del Ebro. Fuente: elaboración propia.

Modelo	Número de puntos de presencia	AUC test (training)	Maximum training sensitivity plus specificity threshold	Aciertos del modelo (%)
Cuenca del Ebro	88	0.854 (0.897)	0.231	89.8

La AUC del modelo, tanto de test como de entrenamiento, es elevada, lo bastante como para que se considere que las predicciones del modelo tendrán una fiabilidad suficiente. Se puede ver la AUC de la ROC de este modelo en la Figura AIII-6.

En cuanto al porcentaje de puntos de presencia que se han predicho correctamente con el modelo, es del 89.8%.

Con este modelo se ha elaborado un mapa en el que se recogen la idoneidad del hábitat para el caracol del cieno en la cuenca del Ebro, en cada una de las estaciones de toma de muestras de la Confederación Hidrográfica del Ebro (CHE) (Figura 20).

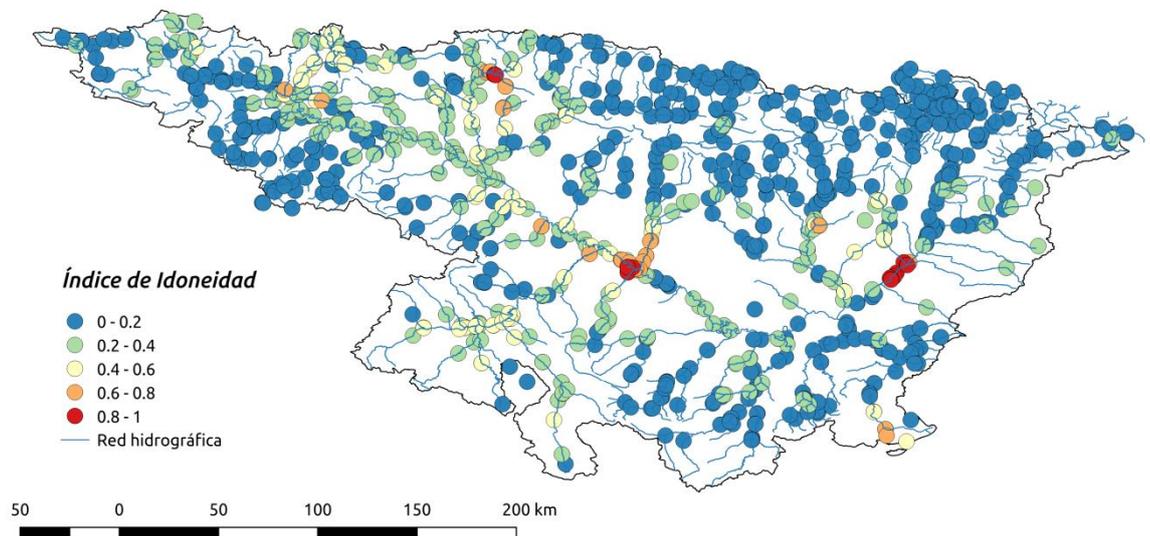


Figura 20. Mapa de idoneidad del hábitat para *P. antipodarum* en la cuenca del Ebro. Los puntos representan la idoneidad del hábitat en cada una de las estaciones de muestreo de la Confederación Hidrográfica del Ebro. Fuente: elaboración propia.

Los hábitats adecuados para la *P. antipodarum* se concentran principalmente en el curso del Ebro y en los tramos bajos y medios de sus afluentes. Las zonas

montañosas, sin embargo, son poco aptas para el molusco. Los valores de idoneidad son por lo general moderados, no habiendo casi puntos con una idoneidad superior al 0.6.

Al aplicar el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity* de este modelo, 0.231 (Tabla 5), se genera el mapa bimodal de la Figura 21, con todos los puntos que son habitables para el caracol del cieno.

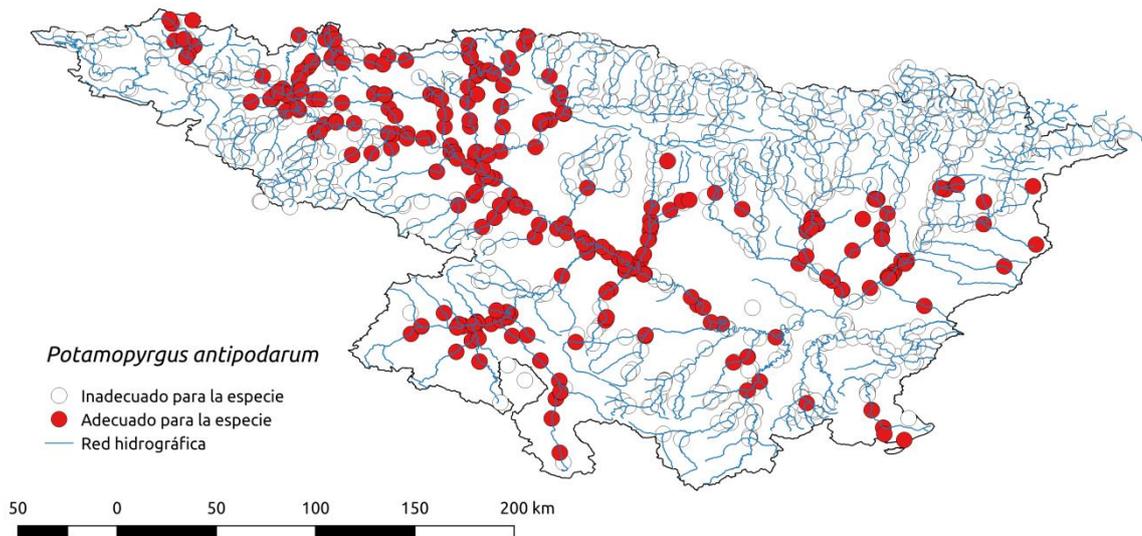


Figura 21. Zonas con hábitat adecuado para *P. antipodarum* en la cuenca del Ebro. Los puntos representan la presencia de hábitat adecuado en cada una de las estaciones de muestreo de la Confederación Hidrográfica del Ebro. Fuente: elaboración propia.

En este mapa se vuelve a observar que la especie tiende a estar ausente en las zonas montañosas, mientras que casi todo el cauce principal del río Ebro cuenta con hábitats aptos para *P. antipodarum*. También se aprecia que la especie selecciona ríos de cierto tamaño y caudal, a parte del propio Ebro, como el Zadorra, el Arga, el Aragón, el Jalón, el Gállego, el Cinca y el Segre. Finalmente, la zona NO de la cuenca posee una importancia especial para el caracol del cieno.

Las variables utilizadas en el modelo han obtenido los valores de **contribución porcentual** e **importancia de la permutación** recogidos en la Tabla 6. El resultado del **test de jackknife** se puede ver en la Figura 22.

Tabla 6. Contribución porcentual e importancia de la permutación del Modelo de Distribución de *P. antipodarum* en la cuenca del Ebro. En negrita, los resultados más altos de importancia de las variables. Fuente: elaboración propia.

Variable	Contribución porcentual	Importancia de permutación
pH	0.3	1.6
Conductividad	2.7	13.7
NH ₄	1.3	3
NO ₃	20.2	14.5
PO ₄ ³⁻	1.2	0.6
Oxígeno disuelto	0.1	1.7
Temperatura del agua	0.1	0.3
Estacionalidad de la temperatura	5.2	2.5
Temperatura máxima del mes más cálido	0.5	1.2
Temperatura mínima del mes más frío	3.8	9.2
Precipitación en el mes más húmedo	2	12.6
Índice de Influencia Humana	16.8	0.3
Accesibilidad	35	4.8
Distancia a una ZEPA (aves acuáticas)	10.7	34

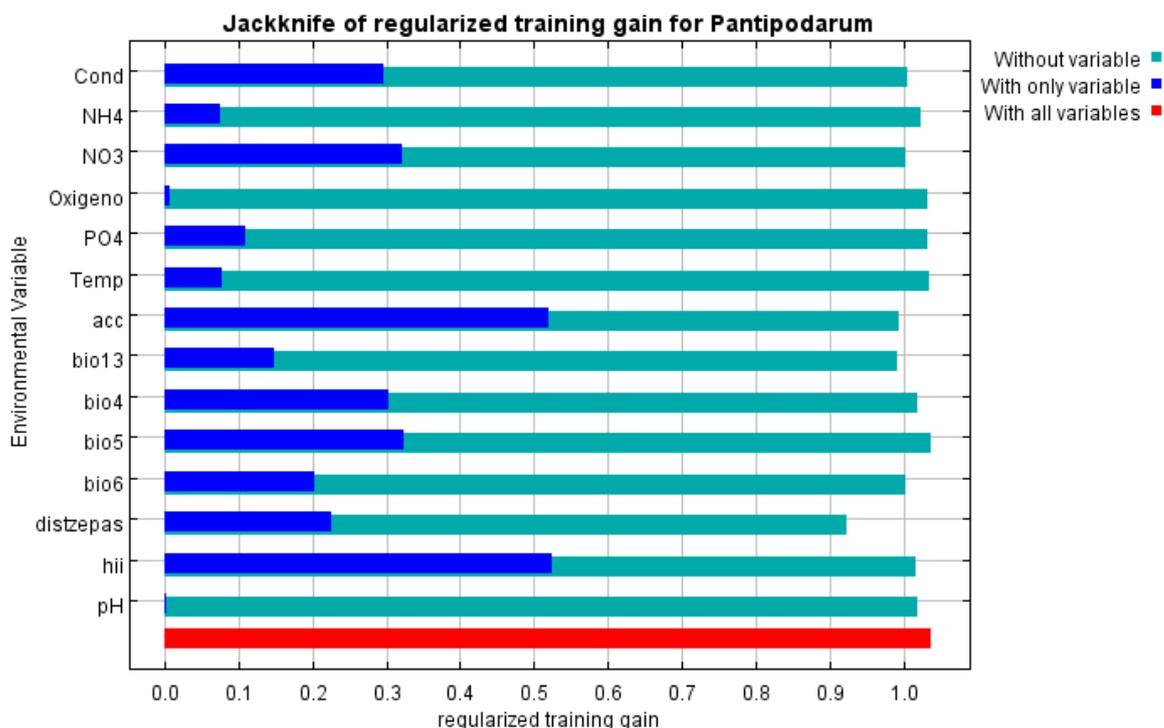


Figura 22. Resultados del test de jackknife del Modelo de Distribución de *P. antipodarum* en la cuenca del Ebro. Fuente: elaboración propia.

Las variables que han obtenido mayor importancia en la **contribución porcentual** han sido la **Accesibilidad**, el **NO₃** y el **Índice de Influencia Humana**. En cuanto a la **importancia de la permutación**, los predictores con valores más altos han sido **Distancia a una ZEPA (aves acuáticas)**, **NO₃**, **Conductividad** y **Precipitación en el mes más húmedo**. En el **test de jackknife** las variables más relevantes han sido el **Índice de Influencia Humana**, la **Accesibilidad**, la **Temperatura máxima del mes más cálido** y el **NO₃**.

La variable **Accesibilidad** (Figura 23) influye mucho en la presencia de *P. antipodarum*. Aquellos puntos con un valor bajo de **Accesibilidad**, es decir más fácilmente accesibles, son aquellos más proclives a tener presencia de la especie. La especie prefiere también una concentración de **Nitratos** (Figura 24) en torno a 10 mg/l.

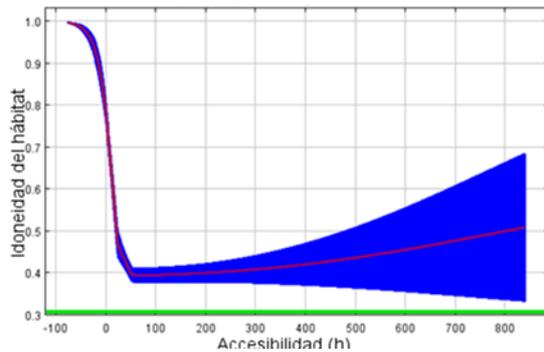


Figura 23. Curva de respuesta frente a la variable Accesibilidad. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

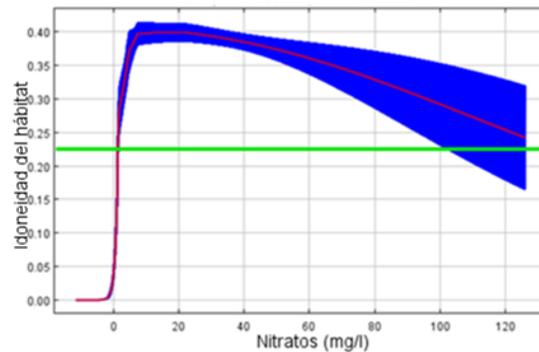


Figura 24. Curva de respuesta frente a la variable NO₃. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

El caracol del cieno también presenta afinidad por las zonas altamente humanizadas, tal y como muestra la curva de respuesta frente al predictor **Índice de Influencia Humana** (Figura 25). En cuanto a su relación con la **Distancia a una ZEPA (Aves acuáticas)**, la función traza una curva unimodal con un máximo en torno a 20 km de distancia (Figura 26).

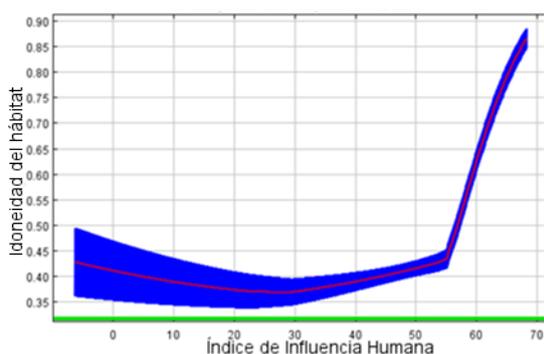


Figura 25. Curva de respuesta frente a la variable Índice de Influencia Humana. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

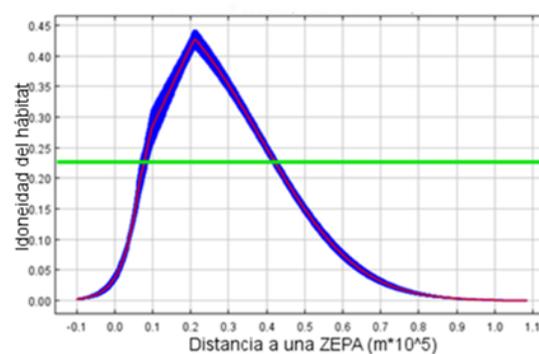


Figura 26. Curva de respuesta frente a la variable Distancia a una ZEPA (Aves acuáticas). La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia

Como se puede observar, existe una alta correlación entre la **Precipitación en el mes más húmedo** y aquellos puntos en donde se localizan las poblaciones del caracol del cieno (Figura 27). También está presente en aquellas zonas con una **Estacionalidad de la temperatura** muy elevada (Figura 28).

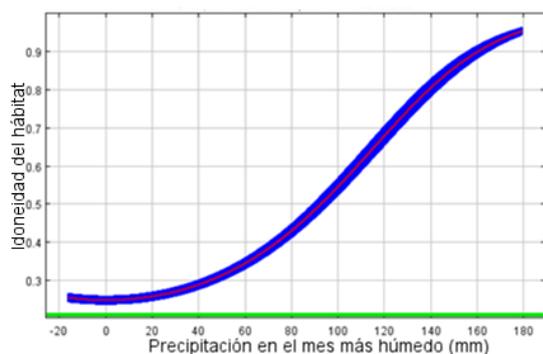


Figura 27. Curva de respuesta frente a la variable Precipitación en el mes más húmedo. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

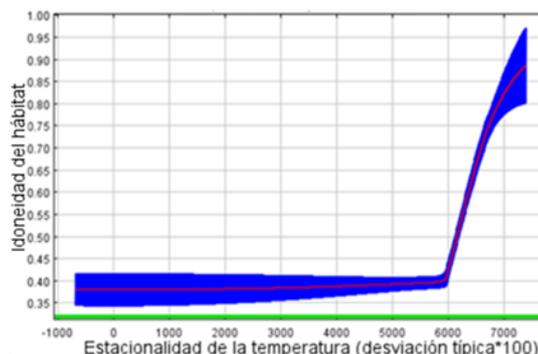


Figura 28. Curva de respuesta frente a la variable Estacionalidad de la Temperatura. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

Respecto a la curva de respuesta de la variable **Temperatura máxima del mes más cálido** (Figura 29), la idoneidad es mayor a temperaturas máximas moderadas, pero existiendo un rango de incertidumbre muy amplio. El predictor **Temperatura mínima del mes más frío** (Figura 30) traza una curva de respuesta con una forma unimodal, alcanzando la máxima idoneidad del hábitat entre 0°C y -2°C de temperatura mínima, excepto para valores altos de temperatura mínima, en los cuales la capacidad de predicción de la variable se vuelve 1.

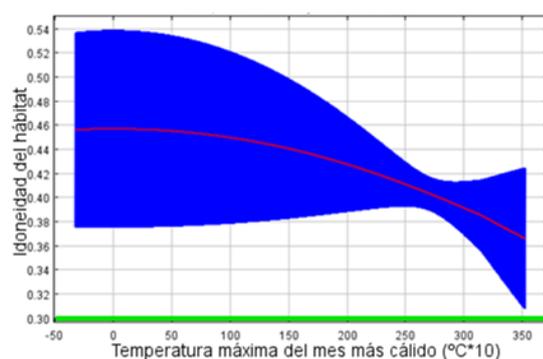


Figura 29. Curva de respuesta frente a la variable Temperatura máxima del mes más cálido. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

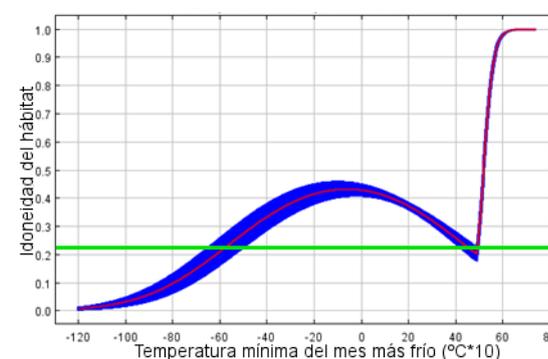


Figura 30. Curva de respuesta frente a la variable Temperatura mínima del mes más frío. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

El caracol del cieno reacciona negativamente ante valores altos de **Conductividad** (Figura 31) y de **pH** (Figura 32).

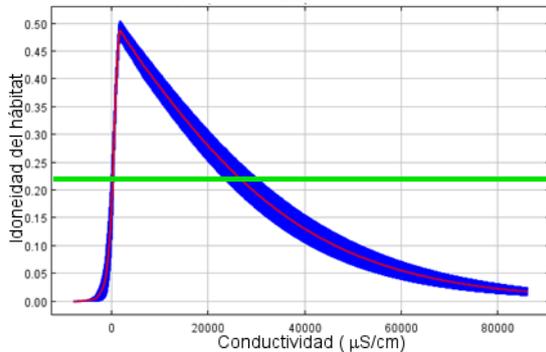


Figura 31. Curva de respuesta frente a la variable Conductividad. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

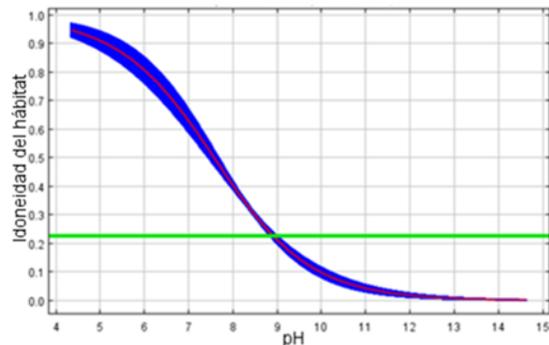


Figura 32. Curva de respuesta frente a la variable pH. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

La **Temperatura del agua** (Figura 33) resulta más atractiva para *P. antipodarum* cuando toma valores medio-altos que cuando se sitúa en valores muy bajos. También es destacable el aspecto de que la curva presente una incertidumbre muy elevada. Por su parte, la curva de respuesta del NH_4^+ (Figura 34) es decreciente, de manera que *P. antipodarum* evita valores altos de amonio.

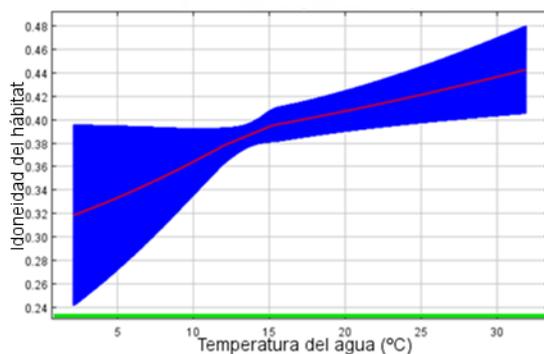


Figura 33. Curva de respuesta frente a la variable Temperatura del agua. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

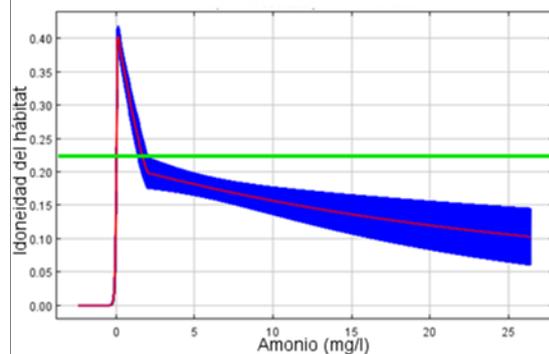


Figura 34. Curva de respuesta frente a la variable NH_4^+ . La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

La curva de respuesta ante el PO_4^{3-} (Figura 35) es una línea recta que se sitúa en un nivel de idoneidad del 0.4 para cualquier valor de concentración de fosfatos. Finalmente, el **Oxígeno disuelto** (Figura 36) muestra una curva ascendente. Los hábitats más idóneos para *P. antipodarum* son aquellos con concentraciones de oxígeno disuelto elevadas.

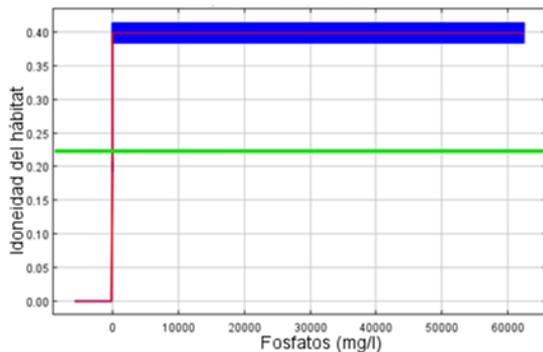


Figura 35. Curva de respuesta frente a la variable PO_4^{3-} . La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

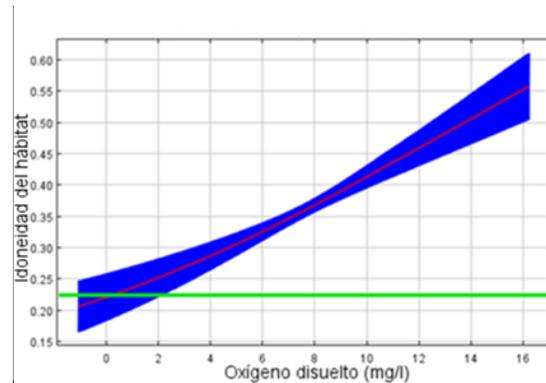


Figura 36. Curva de respuesta frente a la variable Oxígeno disuelto. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, el intervalo azul la desviación estándar y la línea verde el umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*. Fuente: elaboración propia.

5. Discusión

El caracol del cieno ha resultado estar ya presente en numerosos puntos de toda la Península Ibérica, y las zonas con hábitat idóneo para la especie y bajo riesgo de expansión abundan. *Potamopyrgus antipodarum* se presenta como un molusco invasor con grandes capacidades de adaptación y numerosos recursos biológicos para sobrevivir en nuevos ambientes y aumentar su rango de distribución en el futuro.

5.1. Distribución de *P. antipodarum* en la Península Ibérica

Aquellas zonas en las que se han detectado las mayores densidades de citas de presencia de *P. antipodarum* muestran ciertas semejanzas que permiten sospechar cuáles son los principales factores que explican la distribución de este taxón invasor. Las citas se concentran en las zonas bajas de los ríos, que a su vez están muy humanizadas.

También se aprecia que existe una mayor atracción hacia las zonas Norte y Este peninsulares que hacia el Sur y el Oeste. No cabe ninguna duda de que la especie está más asentada en el cuadrante nororiental, pero la presencia de citas esporádicas en zonas sureñas y occidentales permite imaginarse que su menor importancia presente se debe más a limitaciones a la dispersión que a verdadera falta de idoneidad del hábitat, cuestión que ha sido abordada por medio de los Modelos de Distribución de Especie.

Sin embargo, hay un factor que ha podido adulterar los resultados de este mapa de distribución, y ese factor es la falta de publicaciones en las que se haya abordado o registrado la presencia de *P. antipodarum* relativas a muchos puntos de la geografía ibérica, vacío que corresponde más a falta de esfuerzo de muestreo que a ausencia real del taxón.

Un caso paradigmático de este sesgo son aquellos artículos o estudios abordados en el presente trabajo en los cuales dice expresamente que han sido encontrados ejemplares de caracol del cieno, pero la imprecisión de las citas no ha permitido referenciarlas geográficamente a unas coordenadas concretas y por lo tanto no aparecen en el mapa de distribución (Figura 7).

Así pues, además de los puntos recogidos en el mapa de distribución, también hay constancia de la presencia de *P. antipodarum* en numerosos tramos de río del Guadiana y sus afluentes (Nieva-Pérez, 2009), en Sierra Morena (Pérez-Quintero, 2009), en el Tinto y en el Odiel (Pérez-Quintero, 2011), localidades del valle del Ebro (Oscoz, Tomás, & Durán, 2010), Portugal (De Oliveira, 2009), del río Júcar a su paso por la

provincia de Albacete (Rueda-Sevilla, Hernández-Villar, & Tapia-Ortega, 2001) y Galicia (Rivas-Rodríguez, Servia, Vieira-Lanero, & Cobo, 2010).

Precisamente, la mayor parte de estas referencias mal situadas corresponden a localidades del Suroeste y Oeste de la Península Ibérica (Guadiana, Tinto, Odiel, Sierra Morena, Portugal, Galicia), de forma que, de haberse incluido, la forma del mapa de distribución de *P. antipodarum* en España y Portugal tendría otra forma, y los resultados de los SDM elaborados a partir de estos datos serían diferentes.

Este mapa corrobora la expansión del caracol del cieno en la Península. Los primeros mapas con su distribución elaborados para España (Ibañez & Alonso, 1977) y Portugal (Simões, 1988) mostraban una presencia de *P. antipodarum* dispersa por pocos puntos cercanos a la costa, sin haber grandes diferencias entre Norte y Sur y entre Este y Oeste. Otros estudios más recientes, pero menos intensivos, también apuntaban a que la especie se había dispersado por el interior peninsular (Alonso & Castro-Díez, 2015). Sin embargo, este trabajo es el primero en reunir exhaustivamente todas las citas registradas hasta el presente, de manera que se han podido confirmar estas sospechas.

5.2. Riesgo de invasión de *P. antipodarum* en la Península Ibérica

Existen pocos antecedentes en los cuales se haya revisado la capacidad de predicción de un SDM a lo largo de una serie histórica (Loo, Mac Nally, et al., 2007). Sin embargo, y a las vistas de los resultados, no cabe duda de que su utilización es una herramienta muy poderosa para validar el rigor de un Modelo de Distribución de Especie.

El modelo de distribución histórico elaborado en el presente trabajo ha conseguido predecir en qué zonas se iba a expandir *P. antipodarum* en el futuro en 75.8% de los casos (Figura AIII-7). Es decir, que de cada 4 nuevos registros del caracol del cieno en la Península Ibérica desde el año 2000, 3 de ellos se han producido en zonas que el modelo histórico había considerado como “Adecuadas para la especie”, y el caso restante se ha dado en zonas que el modelo no consideraba sensibles de ser invadidas, y por lo tanto, se han escapado de su capacidad de predicción. De esta manera, se considera que el SDM elaborado para calcular la vulnerabilidad de la expansión en los próximos años, entrenado con los mismos predictores, tendrá suficiente solidez y rigor como para resultar una herramienta de gestión útil. Se pueden ver los aciertos y errores del SDM histórico en formato cartográfico en la Figura AIII-8.

El hecho de que la mayor parte de citas del Oeste peninsular se registren a partir del año 2000 parece sugerir una expansión Este-Oeste del caracol del cieno. Sin

embargo, está descartada la opción de que la expansión se haya producido desde un único punto de introducción en la Península, pues ya en fechas tempranas hay constancia de *P. antipodarum* en diversos puntos de España y Portugal, muy separados entre sí, y algunos de ellos en el Oeste (Ibañez & Alonso, 1977; Simões, 1988), lo cual parece confirmar de que se han producido numerosas introducciones de manera independiente en el último siglo.

El panorama que se perfila al observar que las citas más tempranas se concentren en torno a la costa, para luego expandirse por el interior, parece confirmar la hipótesis de la introducción por medio de aguas de lastre (Hosea & Finlayson, 2005; Morley, 2008; Zbikowski & Zbikowska, 2009). La expansión por el interior se debe de haber llevado a cabo principalmente por vectores, como las aves acuáticas (Reynolds et al., 2015) o la pesca (Davidson et al., 2008), puesto que las citas por el interior están espaciadas entre sí por decenas de kilómetros, y no parece que el caracol los haya podido recorrer por sus propios medios.

Tal vez los mayores éxitos del modelo histórico se han producido en torno a Madrid, el valle del Ebro y Cataluña. Estos lugares, a pesar de contar con pocas referencias durante el siglo XX, concentraban gran superficie de hábitat adecuado según las previsiones del modelo histórico. Dichas previsiones se han visto confirmadas con la aparición de múltiples citas a partir del año 2000.

Esta situación que se dibuja con los resultados del SDM histórico y del mapa de distribución permite afirmar que la especie se encuentra ya asentada en la Península Ibérica y en fase de expansión (Figura AIII-9). Desde la llegada de los primeros propágulos de *P. antipodarum* a diversos puntos de la geografía ibérica, cuyos más tempranos registros se sitúan a principios del siglo XX (Orozco et al., 2001), las poblaciones del caracol del cieno ya han superado sucesivamente los primeros filtros bióticos y abióticos que se le han presentado y se encuentran perfectamente asentadas y protagonizando dinámicas de invasión interregional en diferentes fases de colonización y establecimiento (Robichaud, 2017; Theoharides & Dukes, 2007).

Nos encontramos ya en el marco en el cual se desarrolla el SDM actual de *P. antipodarum* en la Península Ibérica. El caracol del cieno aparece en nuevos y numerosos rincones de la geografía española y portuguesa en los que nunca había sido citado anteriormente, especialmente en localidades del Oeste. Las condiciones del medio en el que puede presentarse el caracol se multiplican, lo cual no es sorprendente teniendo en cuenta su historial de expansión mundial (Davidson et al., 2008; Naser &

Son, 2009). Una mayor variedad de condiciones ambientales en las muestras de entrenamiento significan resultados diferentes en los Modelos de Distribución de Especie, tal y como se puede apreciar al comparar los mapas de Idoneidad del modelo histórico (Figura AIII-4 y Figura AIII-5) con los del modelo actual (Figura 8 y figura 9).

La superficie con hábitat considerado como adecuado para *P. antipodarum* ha experimentado una ligera expansión, expansión estimada en torno al 16% (Tabla AIII-1). Esta expansión se ha producido principalmente por el occidente ibérico, en zonas que inicialmente no se habían considerado aptas para la especie, un fenómeno de subestimación que se repite de manera habitual en la modelización de especies exóticas invasoras (Beaumont et al., 2009; Broennimann et al., 2007). En algunos otros lugares, pero los menos numerosos, la previsión se ha ajustado en el SDM actual de manera que se ha reducido la superficie potencialmente adecuada (como en el Oeste de Galicia, Norte de Madrid...).

Los mapas de idoneidad del hábitat, que en el caso de una especie exótica invasora se interpretan como mapas de vulnerabilidad a la invasión, obtenidos a partir del Modelo de Distribución de Especie (actual), trazan una distribución de la idoneidad ajustada a dos hitos geográficos muy concretos: la red hidrográfica y la red de carreteras y de centros urbanos (Figura 8 y figura 9).

Conclusiones similares se llegan a alcanzar por medio de la observación de los estadísticos de Maxent (Tabla 4 y Figura 10). La presencia de *P. antipodarum* por una parte parece que se rige por factores climáticos, pero sobre todo lo hace por la proximidad a ríos y masas de agua, en primer lugar, y por la presencia de asentamientos humanos y todo tipo de influencia antropogénica, en segundo lugar.

No sorprende que la influencia de la red hidrográfica sea el predictor más importante de cuantos se han utilizado, puesto que *P. antipodarum*, como miembro de la antigua subclase Prosobranchia (Clusa et al., 2016), posee branquias y no es capaz de respirar fuera del agua (Alonso & Castro-Díez, 2012). Las referencias al caracol del cieno se han recogido en la mayor parte de los casos en ríos de cierta entidad, y las veces que se citaba en arroyos o canales de riego, con frecuencia no distaban mucho de un cauce moderadamente importante.

Llegados a este punto, es necesario volver a la discusión de los mapas de idoneidad del hábitat para hacer un inciso relativo a la escala de los mismos. En el párrafo anterior se ha mencionado que el hecho de que *P. antipodarum* sea una especie pulmonada que no puede desarrollar su ciclo vital fuera de zonas inundadas (al menos

por periodos largos) hace que su distribución se ciña a las masas de agua. En los mapas de idoneidad aparecen grandes zonas continuas clasificadas como adecuadas para la especie. Sin embargo, dentro de una superficie identificada como tal, solo se espera encontrar ejemplares del caracol del cieno en las zonas acuáticas. Así mismo, tampoco se descarta que en una gran superficie clasificada como inadecuada para la especie puedan hallarse poblaciones de *P. antipodarum* en pequeños retazos de hábitat idóneo, tan pequeños que la sensibilidad de los mapas a escala ibérica no ha permitido cartografiarlos. En esta tesitura se pueden interpretar algunas de las citas de presencia fuera de las zonas habitables.

Los indicadores antropogénicos son el siguiente elemento en importancia para explicar la distribución del caracol del cielo, según los modelos. Este caracol acuático está ligado a zonas muy bien comunicadas (predictor de **Accesibilidad**) y muy alteradas (predictor de **Índice de Influencia Humana**). Esto puede ser debido a que, como muchas especies exóticas invasoras, encuentran en estos ambientes menor presión de la fauna autóctona, dislocada por los usos humanos (Lozon & Maclsaac, 1997; Shea & Chesson, 2002). Las especies exóticas, por su mayor plasticidad, toleran mejor estos medios alterados (Kennard, Arthington, Pusey, & Harch, 2005). También puede ser debido a que la dispersión se concentra en zonas con mucho tránsito de vehículos y personas, especialmente en el caso concreto de embarcaciones y pescadores (Gallardo & Aldridge, 2013a, 2013b; Kappes & Haase, 2012).

Los factores climáticos, a pesar de contribuir significativamente en la distribución de este molusco, quedan relegados a un segundo plano frente a los predictores anteriores. *P. antipodarum* elige como hábitat zonas con unas temperaturas máximas no demasiado elevadas ni unas mínimas demasiado bajas.

En el caso de las **temperaturas máximas**, es posible que se deba más bien a sesgos de los modelos que a verdaderas limitaciones climáticas para la especie. Si bien es cierto que se ha comprobado que el caracol del cieno comienza a presentar mortalidades elevadas por encima de los 30°C (Quinn, Steele, Hickey, & Vickers, 1994), en la Península Ibérica dichas temperaturas del agua son excepcionales (Toro et al., 2002). Sin embargo, como ya se ha comentado arriba, hay un vacío de referencias geográficas concretas de *P. antipodarum* en el sur de España y Portugal que no se corresponde con su ausencia real (Nieva-Pérez, 2009; Pérez-Quintero, 2009, 2011; Rueda-Sevilla et al., 2001), lo que adultera los resultados de los SDM. Esta hipótesis parece la más plausible, ya que, considerando las referencias conocidas sobre la

capacidad de este molusco para vivir en aguas cálidas (Alonso & Castro-Díez, 2008), no parece realista suponer que las temperaturas del sur de la Península pudieran resultar un umbral infranqueable.

En cuanto a las **temperaturas mínimas**, sí que hay evidencias de que *P. antipodarum* no resiste a la congelación y que solo puede sobrevivir unas horas a temperaturas bajo 0 (Hylleberg & Siegismund, 1987). Es por ello por lo que no se ha encontrado ninguna cita de este gasterópodo acuático situada a una altitud superior a 1600 m sobre el nivel del mar (Pérez-Murciano, Andreu-Moliner, & de Pauw, 1998). Así pues, parece que las temperaturas mínimas en invierno son uno de los factores fundamentales que determinan por qué *P. antipodarum* no aparece en los pisos superiores de las principales cordilleras ibéricas (Pirineos, Cordillera Cantábrica, Sistema Central, Cordillera Penibética).

El resto de factores considerados (**Precipitación en el mes más húmedo**, **Arcillas** y **Distancia a una ZEPA de aves acuáticas**), si bien han contribuido a complementar y concretar los modelos, no han tenido la importancia central para explicar la distribución de *P. antipodarum* y construir los modelos que si han tenido las variables de proximidad a la red hidrográfica, influencia antropogénica y temperaturas máximas y mínimas.

5.3. Riesgo de invasión de *P. antipodarum* en la cuenca del Ebro

Los resultados del SDM de la cuenca del Ebro son consistentes con los de la Península Ibérica. El hecho de haber incluido en este modelo variables del agua, de parámetros fisicoquímicos y biológicos, no cambian en lo fundamental las tendencias observadas en los SDM anteriores. De esta forma, otra vez se vuelven a dibujar dos ambientes muy contrastados para *P. antipodarum*: las zonas bajas, repletas de hábitats adecuados, y las zonas altas de montaña, inhóspitas para el caracol del cieno.

La primera aproximación se realiza a través de los resultados de los principales estadísticos (Tabla 6 y Figura 22). En este caso, las variables socioeconómicas, **Accesibilidad** e **Índice de Influencia Humana**, vuelven a tener un peso destacado. Pero hay diferencias respecto al SDM ibérico: la **Distancia a una ZEPA** parece cobrar de repente gran importancia a esta escala, y en las variables climáticas las precipitaciones ganan relevancia sobre la temperatura. De las variables acuáticas incluidas, hay dos que aportan información interesante: el **NO₃⁻**, como indicador de disponibilidad de nutrientes y de contaminación por eutrofización, y en menor medida, la **Conductividad**, como indicador de salinidad (especialmente por el ion Calcio, que el caracol emplea para

producir su concha). Por su parte, las contribuciones de los predictores **pH**, **NH₄⁺**, **PO₄³⁻**, **Oxígeno disuelto**, **Temperatura del agua** y **Temperatura máxima del mes más cálido** han sido muy marginales.

Las curvas de respuesta ante la **Accesibilidad** (Figura 23) y el **Índice de Influencia Humana** (Figura 25) se comportan de la misma manera que en el SDM peninsular, con máximos de idoneidad del hábitat para la especie en zonas fácilmente accesibles y muy humanizadas. Se refuerza la relevancia de los factores socioeconómicos para el caracol del cieno y para explicarlo se vuelven a considerar las hipótesis planteadas más arriba: ausencia de competencia por fauna nativa y mayor dispersión de propágulos (Kappes & Haase, 2012; Lozon & MacIsaac, 1997).

Los centros urbanos y las vías de comunicación se localizan preferentemente en la parte central del valle del Ebro, plana y con una altitud de moderada a baja. Este es uno de los motivos que explica que los modelos sitúen al hábitat adecuado para *P. antipodarum* precisamente en estas llanuras. También es una buena noticia desde el punto de vista conservacionista, puesto que son precisamente estas zonas las que cuentan con menor valor ecológico (Oscos et al., 2007; Tomas et al., 2016). Por ejemplo, en la Figura AIII-10 se puede comprobar que las zonas con mayor riqueza de macroinvertebrados son las cabeceras montañosas, donde está ausente el caracol del cieno.

El predictor **Distancia a una ZEPA (aves acuáticas)** ha obtenido unos valores de importancia elevados en los estadísticos de contribución de las variables de Maxent. Esto contrasta con el SDM de la Península Ibérica, en el cual la contribución de la Distancia a una ZEPA era marginal. A pesar del resultado de los diferentes test de Maxent, hay indicios para pensar que esta variable ha sido sobrevalorada en el modelo de la cuenca del Ebro. El principal motivo para dudar de la verdadera importancia de este parámetro es su curva de respuesta (Figura 26): una curva unimodal con un máximo en torno a 20 km de distancia a la ZEPA más próxima.

La hipótesis de partida era que las zonas más apropiadas para albergar poblaciones de *P. antipodarum* estarían situadas probablemente en zonas con una alta densidad de aves acuáticas, como las ZEPA declaradas en humedales de gran importancia para este grupo ornítico, en los cuales los propágulos del caracol viajarían fácilmente y en cantidades en el barro de las patas, pico y plumas de las anátidas y larolimícolas (Reynolds et al., 2015). Sin embargo, las conclusiones del modelo eran que los hábitats más adecuados para el caracol del cieno se localizaban a una distancia

aproximada de 20 km de una zona ZEPA, una situación completamente contra-intuitiva y sin ninguna explicación aparente.

Para averiguar el motivo de por qué se ha llegado a estos resultados, se ha elaborado un mapa en el cual se han plasmado los valores del predictor Distancia a una ZEPA (aves acuáticas), separados en intervalos de 10 km (Figura AIII-11). En ese mapa se puede apreciar que una gran cantidad de citas de presencia de *P. antipodarum* se sitúa en los intervalos 10-20 km y 20-30 km, es decir, en torno a una media aproximada de 20 km de distancia, tal y como había calculado Maxent. Pero no hay ninguna razón causal para explicar esta distribución, más allá de ser un mero accidente. Así pues, no se puede llegar a ninguna conclusión acerca de la influencia entre concentraciones de aves acuáticas y presencia del caracol del cieno.

En cuanto a las variables climáticas, los resultados encajan con el comportamiento recogido en la bibliografía. *P. antipodarum* muestra un rango de tolerancia térmica muy amplio, tanto a las temperaturas atmosféricas como a las del agua. El umbral inferior a partir del cual empieza a registrarse mortalidad ronda valores cercanos al punto de congelación (Hylleberg & Siegismund, 1987), y el superior se sitúa a 30-32°C, aunque ya a 28°C empieza a reducir su actividad normal (Winterbourn, 1969).

De la interrelación entre Idoneidad del Hábitat y Precipitación en el mes más húmedo, se aprecia una afinidad por las zonas húmedas, que tal vez pueda explicarse por una concentración de citas en torno a la zona de Burgos, País Vasco y Navarra (Figura AIII-12).

Los **Nitratos** (NO_3^-) han resultado ser la variable fisicoquímica del agua con más peso en el SDM de *P. antipodarum* en la cuenca del Ebro. Debido a que de otras variables relacionadas con la concentración de nutrientes, como el nitrógeno total (NT) y el fósforo total (PT), habían pocos datos para construir con ellas modelos sólidos, y debido a que los **Fosfatos** (PO_4^{3-}) han tenido muy poco peso, se ha decidido utilizar a los nitratos como indicador de dos fenómenos: concentración de nutrientes y contaminación por eutrofización (Conley et al., 2009; Vrede et al., 2009).

La concentración de nutrientes condiciona la producción primaria (Elser et al., 2007), lo que a su vez influye en la disponibilidad de alimento para la fauna herbívora y detritívora, como es el caso del caracol del cieno (Kerans et al., 2005; Weatherhead & James, 2001). Un exceso de nutrientes puede dar lugar a la eutrofización de las masas de agua, aunque esto no parece ser un problema para este molusco invasor, al cual se le reconoce una gran capacidad para tolerar este tipo de contaminación (Alonso &

Camargo, 2003). Por ambos motivos, las poblaciones de *P. antipodarum* en la cuenca del Ebro aparecen en zonas con una elevada concentración de nitratos, que a su vez se localizan en los tramos bajos de los ríos (Figura AIII-13).

Una vez más, el valle resulta más atractivo para el caracol del cieno que la montaña, un fenómeno que parece repetirse fuera de la Península Ibérica (Čejka, Dvořák, & Košel, 2008; Loo, Keller, & Leung, 2007; Winterbourn, 1970). Ya en las líneas anteriores se había incidido en que *P. antipodarum* no vivía en hábitats de montaña debido a que no era capaz de sobrevivir en aguas congeladas, y que en los entornos humanizados del centro del valle la presión de propágulos era mayor y la competencia con la fauna local menor. A estos factores se les suma ahora el hecho de que las condiciones oligotróficas de los arroyos de montaña limitan la disponibilidad de alimento para el caracol. Y aún existe otro motivo: *P. antipodarum* es arrastrado del sustrato a velocidades elevadas de corriente (Kefford & Lake, 1999), de manera que por ese motivo no se esperan encontrar ejemplares de caracol del cieno en aguas rápidas de montaña.

El caracol del cieno presenta una elevada resistencia ante la toxicidad del ion **Amonio** (NH_4^+) (Alonso & Camargo, 2004). Solo a partir de concentraciones superiores a 0.07 mg/l *P. antipodarum* empieza a reducir su actividad (Alonso & Camargo, 2009). En la cuenca del Ebro, el 92.9% de los puntos de presencia de *P. antipodarum* se encuentran localizados en zonas con unas concentraciones medias de amonio superiores a este umbral (Figura AIII-14), lo que confirma su tolerancia a la contaminación, que podría estar incluso infravalorada.

En cuanto a otro elemento químico fundamental en muchos ecosistemas acuáticos, el **Oxígeno disuelto** (McClain & Rex, 2001; Saloom & Duncan, 2005; Watson & Ormerod, 2004), no parece haber influido mucho en las poblaciones de caracol del cieno de la cuenca del Ebro, tal y como muestran los bajos valores de peso de los estadísticos (Tabla 6 y Figura 22). Tal vez se deba a la resistencia de este molusco en ambientes eutrofizados (Alonso & Camargo, 2003).

Finalmente, parece ser que el caracol del cieno selecciona de manera preferente enclaves con unos valores de **Conductividad** altos, con un máximo de puntos de presencia en el intervalo 500-750 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (Figura AIII-15). Estos valores entrarían dentro de la clasificación como ríos calcáreos, es decir, aquellos ricos en iones minerales, a contraparte de los silíceos. El umbral en el que se diferencia entre ríos calcáreos o silíceos varía en función del autor o del ámbito geográfico, pero se suele situar a valores comprendidos entre 200 y 450 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (CEDEX, 2004).

Es probable que el caracol del cieno seleccione estos ríos debido a que precise del calcio presente entre el resto de sales para fabricar su concha. O tal vez es posible que simplemente se deba a una coincidencia del modelo, y que los factores que realmente causen esta segregación del hábitat sean los antes mencionados (temperatura mínima, nutrientes, velocidad de corriente, presión de propágulos). Los puntos de muestreo con valores de conductividad bajos se dan en las montañas de la cuenca (Figura AIII-16), y es precisamente en las zonas montañosas donde se reunían todas estas otras condiciones adversas para el caracol del cieno. La cuestión clave es identificar si la conductividad por sí sola puede ser el motivo que haga que *P. antipodarum* pueda vivir en un punto determinado o no.

En la cuenca del Ebro, el 12.6% de los puntos de muestreo situados en ríos y tramos de río calcáreos ($>450 \mu\text{S}/\text{cm}$) contaba con la presencia de *P. antipodarum*, sin embargo, solo se había citado la presencia del caracol del cieno en el 1.9% de los puntos de muestreo situados en tramos de río silíceos ($<450 \mu\text{S}/\text{cm}$) (Tabla AIII-2). Revisando la salinidad a escala de la Península Ibérica (Figura AIII-17), observamos que casi todas las citas de *P. antipodarum* (Figura 7) se situaban en la España fluvial calcárea, salvo por contadas excepciones aisladas en Galicia, Sistema Central y Extremadura. Todos estos indicios parecen apuntar a que efectivamente el calcio disponible puede resultar limitante para el caracol del cieno, lo cual entra en contradicción con algunos autores que lo citan en aguas con bajo contenido en calcio (Zaranko, Farara, & Thompson, 1997). El umbral de concentración de calcio para el caracol del cieno es desconocido con exactitud, aunque este límite suele estar considerado para gasterópodos acuáticos entre los 5 mg/l (Lodge et al., 1987) y los 20 mg/l (Carlsson, 2000). Hacen falta estudios más exhaustivos acerca de los requerimientos de calcio de *P. antipodarum*.

En el extremo opuesto, una salinidad demasiado alta puede resultar letal para organismos de agua dulce, como es el caso del caracol del cieno. Pero en base a los estudios realizados al respecto (Gérard, Blanc, & Costil, 2003; Hoy, Boese, Taylor, Reusser, & Rodríguez, 2012), parece claro que *P. antipodarum* es perfectamente capaz de vivir en aguas auténticamente salobres, con una concentración de sales muy superior a la que se puede encontrar en cualquier río de la cuenca del Ebro.

6. Conclusiones

Las conclusiones a las cuales se ha llegado en el presente trabajo son las siguientes:

- Actualmente, *P. antipodarum* se encuentra ya muy extendido por toda la Península Ibérica, aunque de una forma más acusada en el Este y en el Norte que en el Oeste y en el Sur.
- El riesgo de expansión del caracol del cieno por toda la Península Ibérica es muy elevado, y se concentra en las zonas de baja altitud.
- Análogamente al caso anterior, la cuenca del Ebro también presenta un riesgo de invasión elevado, especialmente en las partes bajas del valle.
- Los factores que explican que *P. antipodarum* no se adapte bien a los hábitats de montaña son las temperaturas mínimas de invierno por debajo de 0°C, el ambiente oligotrófico, la velocidad de corriente excesiva, la baja concentración de calcio y la menor presión de propágulos, directamente relacionada con los usos socioeconómicos del territorio.
- El factor de riesgo más destacado es el grado de alteración antropogénica del hábitat. En estos ambientes la competencia con la fauna nativa es más reducida y los propágulos se dispersan asociados a vectores humanos.

7. Agradecimientos

El presente Trabajo de Fin de Estudios se enmarca en el proyecto conjunto de la Universidad de Alcalá de Henares y el Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC) “Modelos de distribución y expansión del caracol acuático invasor *Potamopyrgus antipodarum*”.

Este TFG ha sido posible gracias al trabajo conjunto de los investigadores de la Universidad de Alcalá de Henares el Dr. Álvaro Alonso Fernández, la Dra. Pilar Castro Díez y la Dra. Asunción Saldaña López, de la investigadora del IPE, la Dra. Belinda Gallardo Armas (tutora de este TFG), y del autor de estas líneas.

Asimismo, agradecer al técnico de GIS del IPE, Manuel Pizarro, todo su apoyo y ayuda prestados, fundamentales para la realización de este TFG.

8. Bibliografía

Allouche, O., Tsoar, A., & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43(6), 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>

Alonso, Á., & Camargo, J. A. (2003). Short-term toxicity of ammonia, nitrite, and nitrate to the aquatic snail *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae, Mollusca). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 70(5), 1006–1012. <https://doi.org/10.1007/s00128-003-0082-5>

Alonso, Á., & Camargo, J. A. (2004). Sub-lethal responses of the aquatic snail *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae, Mollusca) to unionized ammonia: A tolerant invading species. *Fresenius Environmental Bulletin*, 13(7), 607–615.

Alonso, Á., & Camargo, J. A. (2009). Long-term effects of ammonia on the behavioral activity of the aquatic snail *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae, Mollusca). *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 56(4), 796–802. <https://doi.org/10.1007/s00244-008-9266-7>

Alonso, Á., & Castro-Díez, P. (2008). What explains the invading success of the aquatic mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae, Mollusca)? *Hydrobiologia*, 614(1), 107–116. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9529-3>

Alonso, Á., & Castro-Díez, P. (2012). Tolerance to air exposure of the New Zealand mudsnail *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae, Mollusca) as a prerequisite to survival in overland translocations. *NeoBiota*, 14, 67–74. <https://doi.org/10.3897/neobiota.14.3140>

Alonso, Á., & Castro-Díez, P. (2015). El caracol acuático neozelandés del cieno (*Potamopyrgus antipodarum*): impactos ecológicos y distribución de esta especie exótica en la península ibérica. *Ecosistemas*, 24(1), 52–58. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-1.09>

Beaumont, L. J., Gallagher, R. V., Thuiller, W., Downey, P. O., Leishman, M. R., & Hughes, L. (2009). Different climatic envelopes among invasive populations

may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Diversity and Distributions*, 15(3), 409–420. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00547.x>

Broennimann, O., Treier, U. a, Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, a. T., & Guisan, a. (2007). Evidence of climatic nich shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10, 701–709.

Carlsson, R. (2000). The distribution of the gastropods *Theodoxus fluviatilis* (L.) and *Potamopyrgus antipodarum* (Gray) in lakes on the Åland Islands, southwestern Finland. *Boreal Environment Research*, 5(3), 187–195.

CBD COP. (2002). Decisions adopted by the conference of the parties to the convention on biological diversity at its sixth meeting. The Hague.

CEDEX. (2004). Directiva 2000/60/CE. Análisis de las características de las demarcaciones. Caracterización de los tipos de ríos y lagos. Madrid: Ministerio de Fomento. Centro de Estudios y Experimentación de Obras Públicas.

Čejka, T., Dvořák, L., & Košel, V. (2008). Present distribution of *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) (Mollusca: Gastropoda) in the Slovak Republic. *Malacologica Bohemoslovaca*, (July 2017), 21–25. Retrieved from <http://mollusca.sav.sk/pdf/7/7.Cejka.pdf>

Clusa, L., Ardura, A., Gower, F., Miralles, L., Tsartsianidou, V., Zaiko, A., & Garcia-vazquez, E. (2016). An Easy Phylogenetically Informative Method to Trace the Globally Invasive *Potamopyrgus* Mud Snail from River' s eDNA. *PLoS ONE*, 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162899>

Colautti, R. I., & Maclsaac, H. J. (2004). A neutral terminology to define “invasive” species. *Diversity and Distributions*, 10(2), 135–141. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x>

Conley, D. J., Paerl, H. W., Howarth, R. W., Boesch, D. F., Seitzinger, S. P., Havens, K. E., Likens, G. E. (2009). Controlling eutrophication: nitrogen and phosphorus. *Science*, 323(5917), 1014–1015. <https://doi.org/10.1126/science.1167755>

Davidson, T. M., Brenneis, V. E. F., de Rivera, C., Draheim, R., & Gillespie,

G. E. (2008). Northern range expansion and coastal occurrences of the New Zealand mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) in the northeast Pacific. *Aquatic Invasions*, 3(3), 349–353. <https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.3.12>

De Oliveira, Á. (2009). Materiais para o estudo da malacofauna nao-marinhã de Portugal. 4. Revisão das espécies aquáticas introduzidas. *Noticiario Sociedad Española de Malacología*, 52, 31–37.

Duft, M., Schulte-Oehlmann, U., Tillmann, M., Markert, B., & Oehlmann, J. (2003). Toxicity of triphenyltin and tributyltin to the freshwater mudsnail *Potamopyrgus antipodarum* in a new sediment biotest. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 22(1), 145–152. <https://doi.org/10.1002/etc.5620220119>

Effenberger, M., Engel, J., Diehl, S., & Matthaei, C. D. (2008). Disturbance history influences the distribution of stream invertebrates by altering microhabitat parameters: A field experiment. *Freshwater Biology*, 53(5), 996–1011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.01959.x>

Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2010). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>

Elser, J. J., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Smith, J. E. (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10(12), 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>

Galil, B. S. (2007). Loss or gain? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 55(7–9), 314–322. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.11.008>

Gallardo, B., & Aldridge, D. C. (2013a). Priority setting for invasive species management: risk assessment of Ponto-Caspian invasive species into Great Britain. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 23(2), 352–64. <https://doi.org/10.1890/12-1018.1>

Gallardo, B., & Aldridge, D. C. (2013b). The “dirty dozen”: Socio-economic factors amplify the invasion potential of 12 high-risk aquatic invasive species in Great Britain and Ireland. *Journal of Applied Ecology*, 50(3), 757–766. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12079>

Gérard, C., Blanc, A., & Costil, K. (2003). *Potamopyrgus antipodarum* (Mollusca:Hydrobiidae) in continental aquatic gastropod communities: impact of salinity and trematode parasitism. *Hydrobiologia*, 493, 167–172. <https://doi.org/10.1023/A>

Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>

Haase, M. (2003). Clinal variation in shell morphology of the freshwater gastropod *Potamopyrgus antipodarum* along two hill-country streams in New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 33(2), 549–560. <https://doi.org/10.1080/03014223.2003.9517743>

Hauser, L., Carvalho, G. R., Hughes, R. N., & Carter, R. E. (1992). Clonal structure of the introduced freshwater snail *Potamopyrgus antipodarum* (Prosobranchia: Hydrobiidae), as revealed by DNA fingerprinting. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 249(1324), 19–25. <https://doi.org/10.1098/rspb.1992.0078>

Hosea, R. C., & Finlayson, B. (2005). Controlling the spread of New Zealand mud snails in wading gear. *California Department of Fish and Game, Office of Spill Prevention and Response, Administrative Report, 2*.

Hoy, M., Boese, B. L., Taylor, L., Reusser, D., & Rodriguez, R. (2012). Salinity adaptation of the invasive New Zealand mud snail (*Potamopyrgus antipodarum*) in the Columbia River estuary (Pacific Northwest, USA): Physiological and molecular studies. *Aquatic Ecology*, 46(2), 249–260. <https://doi.org/10.1007/s10452-012-9396-x>

Hylleberg, J., & Siegismund, H. R. (1987). Niche overlap in mud snails (Hydrobiidae): freezing tolerance. *Marine Biology*, 94, 403–407.

Ibañez, M., & Alonso, M. R. (1977). Geographical distribution of *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith 1889) (Prosobranchia: Hydrobiidae) in Spain. *Journal of Conchology*, 29(3), 141–146.

IUCN. (2000). IUCN Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. *51st Meeting of the IUCN Council*, (February), 24. Retrieved from www: <http://www.iucn.org>

Jacobsen, R., & Forbes, V. E. (1997). Clonal Variation in Life-History Traits and Feeding Rates in the Gastropod, *Potamopyrgus antipodarum*: Performance Across a Salinity Gradient. *Functional Ecology*, 11(2), 260–267. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00082.x>

Kappes, H., & Haase, P. (2012). Slow, but steady: Dispersal of freshwater molluscs. *Aquatic Sciences*, 74(1), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00027-011-0187-6>

Kefford, B. J., & Lake, P. S. (1999). Effects of spatial and temporal changes in water velocity on the density of the freshwater snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray). *Molluscan Research*, 20(1), 11–16. <https://doi.org/10.1080/13235818.1999.10673721>

Kennard, M. J., Arthington, A. H., Pusey, B. J., & Harch, B. D. (2005). Are alien fish a reliable indicator of river health? *Freshwater Biology*, 50(1), 174–193. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01293.x>

Kerans, B. L., Dybdahl, M. F., Gangloff, M. M., & Jannot, J. E. (2005). *Potamopyrgus antipodarum*: distribution, density, and effects on native macroinvertebrate assemblages in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society*, 24(1), 123–138. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2005\)024<0123:PADDAE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2005)024<0123:PADDAE>2.0.CO;2)

Koehn, J. D., & MacKenzie, R. F. (2004). Priority management actions for alien freshwater fish species in Australia. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 38(3), 457–472. <https://doi.org/10.1080/00288330.2004.9517253>

Kumar, S., Spaulding, S. A., Stohlgren, T. J., Hermann, K. A., Schmidt, T. S.,

& Bahls, L. L. (2009). Potential habitat distribution for the freshwater diatom *Didymosphenia geminata* in the continental US. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(8), 415–420. <https://doi.org/10.1890/080054>

Leathwick, J. R., Elith, J., Chadderton, W. L., Rowe, D., & Hastie, T. (2008). Dispersal, disturbance and the contrasting biogeographies of New Zealand's diadromous and non-diadromous fish species. *Journal of Biogeography*, 35(8), 1481–1497. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01887.x>

Lencioni, V., & Rossaro, B. (2005). Microdistribution of chironomids (Diptera: Chironomidae) in Alpine streams: An autoecological perspective. *Hydrobiologia*, 533(1), 61–76. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-2393-x>

Levri, E. P. (1998). Perceived predation risk, parasitism, and the foraging behavior of a freshwater snail (*Potamopyrgus antipodarum*). *Canadian Journal of Zoology*, 76(10), 1878–1884. <https://doi.org/10.1139/z2012-027>

Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P., & Person, R. G. (2005). Selecting Thresholds of Occurrence in the Predictions of Species Distribution. *Ecography*, 28(3), 385–393. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x>

Lodge, D. M., Brown, K. M., Klosiewski, S. P., Stein, R. A., Covich, A. P., Leathers, B. K., & Brönmark, C. (1987). Distribution of freshwater snails: spatial scale and the relative importance of physicochemical and biotic factors. *American Malacological Bulletin*, 5(1), 73–84.

Lodge, D. M., Stein, R. A., Brown, K. M., Covich, A. P., Bronmark, C., Garvey, J. E., & Klosiewski, S. P. (1998). Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity: Challenges in spatial scaling. *Australian Journal of Ecology*, 23(1), 53–67. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1998.tb00705.x>

Loo, S. E., Keller, R. P., & Leung, B. (2007). Freshwater invasions: Using historical data to analyse spread. *Diversity and Distributions*, 13(1), 23–32. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00313.x>

Loo, S. E., Mac Nally, R., & Lake, P. S. (2007). Forecasting New Zealand Mudsnail Invasion Range: Model Comparisons Using Native and Invaded Ranges.

Ecological Applications, 17(1), 181–189.

Loo, S. E., Mac Nally, R., O'Dowd, D. J., Thomson, J. R., & Lake, P. S. (2009). Multiple scale analysis of factors influencing the distribution of an invasive aquatic grass. *Biological Invasions*, 11(8), 1903–1912. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9368-1>

Lovell, S. J., & Stone, S. F. (2005). *The Economic Impacts of Aquatic Invasive Species: A Review of the Literature*. NCEE Working Paper Series.

Lozon, J. D., & Maclsaac, H. J. (1997). Biological invasions: are they dependent on disturbance? *Environmental Reviews*, 5(2), 131–144. <https://doi.org/10.1139/er-5-2-131>

Mazza, G., Agostini, N., Aquiloni, L., Cianfanelli, S., Tricarico, E., & Gherardi, F. (2011). Ecological characterisation of streams invaded by the New Zealand mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray 1843): the case study of a National Park in Italy. *Ethology Ecology & Evolution*, 23(2), 151–164. <https://doi.org/10.1080/03949370.2011.555084>

McClain, C. R., & Rex, M. A. (2001). The relationship between dissolved oxygen concentration and maximum size in deep-sea turrid gastropods: An application of quantile regression. *Marine Biology*, 139(4), 681–685. <https://doi.org/10.1007/s002270100617>

McGeoch, M. A., Butchart, S. H. M., Spear, D., Marais, E., Kleynhans, E. J., Symes, A., ... Hoffmann, M. (2010). Global indicators of biological invasion: Species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Diversity and Distributions*, 16(1), 95–108. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00633.x>

Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>

Morley, N. J. (2008). The role of the invasive snail *Potamopyrgus antipodarum* in the transmission of trematode parasites in Europe and its implications for ecotoxicological studies. *Aquatic Sciences*, 70(2), 107–114.

<https://doi.org/10.1007/s00027-007-7052-7>

Moss, D., Furse, M. T., Wright, J. F., & Armitage, P. D. (1987). The prediction of the macro-invertebrate fauna of unpolluted running-water sites in Great Britain using environmental data. *Freshwater Biology*, 17(1), 41–52. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1987.tb01027.x>

Naser, M. D., & Son, M. O. (2009). First record of the New Zealand mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray 1843) from Iraq: The start of expansion to western Asia? *Aquatic Invasions*, 4(2), 369–372. <https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.2.11>

Nieva-Pérez, Á. (2009). *Estado ecológico de las masas de agua de la Confederación Hidrográfica del Guadiana (2005-2006)*. (C. H. del Guadiana, Ed.).

Orozco, A., Cadevall, J., Bros, V., Hernández, E., Nebot, J., & Uribe, F. (2001). Inventari dels molluscs d'aigua dolça de la Ricarda-Ca l'Arana (El Prat de Llobregat, Delta del Llobregat). *Spartina*, 4, 1–18.

Oscoz, J., Goma, J., Ector, L., Cambra, J., Pardos, M., & Duran, C. (2007). Estudio comparativo del estado ecologico de los rios de la cuenca del Ebro mediante macroinvertebrados y diatomeas. *Limnetica*, 26(1), 143–158. Retrieved from http://www.limnetica.com/Limnetica/limne26a/L26a_12_Estudio_estado_ecologico_cuenca_Ebro.pdf

Oscoz, J., Tomás, P., & Durán, C. (2010). Review and new records of non-indigenous freshwater invertebrates in the Ebro River basin (Northeast Spain). *Aquatic Invasions*, 5(3), 263–284. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.3.04>

Pedersen, M. L., & Friberg, N. (2007). Two lowland stream riffles - Linkages between physical habitats and macroinvertebrates across multiple spatial scales. *Aquatic Ecology*, 41(3), 475–490. <https://doi.org/10.1007/s10452-004-1584-x>

Pérez-Murciano, S., Andreu-Moliner, E., & de Pauw, N. . (1998). Estudio de las comunidades de macroinvertebrados de la cuenca alta del río Turia (Teruel, España). *Ecología*, 12, 175–186.

Pérez-Quintero, J. C. (2009). Freshwater molluscs from the Biosphere Reserve “ Dehesas de Sierra Morena ”, SW Iberian Peninsula. *Iberus*, 27(1), 1–18.

Pérez-Quintero, J. C. (2011). Freshwater mollusc biodiversity and conservation in two stressed Mediterranean basins. *Limnologica*, 41(3), 201–212. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2010.09.007>

Phillips, S., Dudík, M., & Schapire, R. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*, 655–662. <https://doi.org/10.1145/1015330.1015412>

Quinn, J. M., Steele, G. L., Hickey, C. W., & Vickers, M. L. (1994). Upper thermal tolerances of twelve New Zealand stream invertebrate species. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 28(4), 391–397. <https://doi.org/10.1080/00288330.1994.9516629>

Rae, J. G. (2013). Abiotic factors affect microhabitat selection and community dynamics in a sandy-bottom lotic chironomid midge assemblage. *Hydrobiologia*, 700(1), 121–130. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1223-9>

Reaser, J., & Meyerson, L. (2007). Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. *Environmental Conservation*, 34(June), 1–14. <https://doi.org/10.1017/S0376892907003815>

Reynolds, C., Miranda, N. A. F., & Cumming, G. S. (2015). The role of waterbirds in the dispersal of aquatic alien and invasive species. *Diversity and Distributions*, 21(7), 744–754. <https://doi.org/10.1111/ddi.12334>

Richards, D. C., Cazier, L. D., & Lester, G. T. (2001). Spatial Distribution of Three Snail Species, Including the Invader *Potamopyrgus antipodarum*, in a Freshwater Spring. *Western North American Naturalist*, 61(3), 375–380.

Rivas-Rodríguez, S., Servia, M. J., Vieira-Lanero, R., & Cobo, F. (2010). Vectores , antigüedad y procedencia de las especies alóctonas de agua dulce naturalizadas en Galicia. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, 19, 49–67.

Robichaud, C. D. (2017). Long-term effects of a *Phragmites australis* invasion on birds in a coastal marsh. *Journal of Great Lakes Research*. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2017.03.018>

Rödder, D., Schmidlein, S., Veith, M., & Lötters, S. (2009). Alien invasive slider turtle in unpredicted habitat: A matter of niche shift or of predictors studied? *PLoS ONE*, 4(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007843>

Rueda-Sevilla, J., Hernández-Villar, R., & Tapia-Ortega, G. (2001). Biodiversidad, caracterización de los invertebrados y calidad biológica de las aguas del río Júcar a su paso por la provincia de Albacete. *Sabuco*, 1, 7–40.

Saloom, M. E., & Duncan, R. S. (2005). Low dissolved oxygen levels reduce anti-predation behaviours of the freshwater clam *Corbicula fluminea*. *Freshwater Biology*, 50(7), 1233–1238. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01396.x>

Schreiber, E. S. G., Lake, P. S., & Quinn, G. P. (2002). Facilitation of native stream fauna by an invading species? Experimental investigations of the interaction of the snail, *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae) with native benthic fauna. *Biological Invasions*, 4(3), 317–325. <https://doi.org/10.1023/A:1020925022843>

Shea, K., & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(4), 170–176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)

Simões, M. (1988). *Potamopyrgua jenkinsi* (Prosobranchia Hydrobiidae) sua distribuição em Portugal. *Iberus*, 8(2), 243–244.

Smolik, M. G., Dullinger, S., Essl, F., Kleinbauer, I., Leitner, M., Peterseil, J., ... Vogl, G. (2010). Integrating species distribution models and interacting particle systems to predict the spread of an invasive alien plant. *Journal of Biogeography*, 37(3), 411–422. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02227.x>

Strayer, D. L. (2010). Alien species in fresh waters: Ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*, 55(SUPPL. 1), 152–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>

Theoharides, K. a, & Dukes, J. S. (2007). Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stage of invasion. *New Phytologist*, 176(2), 256–273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x/pdf>

Tolkamp, H. H. (1982). Microdistribution of macroinvertebrates in lowland streams. *Hydrobiological Bulletin*, 16(2–3), 133–148. <https://doi.org/10.1007/BF02255367>

Tomas, P., Luis Moreno, J., Aboal, M., Oscoz, J., Duran, C., & Navarro, P. (2016). Assessment of the ecological status of rivers of the Ebro Basin using the trophic macrophyte index IVAM-G (Macroscopic Aquatic Vegetation Index). *Limnetica*, 35(1), 219–233.

Toro, M., Robles, S., Avilés, J., Nuño, C., Vivas, S., Bonada, N., ... others. (2002). Calidad de las aguas de los ríos mediterráneos del proyecto GUADALMED. Características físico-químicas. *Limnetica*, 21(3–4), 63–75.

Václavík, T., & Meentemeyer, R. K. (2012). Equilibrium or not? Modelling potential distribution of invasive species in different stages of invasion. *Diversity and Distributions*, 18(1), 73–83. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00854.x>

Van Leeuwen, C. H. A., van der Velde, G., van Lith, B., & Klaassen, M. (2012). Experimental quantification of long distance dispersal potential of aquatic snails in the gut of migratory birds. *PLoS ONE*, 7(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032292>

Vinson, M. R. (2004). *The Occurrence and Distribution of New Zealand Mud Snail (Potamopyrgus antipodarum) in Utah*. Utah Department of Natural Resources.

Vinson, M. R., & Baker, M. A. (2008). Poor Growth of Rainbow Trout Fed New Zealand Mud Snails *Potamopyrgus antipodarum*. *North American Journal of Fisheries Management*, 28(3), 701–709. <https://doi.org/10.1577/M06-039.1>

Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., & Westbrooks, R. (1996). Biological Invasions as Global Environmental Change. *American Scientist*, 84(5), 468–478.

Vrede, T., Ballantyne, A., Mille-Lindblom, C., Algsten, G., Gudasz, C., Lindahl, S., & Brunberg, A. K. (2009). Effects of N : P loading ratios on phytoplankton community composition, primary production and N fixation in a eutrophic lake. *Freshwater Biology*, 54(2), 331–344. <https://doi.org/10.1111/j.1365->

2427.2008.02118.x

Watson, A. M., & Ormerod, S. J. (2004). The microdistribution of three uncommon freshwater gastropods in the drainage ditches of British grazing marshes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 14(3), 221–236. <https://doi.org/10.1002/aqc.611>

Weatherhead, M. A., & James, M. R. (2001). Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia*, 462, 115–129. <https://doi.org/10.1023/A:1013178016080>

Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., & Losos, E. (1998). Quantifying Threats to Imperiled Species in the United States. *BioScience*, 48(8), 607–615. <https://doi.org/10.2307/1313420>

Winterbourn, M. J. (1969). Water temperature as a factor limiting the distribution of *Potamopyrgus antipodarum* (Gastropoda-Prosobranchia) in the New Zealand thermal region. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 3(September 2016), 453–458. <https://doi.org/10.1080/00288330.1969.9515310>

Winterbourn, M. J. (1970). The New Zealand species of *Potamopyrgus antipodarum* (Gastropoda: Hydrobiidae). *Malacologia*, 10(2), 283–321.

Xingzhong, W., Cai, Q., Tao, T., Shunyi, Y., & Fengqing, L. (2012). Spatial distribution of benthic macroinvertebrates in the Erhai basin of southwestern China. *Journal of Freshwater Ecology*, 27(1), 89–96. <https://doi.org/10.1080/02705060.2011.617041>

Zaranko, D. T., Farara, D. G., & Thompson, F. G. (1997). Another exotic mollusc in the Laurentian Great Lakes: the New Zealand native *Potamopyrgus antipodarum* (Gray 1843) (Gastropoda, Hydrobiidae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(4), 809–814. <https://doi.org/10.1139/cjfas-54-4-809>

Zbikowski, J., & Zbikowska, E. (2009). Invaders of an invader - Trematodes in *Potamopyrgus antipodarum* in Poland. *Journal of Invertebrate Pathology*, 101(1), 67–70. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2009.02.005>

Anexos

Anexo I. Bibliografía empleada en el mapa de distribución

Las citas de presencia de *Potamopyrgus antipodarum* en la Península Ibérica empleadas para elaborar el mapa de distribución (Figura 7) han sido recogidas de las siguientes referencias bibliográficas:

Alonso, Á., Valle-torres, G., & Castro-díez, P. (2016). Limnological Survival of an invasive aquatic snail to overland translocation in non-aquatic media: Implications for spreading. *Limnologia*, 57, 60–65. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2016.01.002>

Álvarez-Cabria, M., Barquín, J., & Juanes, J. A. (2010). Microdistribution patterns of macroinvertebrate communities upstream and downstream of organic effluents. *Water Research*, 5, 1501–1511. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2010.11.028>

Anbiotek. (2010). Red de seguimiento del estado biológico de los ríos de la comunidad autónoma del País Vasco. Informe de resultados. Campaña 2010. *Agencia Vasca Del Agua*.

Arluziaga, I. (2002). Variación de la calidad de las aguas de los ríos guipuzkoanos al cabo de veinte años (1981-2001). *Munibe*, 53, 39–56.

Bech I Taberner, M., & Altimiras I Roset, J. (2003). Nuevas aportaciones al conocimiento de los moluscos actuales y del cuaternario en Extremadura: I. Malacofauna dulceacuícola. *Revista de Estudios Extremeños*, 2, 837–870.

Bros, V. (2004). Molluscs terrestres i d' aigua dolça de la serra de Collserola (Barcelona, NE península Ibèrica). *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 2, 7–44.

Campos, M., Pou, Q., Feo, C., Araujo, R., & Font, J. (2013). *Proyecto Estany. LIFE+Natura. Colección de fichas para la gestión de especies exóticas invasoras en ríos y zonas húmedas*. (Consorti de l'Estany, Ed.).

Clusa, L., Ardura, A., Gower, F., Miralles, L., Tsartsianidou, V., Zaiko, A., & Garcia-vazquez, E. (2016). An Easy Phylogenetically Informative Method to Trace the Globally Invasive *Potamopyrgus* Mud Snail from River' s eDNA. *PLoS ONE*, 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162899>

Correia, M. J., Costa, J. L., Chainho, P., Félix, P. M., Chaves, M. L., Medeiros, J. P., Cancela, L. (2012). Inter-annual variations of macrobenthic communities over three decades in a land-locked coastal lagoon (Santo André, SW Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 110, 168–175. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.04.028>

Costa, A. M., Cristo, M., & Cancela da Fonseca, L. (2003). Annual cycle of the benthic community of a coastal lagoon: Lagoa de Melides (Grândola, SW Portugal). *Revista de Biología*, 21, 71–89.

Del Moral, M., Martínez-López, F., & Pujante, A. M. (1997). Estudio de los pequeños ríos de la sierra de Espadán (SO de Castellón). Macroinvertebrados y calidad de sus aguas. *Ecología*, 11, 37–61.

Delicado, D., Ramos, M.-Á., Álvarez Halcón, R. M., Rubio Millán, C., Pablo Torres, A., & Pérez Grijalbo, R. (2010). Presencia del molusco dulceacuícola *Pseudamnicola* (Corrosella) hinzi Boeters 1986 (Gastropoda: Caenogastropoda: Hydrobiidae) en Calamocha y Caminreal (Teruel). *Xiloca*, 38, 101–148.

Gavira Romero, Ó., Robles Domínguez, E., Becerra Parra, M., & Larraz Azcárate, M. L. (2009). Presencia de *Acicula norrisi* Gittenberger y Boeters, 1977 (Gastropoda: Aciculidae) en España. *Iberus*, 27(2), 73–76.

Green, A. J., Rodríguez-Pérez, H., & Frisch, D. (2006). Especies exóticas de invertebrados acuáticos en Veta La Palma y en las salinas andaluzas. In *Especies Exóticas Invasoras en Andalucía. Talleres provinciales 2004-2006* (Consejería, pp. 174–179).

Guareschi, S., Velasco, J., Sánchez-Fernández, D., Picazo, F., Carbonell, J. A., Bruno, D., Millán, A. (2015). *Interés de conservación de los humedales Ramsar de España peninsular a través de sus comunidades de coleópteros acuáticos. Monografías electrónicas SEA. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza.*

Guerrero Campo, J., & Jarne Bretones, M. (2014). *Las especies exóticas invasoras en Aragón.* Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. Zaragoza.

Hernández Villar, R., Rueda Sevilla, J., Tapia, G., & Martínez-López, F. (1998). Efectividad de los substratos artificiales para el muestreo de macroinvertebrados en ríos. *Ecología*, 12, 151–166.

Hinz, W., D. Boeters, H., & Günther, A. (1994). Zur SüBwassermolluskenfauna in der spanischen Provinz Cuenca. *Malakologische Abhandlungen*, 5, 65–81.

Ibañez, M., & Alonso, M. R. (1977). Geographical distribution of *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith 1889) (Prosobranchia: Hydrobiidae) in Spain. *Journal of Conchology*, 29(3), 141–146.

Ihobe. (2009) *Diagnosis de la Fauna Exótica Invasora de la CAV*. (Departamento de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Gobierno Vasco). Bilbao.

Iribar, X., & Alzate, J. (1985). Estudio limnológico de las regatas de los montes de Jaizkibel y Peñas de Aia (Guipuzcoa). *Lurralde*, 8, 31–40.

Jesus, T., Formigo, N., Santos, P., & Tavares, G. R. (2004). Impact evaluation of the Vila Viçosa small hydroelectric power plant (Portugal) on the water quality and on the dynamics of the benthic macroinvertebrate communities of the Ardena river. *Limnetica*, 23, 241–256.

Jimenez, M. L., & Larraz, M. L. (1986). Estudio malacológico del río Arga (Navarra). *Munibe*, 38, 61–73.

Juanes, J. A., Álvarez-Cabria, M., & Barquín, J. (2010). Macroinvertebrate community dynamics in a temperate European Atlantic river. Do they conform to general ecological theory? *Hydrobiologia*, 658, 277–291. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0498-y>

Larraz, M. L., & Equisoain, J. J. (1987). Nota de distribución de *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus , 1758) y *Planorbis planorbis* (Linnaeus , 17 58). (GASTROPODA: BASOMMATOPHORA). *Notas Del Dpto. de Zoología. Universidad de Navarra.*, 126–127.

Larraz, M. L., Oscoz, J., & Zuazu, F. J. (2012). *Melanopsis tricarinata* (Bruguière, 1789) (Gastropoda, Melanopsidae) en Navarra (España). *Noticiario Sociedad Española de Malacología*, 57, 67–74.

Lillebø, A. I., Sousa, A. I., Queiroga, H., Soares, J. A., & Aleixo, A. (2013). *Results of the problem based science analysis: The Ria de Aveiro Lagoon*. (LAGOONS, Ed.).

Maqueda, R. D. C., Jesús, E., & García, S. (2012). *Andarrios Informe 2012*. Consejería de Agricultura, Pesca y Medio Ambiente. Andalucía.

Martínez-Ortí, A., Aparicio, M. T., & Robles, F. (2004). La malacofauna de la Sierra de Alcaraz (Albacete, España). *Iberus*, 22(2), 9–17.

Miranda, R., Baquero, E., Oscoz, J., Larraz, M., Vedia, I., & Tobes, I. (2014). *Fauna acuática de los ríos de Pamplona*. (A. de Pamplona, Ed.).

Mirra Fernandes, C. A. (2012). *Environmental conditions that constrain invertebrate communities and the performance of benthic indices to assess ecological status in Mediterranean streams*. Universidade dos Açores.

Mirra, C., Maria, J. C., M. Félix, P., Chaves, M. L., Paula, C., Lino Costa, J., & Cancela da Fonseca, L. (2014). A diversidade de macroinvertebrados de pequenas ribeiras mediterrânicas do Sudoeste de Portugal. *Ecologi@*, 7, 58–69. <https://doi.org/10.14210/nej.v19n1.p1>

Múrria, C., Bonada, N., & Prat, N. (2008). Effects of the invasive species *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae, Mollusca) on community structure in a small Mediterranean stream. *Fundamental and Applied Limnology*, 171(2), 131–143. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2008/0171-0131>

Orozco, A., Cadevall, J., Bros, V., Hernández, E., Nebot, J., & Uribe, F. (2001). Inventari dels molluscs d'aigua dolça de la Ricarda-Ca l'Arana (El Prat de Llobregat, Delta del Llobregat). *Spartina*, 4, 1–18.

Ortiz Durà, J. (2005). *Response of the benthic macroinvertebrate community to a point source in La Tordera stream (Catalonia, NE Spain)*. Universitat de Girona.

Ortiz, J. F., & Puig, M. A. (2007). Point surface effects on density, biomass and diversity of benthic macroinvertebrates in a mediterranean stream. *River Research and Applications*, 23, 155–170. <https://doi.org/10.1002/rra>

Orviz Ibáñez, P. (2014). *Perfil ambiental de Asturias 13*. (O. del T. y M. A. Consejería de Fomento, Ed.).

Oscoz, J., Tomás, P., & Durán, C. (2010). Review and new records of non-indigenous freshwater invertebrates in the Ebro River basin (Northeast Spain). *Aquatic Invasions*, 5(3), 263–284. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.3.04>

Pérez Murciano, S., Andreu-Moliner, E., & de Pauw, N. (1998). Estudio de las comunidades de macroinvertebrados de la cuenca alta del río Turia (Teruel, España). *Ecología*, 12, 175–186.

Pujante Mora, A. M., Tapia Ortega, G., & Martínez López, F. (1998). Los moluscos de los ríos de la Comunidad Valenciana (España). *Iberus*, 16(1), 1–19.

Quiñonero Salgado, S., & López Soriano, J. (2013). Moluscos dulceacuícolas invasores del Delta del Ebro (Cataluña, España). *Spira*, 5, 59–71.

Rallo, A., & García-Arberas, L. (2012). *Fauna Exótica Invasora en Bizkaia*. (I. para la S. de B. D. F. de Bizkaia, Ed.).

Rivas, S., Vieira-Lanero, R., Servia, M. J., Varca, S., Couto, M. T., Sánchez, J., Cobo, F. (2010). Evolución temporal, vectores y distribución de las especies exóticas dulceacuícolas de la parte española del Baixo Miño. *V Simpósio Ibérico Sobre a Bacia Hidrográfica Do Rio Minho*, 20–30.

Roig, R., De Mendoza, G., Puig, M. À., Larraz, M., & H. Langton, P. (2016). Contribució al llistat faunístic dels macroinvertebrats aquàtics de la Garrotxa. *Annals de La Delegació de La Garrotxa de La Institució Catalana de Història Natural*, 8, 25–39.

Rolán, E. (2004). Sobre una peculiar població de *Potamopyrgus antipodarum* en el tramo final del río Miño. *Noticiero Sociedad Española de Malacología*, 42, 50–53.

Rueda Sevilla, J., Hernández Villar, R., & Tapia Ortega, G. (2001). Biodiversidad, caracterización de los invertebrados y calidad biológica de las aguas del río Júcar a su paso por la provincia de Albacete. *Sabuco*, 1, 7–40.

Salvador Vilariño, V. (2015). Diagnóstico de la situación de las especies exóticas invasoras dentro del ámbito del proyecto LIFE11 NAT ES/699 MedWetRivers. *Sociedad Pública de Infraestructuras Y Medio Ambiente de Castilla Y León S.A. (SOMACYL)*.

Serrano, L., Reina, M., Arechederra, A., Casco, M. A., & Toja, J. (2004). Limnological description of the Tarelo lagoon (SW Spain). *Limnetica*, 23, 1–10.

Simões, M. (1988). *Potamopyrgua jenkinsi* (Prosobranchia Hydrobiidae) sua distribuição em Portugal. *Iberus*, 8(2), 243–244.

Soler, J., Moreno, D., Araujo, R., & Ramos, M. A. (2006). DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE LOS MOLUSCOS DE AGUA DULCE EN LA COMUNIDAD DE MADRID (ESPAÑA). *Graellsia*, 62, 201–252.

Sousa, R., Antunes, C., & Guilhermino, L. (2007). Species composition and monthly variation of the Molluscan fauna in the freshwater subtidal area of the River Minho estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 75, 90–100. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.02.020>

Sousa, R., Dias, S. C., Guilhermino, L., & Antunes, C. (2008). Minho River tidal freshwater wetlands: threats to faunal biodiversity. *Aquatic Biology*, 3, 237–250. <https://doi.org/10.3354/ab00077>

Velasco, J., Millán, A., Hernández, J., Gutiérrez, C., Abellán, P., Sánchez, D., & Ruiz, M. (2006). Response of biotic communities to salinity changes in a Mediterranean hypersaline stream. *Saline Systems*, 2(12). <https://doi.org/10.1186/1746-1448-2-12>

Anexo II. Predictores ambientales

En la Tabla AII-1 se recogen los predictores utilizados para generar los SDM de *P. antipodarum* en la Península Ibérica. Por su parte, en la Tabla AII-2 se encuentran los predictores de variables físico-químicas del agua empleados, junto con algunas variables de la Tabla AII-1, en el SDM de la cuenca del Ebro.

En ambas tablas se resume brevemente la justificación de por qué se ha tenido en cuenta esa variable ambiental, junto con la referencia de algunos artículos en los que los autores decidieron tenerla en cuenta, y la fuente de donde se ha obtenido la capa ASCII con el predictor.

Tabla AII-1. Predictores empleados en el Modelo de Distribución de *P. antipodarum* a escala de la Península Ibérica. Fuente: elaboración propia.

Predictor	Justificación	Fuente
Altitud	La altitud explica muy bien la distribución de muchas especies. Esto es debido principalmente a que la altitud influye fuertemente sobre el clima, de manera que pueden darse correlaciones fuertes entre ambas variables. (Gallardo & Aldridge, 2013a; Kumar et al., 2009)	WorldClim: http://worldclim.org/bioclim
Estacionalidad de la temperatura	El clima es uno de los factores principales que condicionan la distribución de las especies. Muchos táxones necesitan vivir en unas condiciones determinadas de humedad (sobretudo plantas), y muchos otros se ven limitados cuando las temperaturas son demasiado altas o demasiado bajas. (Lencioni & Rossaro, 2005; Loo, Mac Nally, O'Dowd, Thomson, & Lake, 2009; Moss, Furse, Wright, & Armitage, 1987)	
Temperatura máxima del mes más cálido		
Temperatura mínima del mes más frío		
Precipitación en el mes más		

húmedo		
Índice de Aridez	La aridez puede ser determinante para una especie de agua dulce, puesto que condiciona el periodo de tiempo en que un humedal permanece sin lámina de agua.	(Elaboración propia a partir de las BIO)
Índice de Influencia Humana	El establecimiento de especies exóticas invasoras está muy relacionado con la introducción de propágulos, intencionadamente o no, en aquellas zonas en las que se concentra la actividad humana. (Gallardo & Aldridge, 2013b; Kumar et al., 2009)	Socioeconomic Data and Applications Center: http://sedac.ciesin.columbia.edu/
Accesibilidad	La accesibilidad representa el esfuerzo que requiere cualquier persona para llegar a un punto determinado de la geografía española. Está relacionado con la proximidad a vías de comunicación importantes. La importancia de este indicador radica en que se prevé que la cercanía a carreteras y zonas bien accesibles y comunicadas facilite la introducción del caracol del cieno por medio de vectores antropogénicos, por ejemplo, de la pesca.	Comisión Europea: http://forobs.jrc.ec.europa.eu/products/gam/
Distancia a carreteras	Está muy relacionado con el predictor anterior, accesibilidad. Al igual que él, intenta considerar la variable vectores de introducción antropogénicos.	diva-gis.org

Distancia a ríos	<p><i>P. antipodarum</i> es una especie acuática, de manera que los medios terrestres son hostiles para ella. La especie estará fuertemente vinculada a las zonas húmedas. (Leathwick, Elith, Chadderton, Rowe, & Hastie, 2008)</p>	
Distancia a masas de agua		
Distancia a una ZEPA (aves acuáticas)	<p>A fin de incluir en el modelo el posible factor de dispersión de propágulos por aves acuáticas, se ha introducido un predictor con la distancia a aquellas zonas consideradas como de interés prioritario para las aves acuáticas, y debido a ello están incluidas en la Red Natura 2000 con la denominación de ZEPA (Zona de Especial Protección para las Aves) en España y de ZPE (Zona de Protecção Especial) en Portugal.</p> <p>Para ello, se han separado aquellas ZEPA de importancia para las aves acuáticas (y como tal descrito en las fichas descriptivas que el ministerio de cada país ha publicado) de aquellas otras ZEPA declaradas por su valor para otros grupos de aves (esteparias, forestales, rupícolas, marinas, etc.).</p>	<p>Elaboración propia a partir de shapefiles con las ZEPA en España (http://www.mapama.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/rednatura_2000_zepa_descargas.aspx) y las ZPE en Portugal (http://www.icnf.pt/portal/naturaclas/cart).</p>
pH	<p>El pH es uno de los parámetros de mayor relevancia en ecosistemas acuáticos, al intervenir en la concentración de oxígeno disuelto, la presencia de ciertos compuestos tóxicos o el crecimiento de macrófitos. En el caso de los moluscos, el pH es</p>	<p>ISRIC-World Soil Information: https://soilgrids.org</p>

	<p>uno de los factores que más les influye al afectar a la formación de la concha, debido a que valores altos de acidez reducen la disponibilidad de iones carbonato. (Mazza et al., 2011; Xingzhong, Cai, Tao, Shunyi, & Fengqing, 2012)</p>		
Materia Orgánica	<p><i>P. antipodarum</i> es una especie detritívora y herbívora, de manera que la concentración de materia orgánica afecta a su disponibilidad de alimento, tanto por la abundancia de materia muerta como por influir en el crecimiento de las plantas. También es posible que la especie no pueda vivir en zonas con una elevada contaminación por materia orgánica. (Rae, 2013; Tolkamp, 1982)</p>	ISRIC-World Information: https://soilgrids.org	Soil
Arena	<p>La textura del suelo se clasifica en tres fracciones granulométricas: arena (2-0.05 mm), limo (0.05-0.002 mm) y arcilla (<0.002 mm). Algunos macroinvertebrados están muy ligados a alguna textura en concreto, por ejemplo, aquellos que excavan galerías puede que solo sean capaces de hacerlo en el material suelto de un sustrato arenoso. (Effenberger, Engel, Diehl, & Matthaei, 2008; Lencioni & Rossaro, 2005; Pedersen & Friberg, 2007)</p>	ISRIC-World Information: https://soilgrids.org	Soil
Limo			
Arcilla			

Tabla AII-2. Predictores empleados en el Modelo de Distribución de *P. antipodarum* a escala de la cuenca del Ebro. Fuente: elaboración propia.

Predictor	Justificación	Fuente
Temperatura del agua	La temperatura del agua influye en el metabolismo y la reproducción de los seres vivos acuáticos. Temperaturas extremas pueden limitar la presencia de ciertos táxones, por ejemplo por la tolerancia a la congelación. La temperatura también influye en la solubilidad de ciertos compuestos, como el oxígeno y los carbonatos.	Confederación Hidrográfica del Ebro: http://www.datossuperficial.es.chebro.es:81/WCASF/?r vn=1
Conductividad	La conductividad se origina como consecuencia de los iones disueltos en el agua. Por lo tanto, influye tanto en el pH como en la presencia de sales que influyen en la presencia de organismos acuáticos. (Gallardo & Aldridge, 2013a; Xingzhong et al., 2012)	Confederación Hidrográfica del Ebro: http://www.datossuperficial.es.chebro.es:81/WCASF/?r vn=1
pH	El pH es uno de los parámetros de mayor relevancia en ecosistemas acuáticos, al intervenir en la concentración de oxígeno disuelto, la presencia de ciertos compuestos tóxicos o el crecimiento de macrófitos. En el caso de los moluscos, el pH es uno de los factores que más les influye al afectar a la formación de la concha, debido a que valores altos de acidez reducen la disponibilidad de iones carbonato. (Mazza et al., 2011;	Confederación Hidrográfica del Ebro: http://www.datossuperficial.es.chebro.es:81/WCASF/?r vn=1

	Xingzhong et al., 2012)	
TSS	El Total de Sólidos en Suspensión está relacionado con la turbidez del agua y la luz y nutrientes presentes en el hábitat acuático.	Confederación Hidrográfica del Ebro: http://www.datossuperficial.es.chebro.es:81/WCASF/?r vn=1
NT	El nitrógeno condiciona la acidez del agua, el crecimiento de algas y macrófitos (incluyendo la eutrofización) y la toxicidad directa de algunos compuestos, como el amoníaco. (Gallardo & Aldridge, 2013a; Loo et al., 2009)	Confederación Hidrográfica del Ebro: http://www.datossuperficial.es.chebro.es:81/WCASF/?r vn=1
NH₄⁺		
NO₃⁻		
PT	El fósforo es uno de los elementos más limitantes para el crecimiento de las plantas, así que su presencia o ausencia influye en la producción primaria y su sobreabundancia conduce a procesos de eutrofización. (Leathwick et al., 2008; Moss et al., 1987)	Confederación Hidrográfica del Ebro: http://www.datossuperficial.es.chebro.es:81/WCASF/?r vn=1
PO₄³⁻		
SO₄²⁻	El sulfato es la forma química que pueden utilizar los productores primarios para obtener el azufre que necesitan. Sin embargo, altas concentraciones de sulfatos tienen efectos tóxicos para los organismos acuáticos. (Lencioni & Rossaro, 2005)	Confederación Hidrográfica del Ebro: http://www.datossuperficial.es.chebro.es:81/WCASF/?r vn=1
Calcio	Los moluscos, pero también los crustáceos y otros invertebrados necesitan el calcio para generar sus conchas o caparazones, de manera que la concentración de calcio es un	Confederación Hidrográfica del Ebro: http://www.datossuperficial.es.chebro.es:81/WCASF/?r

	factor limitante para ellos. (Leathwick et al., 2008; Mazza et al., 2011)	vn=1
Oxígeno	El oxígeno disuelto proviene tanto de la fotosíntesis como de la remoción del agua. Diferentes organismos precisan distintas concentraciones mínimas de oxígeno disuelto para subsistir. (Lencioni & Rossaro, 2005; Mazza et al., 2011)	Confederación Hidrográfica del Ebro: http://www.datossuperficial.es.chebro.es:81/WCASF/?r vn=1
Clorofila a	Uno de los aspectos más relevantes para los macroinvertebrados a la hora de elegir hábitat es la existencia y la abundancia de macrófitos y de algas. Las plantas crean unas condiciones muy diferentes en cuanto a luminosidad, oxígeno disuelto, velocidad del agua, alimentación... (Lencioni & Rossaro, 2005; Moss et al., 1987)	Confederación Hidrográfica del Ebro: http://www.datossuperficial.es.chebro.es:81/WCASF/?r vn=1
Riqueza de macrófitos		
Cobertura de macrófitos		
Riqueza de macroinvertebrados	La riqueza y abundancia de macroinvertebrados puede ser relevante para evaluar si la presencia del caracol del cieno puede ocasionar cambios nocivos en el hábitat en aquellas zonas de mayor interés para la conservación por contar con poblaciones de macroinvertebrados importantes, o si por el contrario <i>P. antipodarum</i> aparece fundamentalmente en zonas de escaso valor ecológico con pocos invertebrados acuáticos.	Confederación Hidrográfica del Ebro: http://www.datossuperficial.es.chebro.es:81/WCASF/?r vn=1
Número de macroinvertebrados		
Caudal	Las variaciones del caudal pueden	Confederación

	suponer un estrés para algunos macroinvertebrados, como el caracol del cieno, que se pueden ver expuestos a periodos de desecación. (Kumar et al., 2009; Loo, Mac Nally, et al., 2007)	Hidrográfica del Ebro: http://www.datossuperficial.es.chebro.es:81/WCASF/?r vn=1
--	--	---

Anexo III. Figuras y tablas anejas

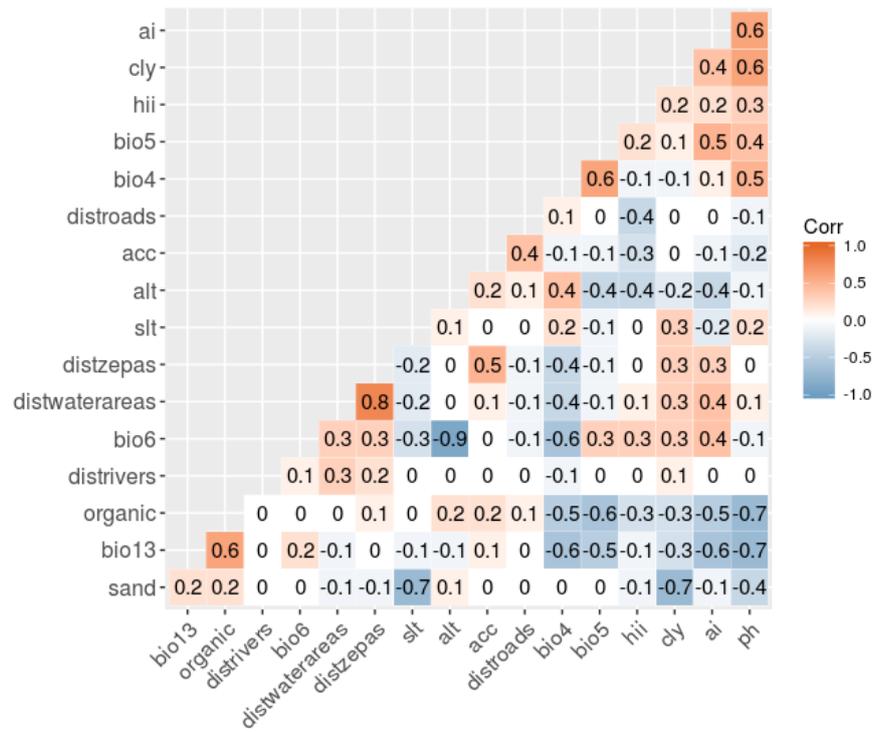


Figura AIII-1. Matriz de correlaciones de Pearson con los 17 predictores empleados inicialmente en la elaboración de los Modelos de Distribución de *P. antipodarum* en la Península Ibérica. Fuente: elaboración propia.

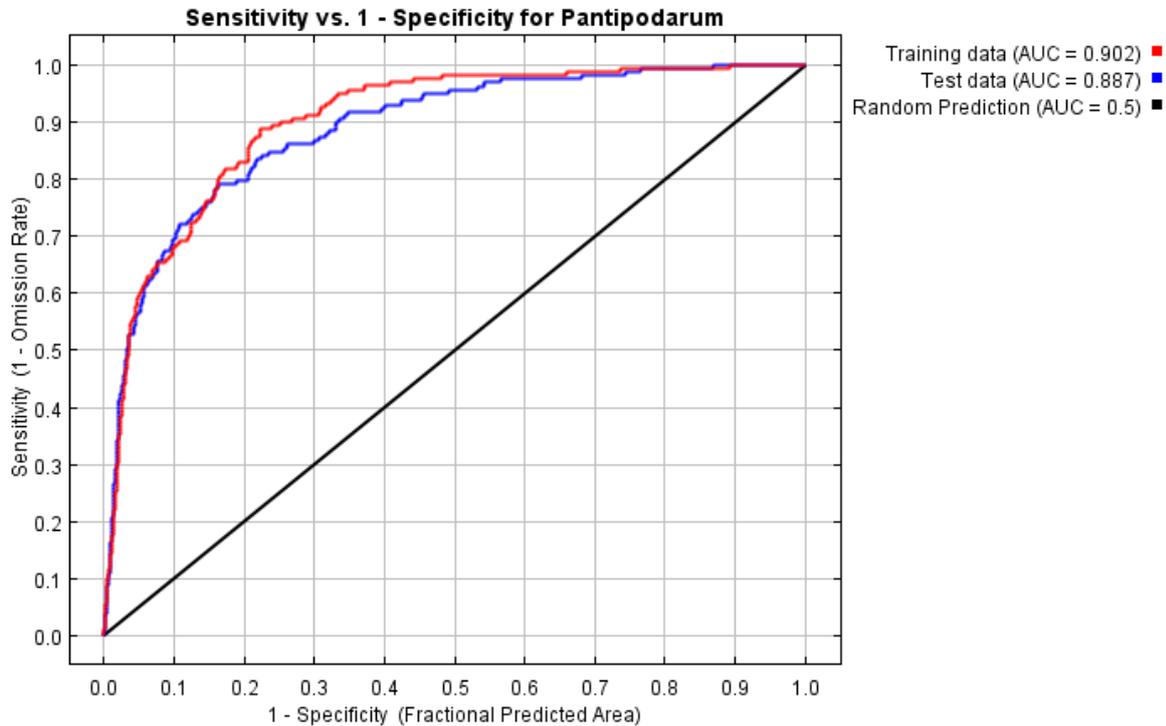


Figura AIII-2. AUC (Area Under the Curve) de la ROC (Receiver Operating Characteristic) del Modelo de Distribución de *P. antipodarum* en la Península Ibérica (modelo histórico). La línea roja representa la AUC de los datos de entrenamiento y la línea azul representa la AUC de los datos de test. Fuente: elaboración propia.

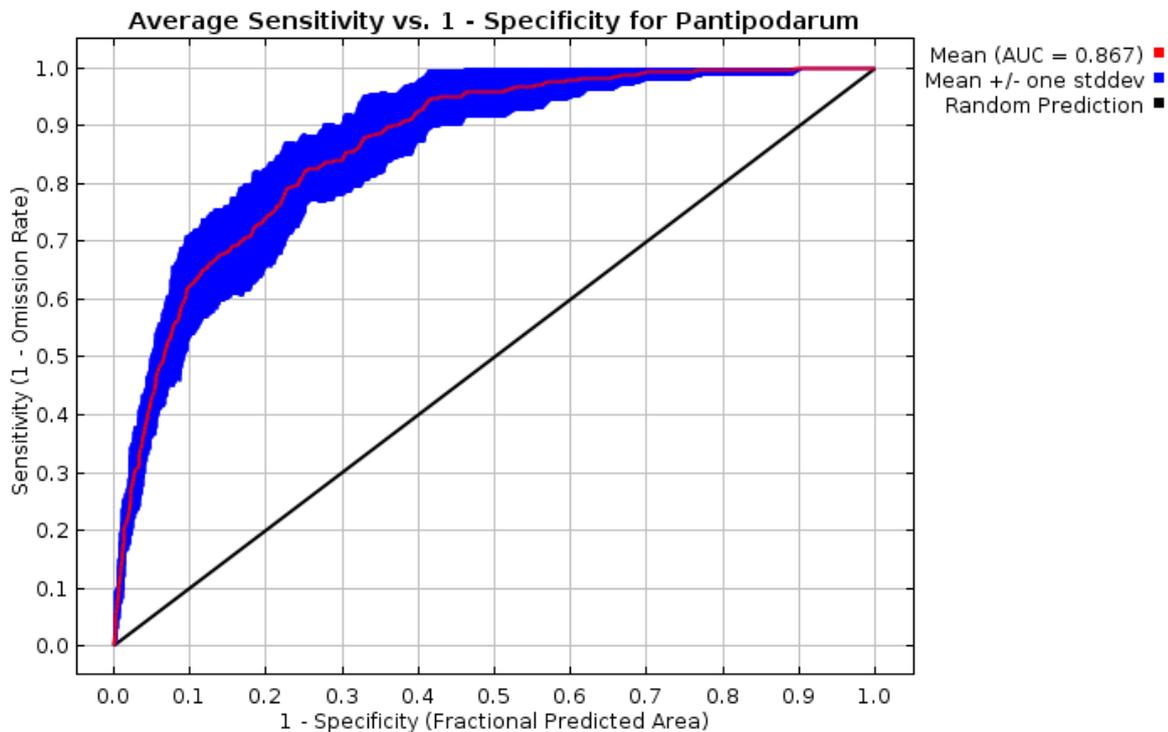


Figura AIII-3. AUC (Area Under the Curve) de la ROC (Receiver Operating Characteristic) del Modelo de Distribución de *P. antipodarum* en la Península Ibérica (modelo actual). La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, y el intervalo azul es la desviación estándar. Fuente: elaboración propia.

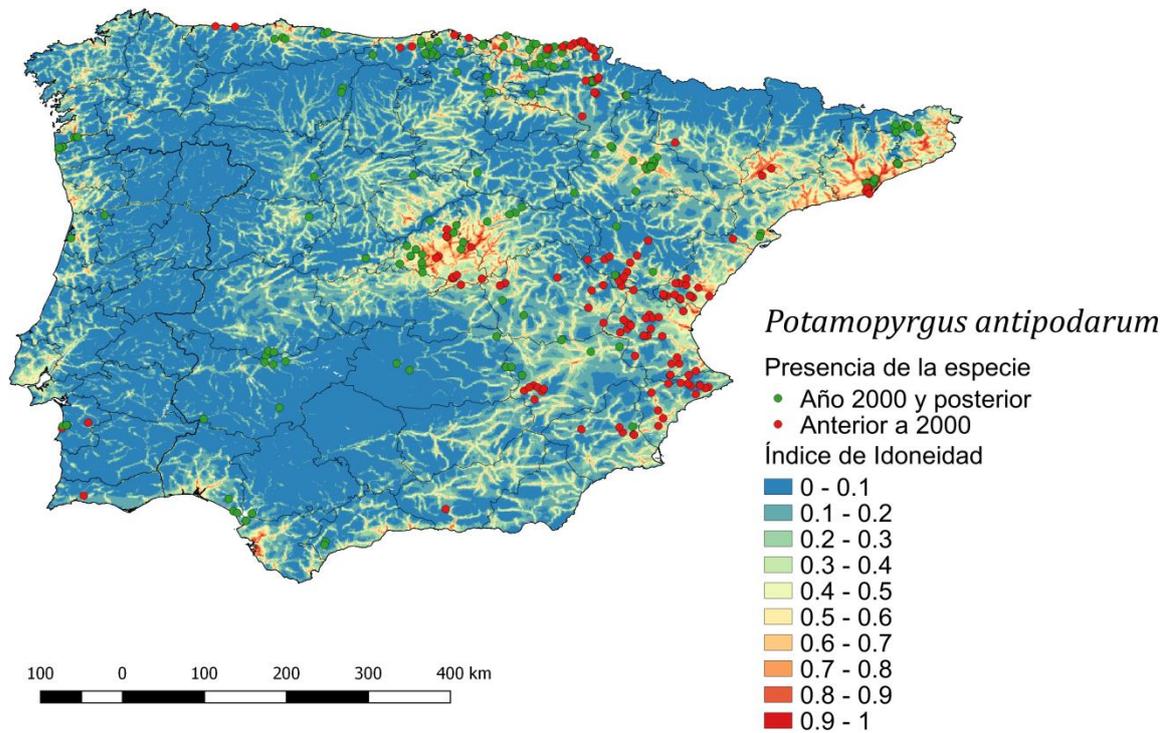


Figura AIII-4. Mapa de idoneidad del hábitat para *P. antipodarum* en la Península Ibérica (datos históricos). Los puntos de presencia de la especie se han dividido en históricos (anteriores al año 2000) y recientes (2000 y posterior). Se han representado las divisiones administrativas (provincias en España y distritos en Portugal). Fuente: elaboración propia.

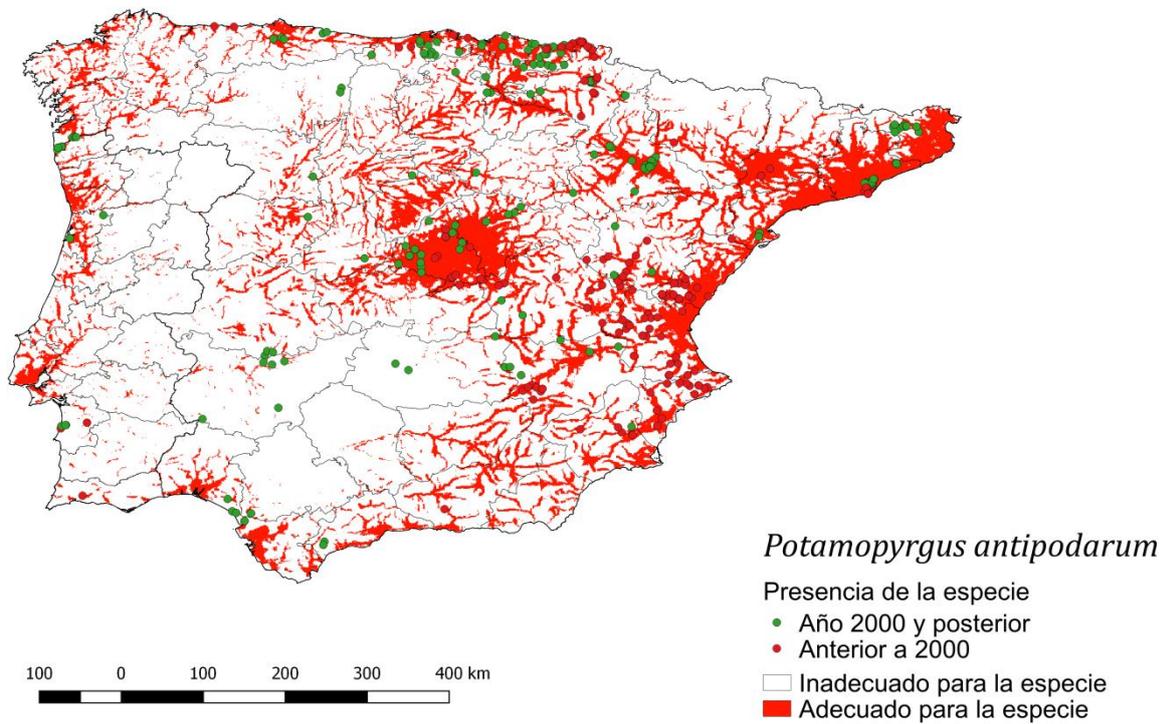


Figura AIII-5. Zonas con hábitat adecuado para *P. antipodarum* en la Península Ibérica (datos históricos). Los puntos de presencia de la especie se han dividido en históricos (anteriores al año 2000) y recientes (2000 y posterior). Se han representado las divisiones administrativas (provincias en España y distritos en Portugal). Fuente: elaboración propia.

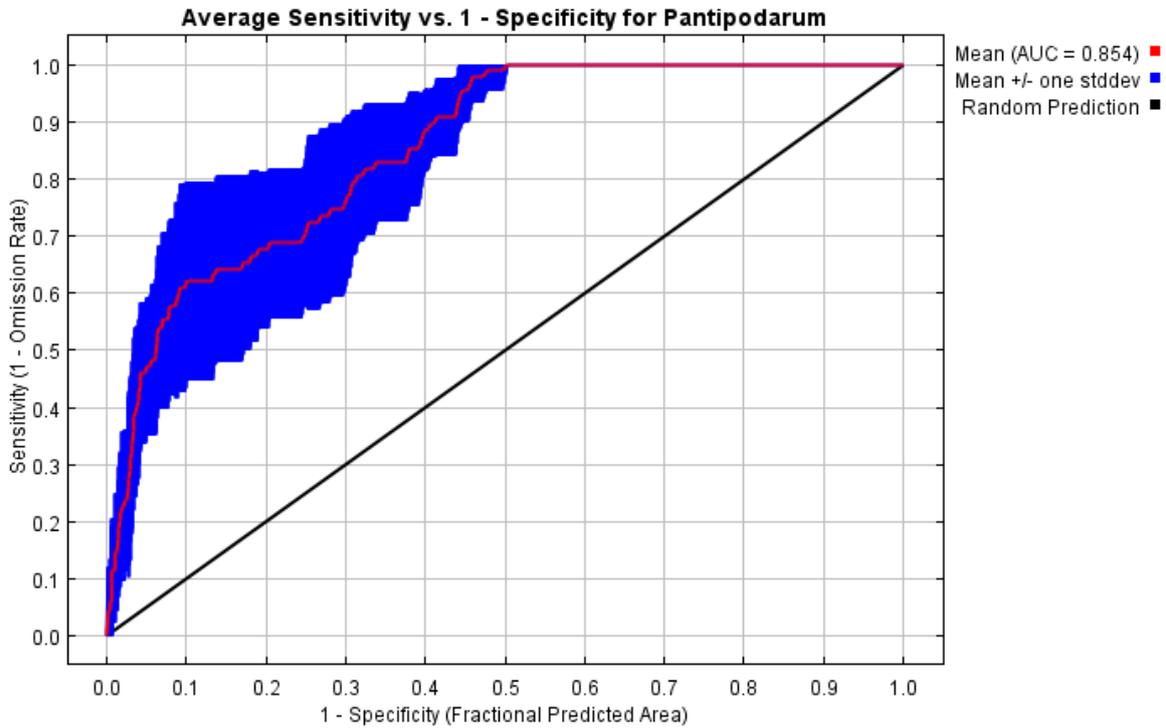


Figura AIII-6. AUC (Area Under the Curve) de la ROC (Receiver Operating Characteristic) del Modelo de Distribución de *P. antipodarum* en la cuenca del Ebro. La línea roja es la media de las 10 repeticiones del modelo, y el intervalo azul es la desviación estándar. Fuente: elaboración propia.

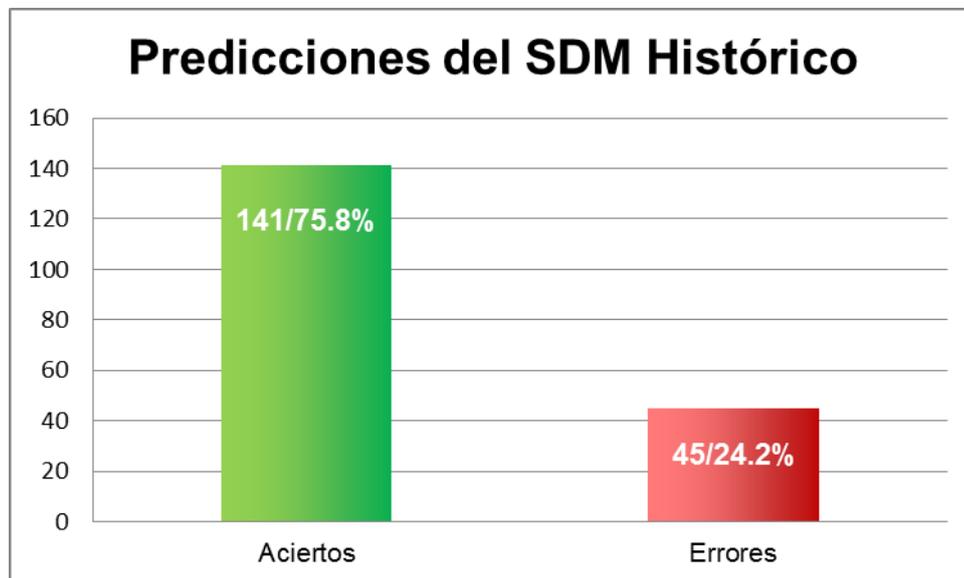


Figura AIII-7. Número de predicciones del Modelo de Distribución histórico (eje de ordenadas) que se han acabado cumpliendo (Aciertos) o no (Errores). Los números que aparecen en las columnas representan el número absoluto y relativo de aciertos y errores, respectivamente. Fuente: elaboración propia.

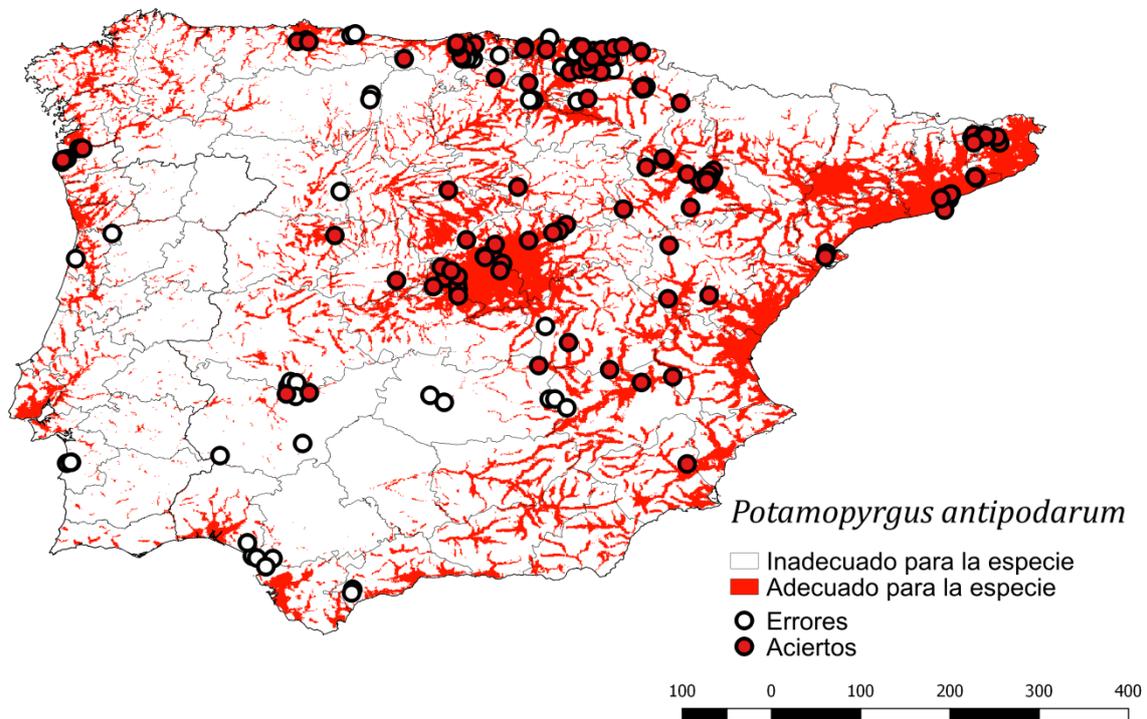


Figura AIII-8. Predicciones acertadas o falladas del Modelo de Distribución histórico. Las superficies coloreadas representan las zonas con hábitat adecuado o inadecuado para *P. antipodarum* en la Península Ibérica, según el Modelo de Distribución histórico. Los puntos representan aquellas citas de *P. antipodarum* que se han registrado desde el año 2000, y su color indica si dicha cita se ha producido en un punto situado en una zona que el Modelo de Distribución histórico predijo como adecuada o inadecuada para la especie. Se han representado las divisiones administrativas (provincias en España y distritos en Portugal). Fuente: elaboración propia.

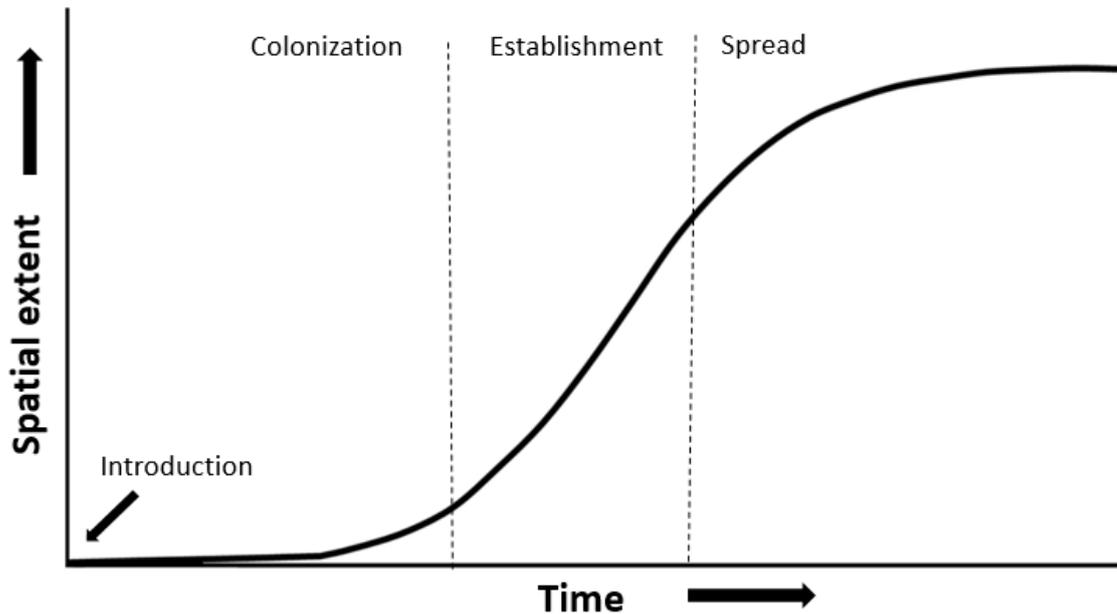


Figura AIII-9. Curva de invasión identificando las etapas de invasión: introducción, colonización, establecimiento y expansión. Fuente: Robichaud, 2017.

Tabla AIII-1. Número de píxeles clasificados como “Inadecuados para la especie” o “Adecuados para la especie” en los mapas de la representación bimodal del Modelo de Distribución histórico (Figura AIII-5) y del Modelo de Distribución actual (Figura 9). Fuente: elaboración propia.

Idoneidad del Hábitat	Histórico	Actual
Inadecuado para la especie	16 322	15 635
Adecuado para la especie	4 312	4 999

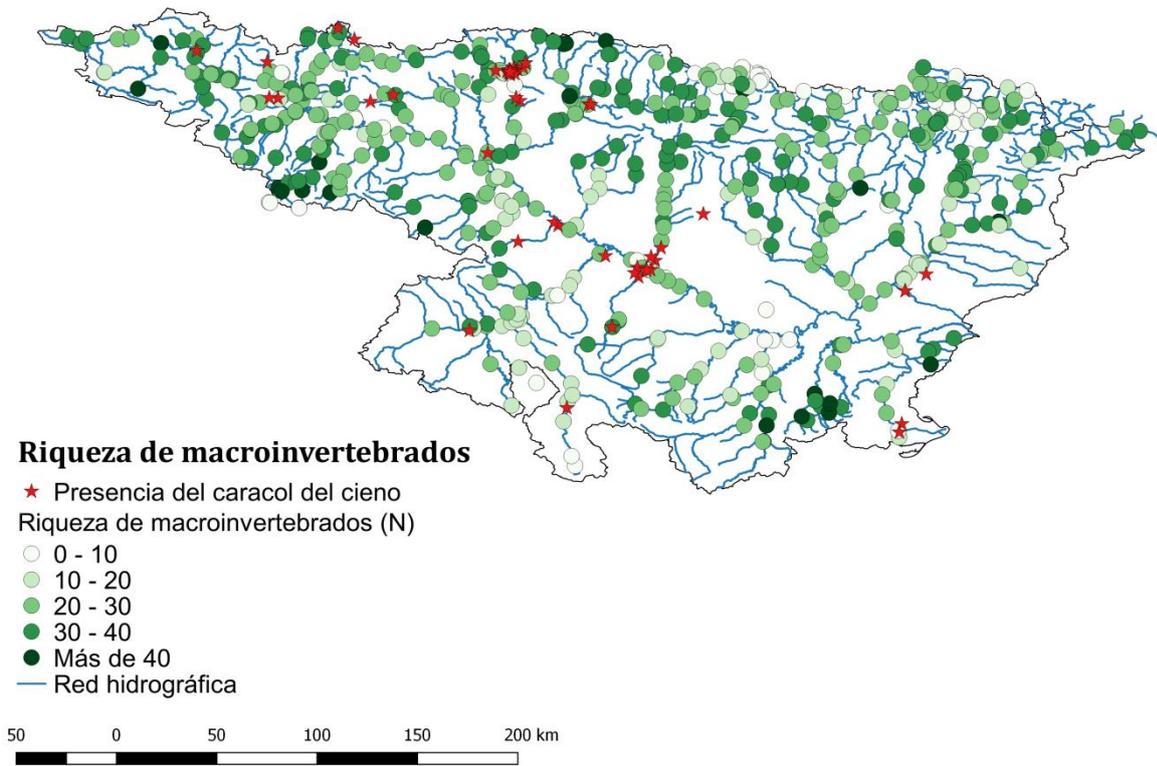


Figura AIII-10. Riqueza de macroinvertebrados, en la cuenca del Ebro. Fuente: elaboración propia.

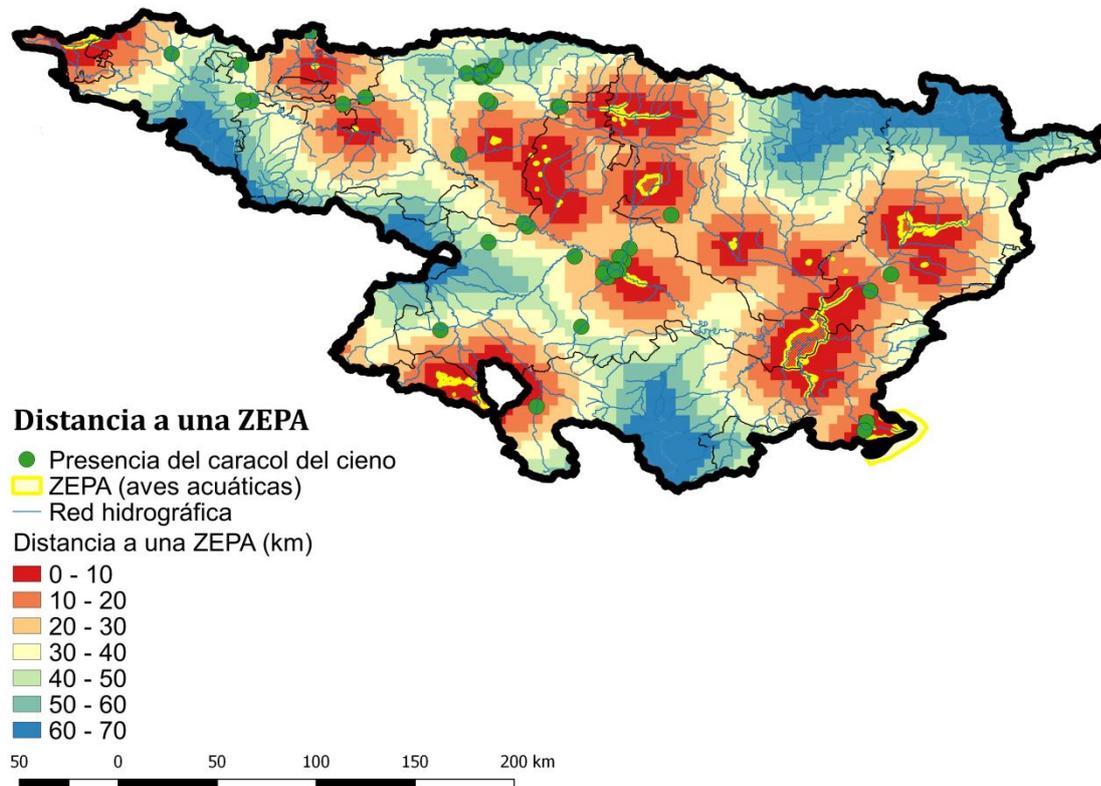


Figura AIII-11. Mapa de distancia de un punto a la ZEPA (aves acuáticas) más próxima, en la cuenca del Ebro. Se han representado también las demarcaciones provinciales. Fuente: elaboración propia.

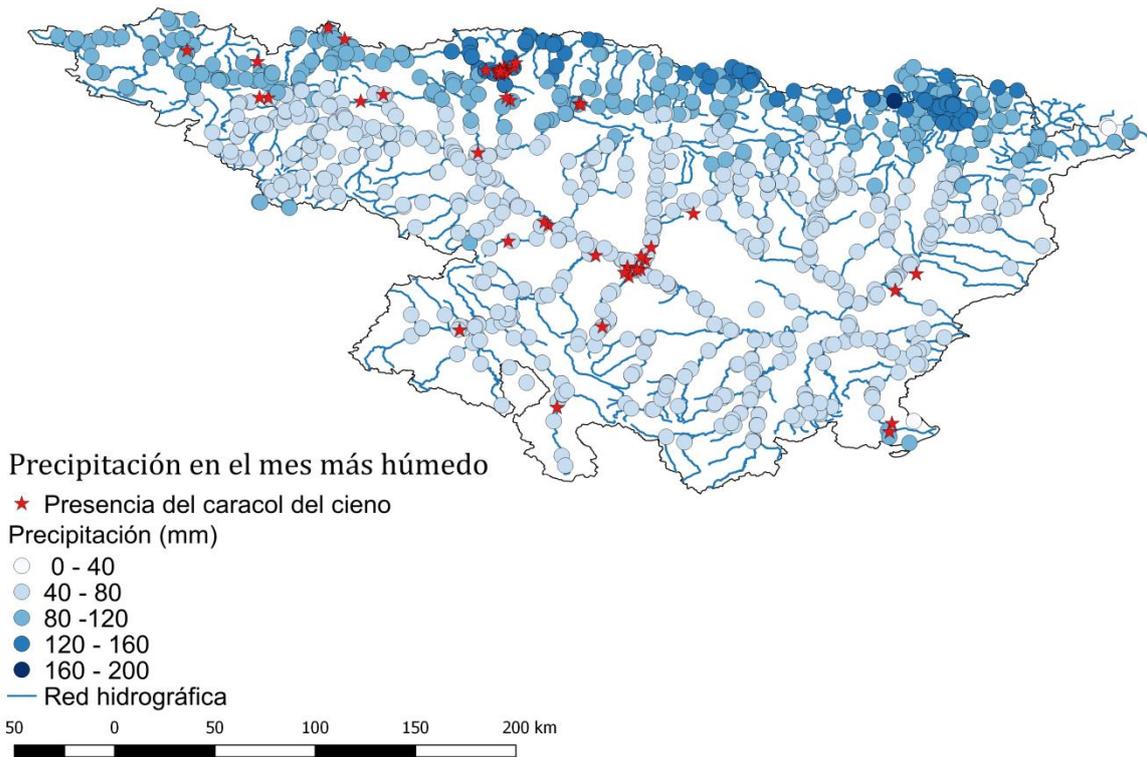


Figura AIII-12. Precipitación en el mes más húmedo, en la cuenca del Ebro. Fuente: elaboración propia.

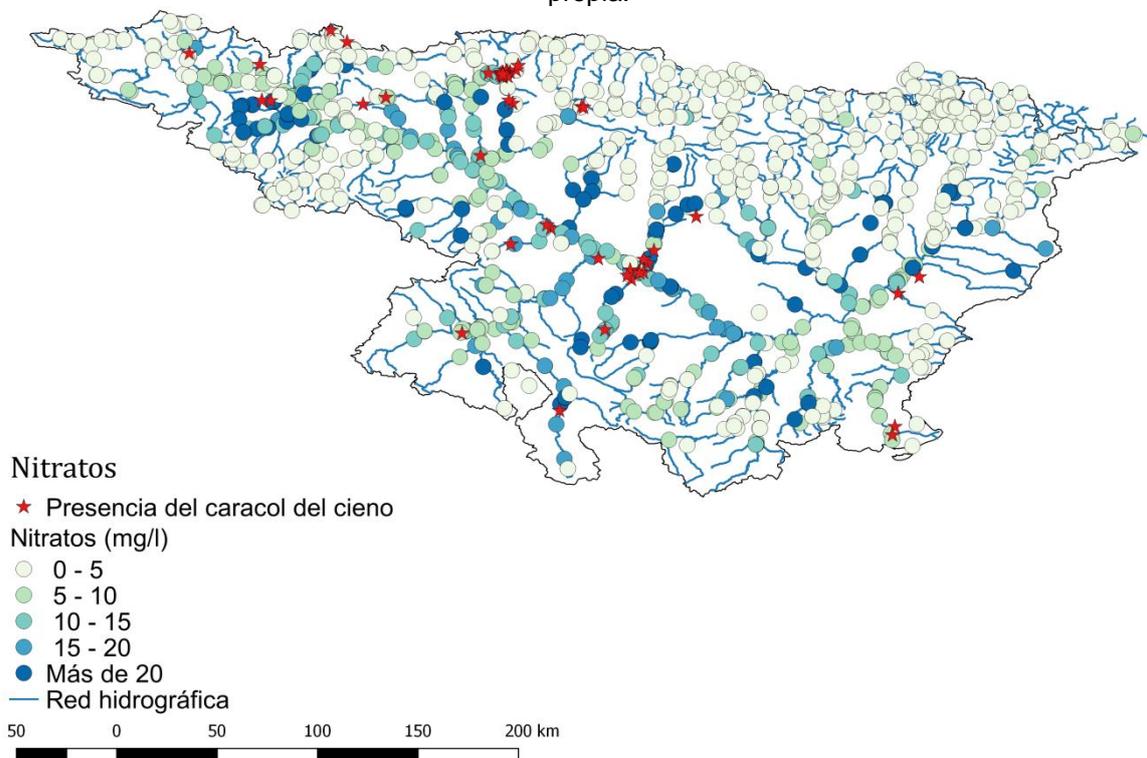


Figura AIII-13. Nitratos, en la cuenca del Ebro. Fuente: elaboración propia.

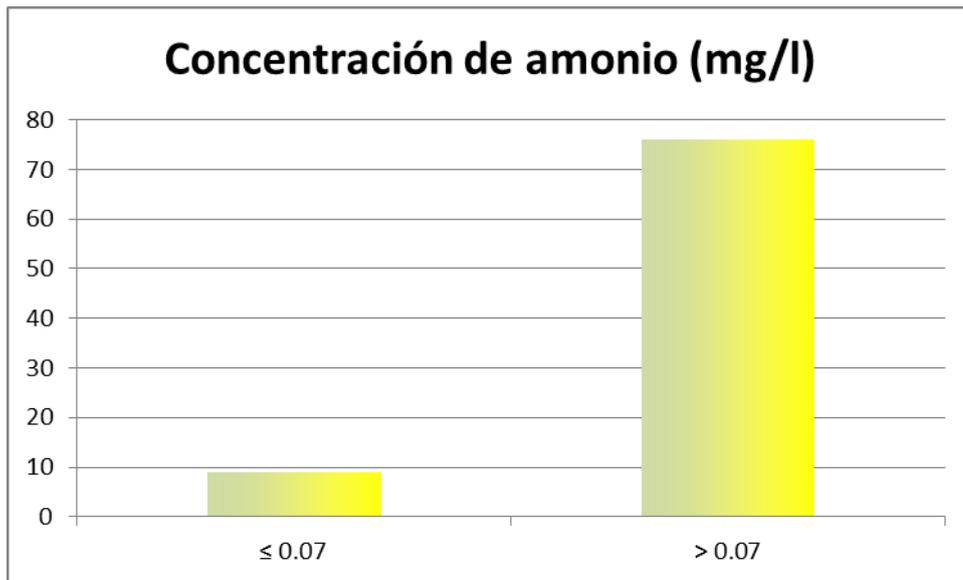


Figura AIII-14. Número de puntos de muestreo de la Confederación Hidrográfica del Ebro con presencia de *P. antipodarum* (eje de ordenadas) con una media de concentración de amonio (NH_4^+) igual o inferior a 0.07 mg/l y superior a 0.07 mg/l (eje de abscisas). Fuente: elaboración propia.

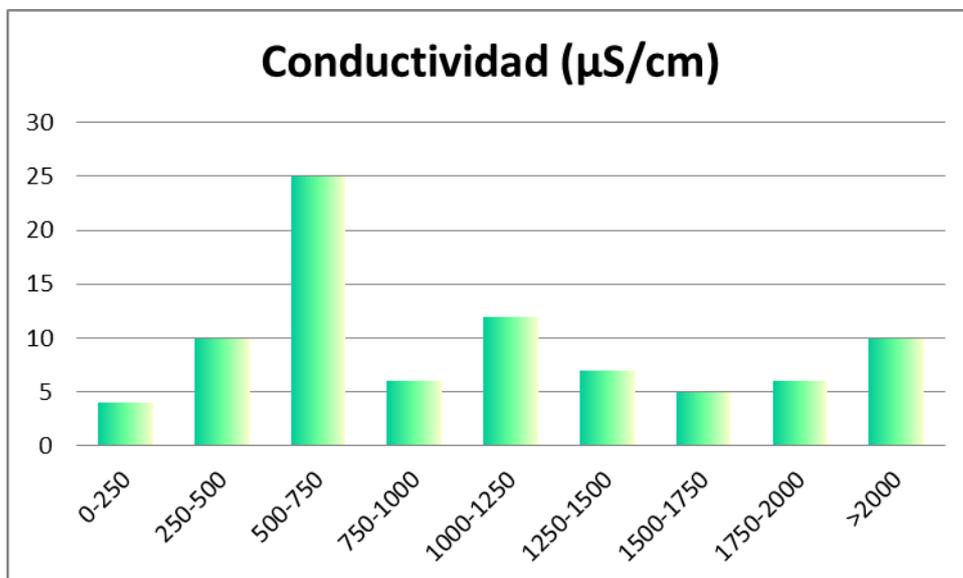


Figura AIII-15. Número de puntos de muestreo de la Confederación Hidrográfica del Ebro (eje de ordenadas) agrupados en intervalos de conductividad media, en µS/cm (eje de abscisas). Fuente: elaboración propia.

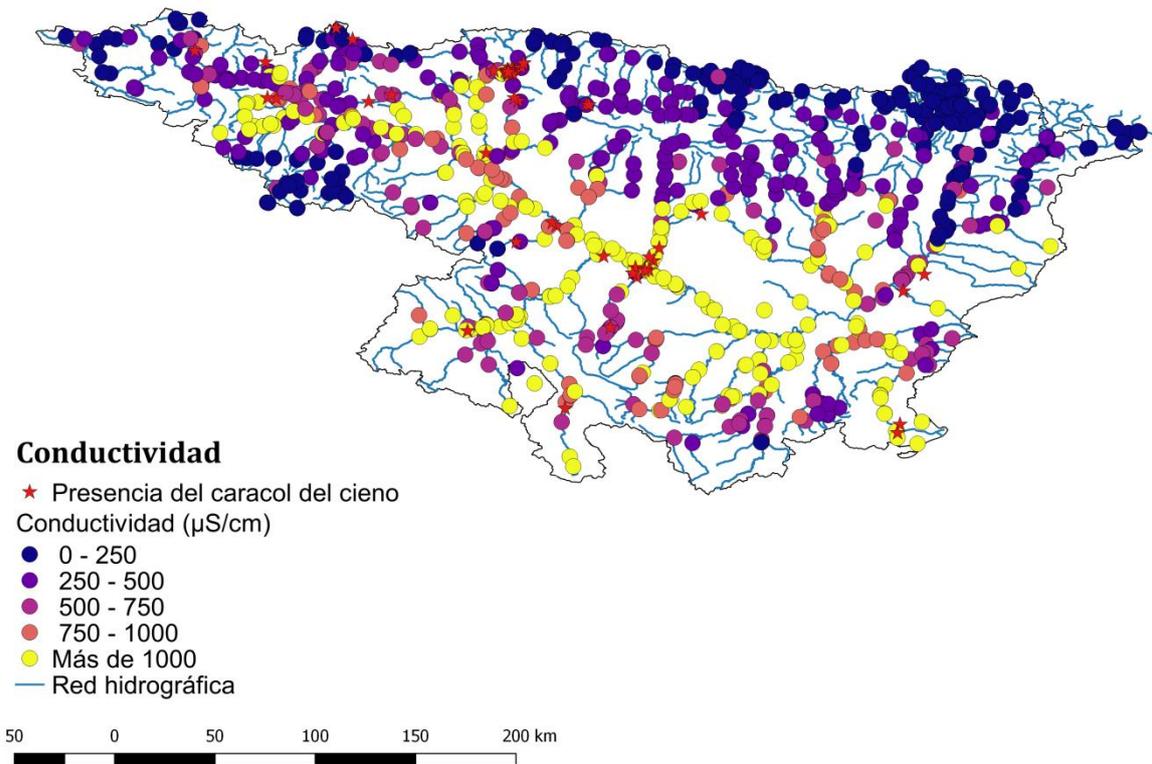


Figura AIII-16. Conductividad, en la cuenca del Ebro. Fuente: elaboración propia.

Tabla AIII-2. Número de puntos de muestreo de la Confederación Hidrográfica del Ebro con una conductividad media del agua inferior y mayor e igual a $450 \mu\text{S}/\text{cm}$. En la segunda columna se recogen los puntos de muestreo totales, y en la tercera columna solamente se recogen aquellos puntos de muestreo con presencia de *P. antipodarum*. Fuente: elaboración propia.

Conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	Total	Presencia de <i>P. antipodarum</i>
< 450	576	11
≥ 450	589	74

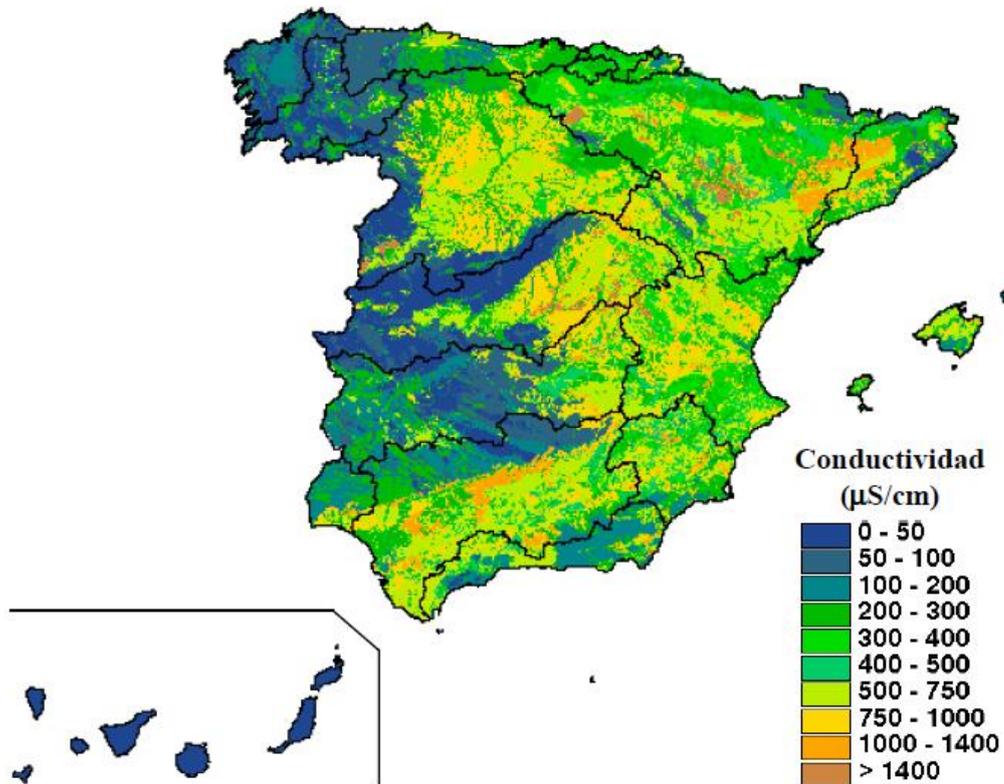


Figura AIII-17. Mapa de conductividad base estimada para las masas de agua en España. Fuente: CEDEX, 2004.